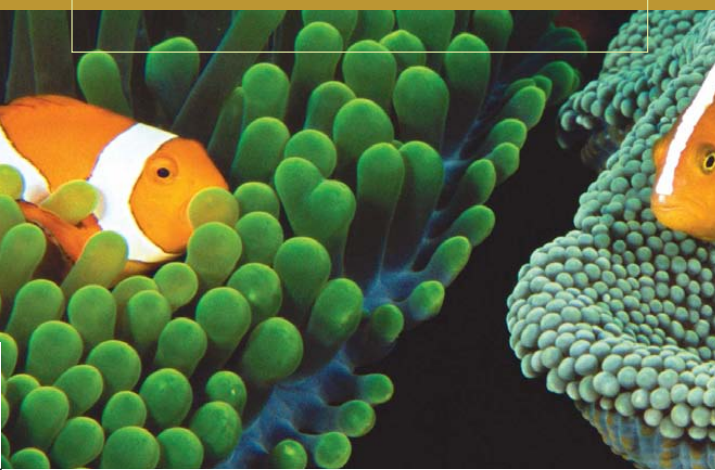




Starr • Taggart • Evers • Starr

Biología

La unidad y la diversidad de la vida
12a. edición

Traductores

Quím. Ma. Teresa Aguilar
Catedrática y traductora profesional, UNAM.

Ing. Biom. Efrén Alatorre
Profesor e investigador
Facultad de Ciencias, UNAM.

Dr. Alberto Camas
Instituto de Biotecnología (IBT), UNAM.

Eric Eduardo Cebada Vega
Traductor profesional

Revisores técnicos

Biol. Anaid A. Zendejas Escandón
Investigadora, UNAM.

Biol. Carla Sofia Sandoval Ferrera
Investigación Evolución Molecular, UNAM.

Dra. Yasmín Nieves Jiménez
Catedrática
Universidad de Puerto Rico
Recinto de Río Piedras



Australia • Brasil • Corea • España • Estados Unidos • Japón • México • Reino Unido • Singapur

Biología. La unidad y la diversidad de la vida,

12a. edición

Cecie Starr, Ralph Taggart, Christine Evers y Lisa Starr.

Presidente de Cengage Learning**Latinoamérica:**

Javier Arellano Gutiérrez

Director general México y**Centroamérica:**

Pedro Turbay Garrido

Director editorial Latinoamérica:

José Tomás Pérez Bonilla

Director de producción:

Raúl D. Zendejas Espejel

Coordinadora editorial:

María Rosas López

Editora:

Claudia Islas Licona

Editora de producción:

Abril Vega Orozco

Diseño de portada: John Walker**Composición tipográfica:**

EDITEC S.A. de C.V.

Ilustradores: Gary Head, ScEYence Studios y Lisa Starr.

Imagen de portada: el biólogo y fotógrafo Tim Laman tomó estas fotografías de mutualismos en Indonesia. *Arriba:* Un cálao arrugado (*Acero corrugatus*) come el fruto de un higo estrangulador (*Ficus stupenda*). La planta provee alimento al ave y ésta dispersa las semillas del fruto. *Abajo:* Dos especies de anémonas de mar con sus propias especies de peces payasos. Las anémonas proveen un lugar seguro al pez payaso, quien aleja a otros peces que se alimentan en los tentáculos de la anémona. www.timlaman.com

© D.R. 2009 por Cengage Learning Editores, S.A. de C.V., una compañía de Cengage Learning, Inc.

Corporativo Santa Fe

Av. Santa Fe núm. 505, piso 12

Col. Cruz Manca, Santa Fe

C.P. 05349, México, D.F.

Cengage Learning™ es una marca registrada usada bajo permiso.

DERECHOS RESERVADOS. Ninguna parte de este trabajo amparado por la Ley Federal del Derecho de Autor, podrá ser reproducida, transmitida, almacenada o utilizada en cualquier forma o por cualquier medio, ya sea gráfico, electrónico o mecánico, incluyendo, pero sin limitarse a lo siguiente: fotocopiado, reproducción, escaneo, digitalización, grabación en audio, distribución en internet, distribución en redes de información o almacenamiento y recopilación en sistemas de información a excepción de lo permitido en el Capítulo III, Artículo 27 de la Ley Federal del Derecho de Autor, sin el consentimiento por escrito de la Editorial.

Traducido del libro *Biology: The Unity and Diversity of Life*, Twelfth Edition. Starr, Cecie, Ralph Taggart, Christine Evers and Lisa Starr.

Publicado en inglés por Brooks/Cole, Cengage Learning.

© 2009, 2006

ISBN-13: 978-0-495-55792-0

ISBN-10: 0-495-55792-7

Datos para catalogación bibliográfica:

Starr, Cecie, Ralph Taggart, Christine Evers y Lisa Starr.

Biología. La unidad y la diversidad de la vida, 12a ed.

ISBN-13: 978-607-481-326-5

ISBN-10: 607-481-326-4

Visite nuestro sitio en:

<http://latinoamerica.cengage.com>

CONTENIDO BREVE

INTRODUCCIÓN

1. Invitación a la biología

UNIDAD I LOS PRINCIPIOS DE LA VIDA CELULAR

2. La base química de la vida
3. Las moléculas de la vida
4. Estructura y funciones de la célula
5. Un examen más cuidadoso de la membrana celular
6. Reglas básicas del metabolismo
7. La fotosíntesis: el inicio de todo
8. ¿Cómo liberan las células la energía química?

UNIDAD II LOS PRINCIPIOS DE LA HERENCIA

9. ¿Cómo se reproducen las células?
10. La meiosis y la reproducción sexual
11. Observando patrones en los caracteres hereditarios
12. Los cromosomas y la herencia humana
13. Estructura y funcionamiento del ADN
14. Del ADN a las proteínas
15. Controles sobre los genes
16. Estudio y manipulación de genomas

UNIDAD III LOS PRINCIPIOS DE LA EVOLUCIÓN

17. Evidencia de la evolución
18. Los procesos evolutivos
19. Organizando la información acerca de las especies
20. El origen de la vida y la evolución temprana

UNIDAD IV EVOLUCIÓN Y BIODIVERSIDAD

21. Los virus y los procariontes
22. Protistas: los eucariontes más simples
23. Las plantas terrestres
24. Los hongos
25. Evolución animal: los invertebrados
26. Evolución animal: los cordados
27. Plantas y animales: retos comunes

UNIDAD V CÓMO FUNCIONAN LAS PLANTAS

28. Tejidos vegetales
29. Nutrición y transporte en las plantas
30. Reproducción de las plantas
31. Desarrollo de las plantas



UNIDAD VI CÓMO FUNCIONAN LOS ANIMALES

32. Tejidos animales y sistemas de órganos
33. Sistema nervioso
34. Percepción sensorial
35. Control endocrino
36. Soporte estructural y movimiento
37. Circulación
38. Inmunidad
39. Respiración
40. Digestión y nutrición humana
41. Preservación del entorno interno
42. Sistemas reproductivos de los animales
43. Desarrollo animal

UNIDAD VII LOS PRINCIPIOS DE LA ECOLOGÍA

44. Comportamiento animal
45. Ecología poblacional
46. Estructura comunitaria y biodiversidad
47. Ecosistemas
48. La biosfera
49. Impacto de los seres humanos sobre la biosfera





CONTENIDO DETALLADO

INTRODUCCIÓN

1 Invitación a la biología

IMPACTOS Y PROBLEMAS Mundos perdidos y otras maravillas 2

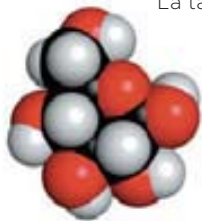
- 1.1 Niveles de organización de la vida 4
 - Entendiendo el mundo 4
 - Un patrón en la organización de la vida 4
- 1.2 Generalidades sobre la unidad de la vida 6
 - La energía y la organización de la vida 6
 - Los organismos perciben y responden al cambio 6
 - Los organismos crecen y se reproducen 7
- 1.3 Generalidades sobre la diversidad de los seres vivos 8
- 1.4 Un punto de vista evolutivo de la diversidad 10
- 1.5 El pensamiento crítico y la ciencia 11
 - Pensando sobre pensar 11
 - El enfoque y los límites de la ciencia 11
- 1.6 Cómo trabaja la ciencia 12
 - Observaciones, hipótesis y pruebas 12
 - Acerca de la palabra “teoría” 12
 - Algunos términos empleados en los experimentos 13
- 1.7 El poder de las pruebas experimentales 14
 - Las papas fritas y el dolor estomacal 14
 - Mariposas y aves 14
 - Formular preguntas útiles 15
- 1.8 **ENFOQUE EN LA CIENCIA:** El error de muestreo en los experimentos 16

UNIDAD I LOS PRINCIPIOS DE LA VIDA CELULAR

2 La base química de la vida

IMPACTOS Y PROBLEMAS ¿Cuánto vale una persona? 20

- 2.1 Comenzando por los átomos 22
 - Características de los átomos 22
 - La tabla periódica 22

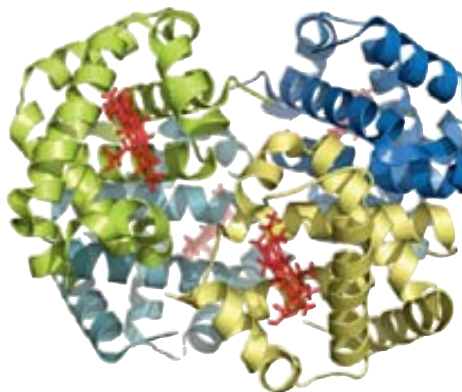


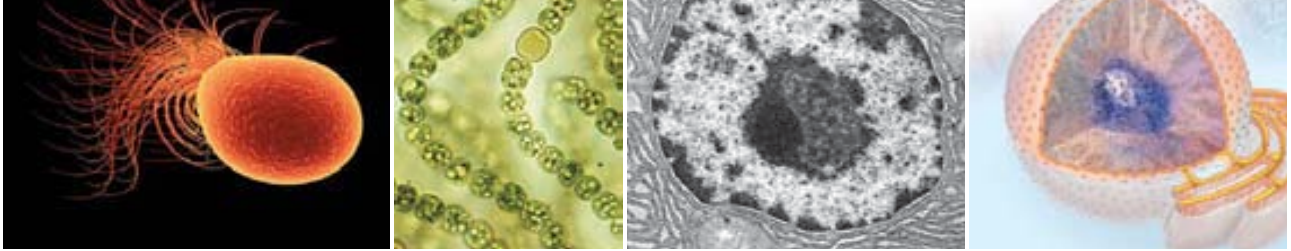
- 2.2 **ENFOQUE EN INVESTIGACIÓN:** Aplicaciones de los radioisótopos 23
- 2.3 Por qué son importantes los electrones 24
 - Los electrones y los niveles de energía 24
 - Por qué interactúan los átomos 24
 - Las capas y los electrones 24
 - Átomos e iones 25
 - De átomos a moléculas 25
- 2.4 ¿Qué ocurre cuando los átomos interactúan? 26
 - Enlace iónico 26
 - Enlace covalente 26
 - Puentes de hidrógeno 27
- 2.5 Las propiedades del agua para la vida 28
 - Polaridad de la molécula de agua 28
 - Propiedades del agua como disolvente 28
 - Efecto estabilizador de la temperatura del agua 29
 - Cohesión del agua 29
- 2.6 Ácidos y bases 30
 - La escala de pH 30
 - ¿En qué se diferencian ácidos y bases? 30
 - Sales y agua 31
 - Amortiguadores que impiden el cambio de pH 31

3 Las moléculas de vida

IMPACTOS Y PROBLEMAS El temor a freír 34

- 3.1 Moléculas orgánicas 36
 - El carbono, la molécula de la vida 36
 - Representación de las estructuras de moléculas orgánicas 36





- 3.2 De estructura a función 38
 - Grupos funcionales 38
 - Qué hacen las células con los compuestos orgánicos 39
- 3.3 Carbohidratos 40
 - Azúcares simples 40
 - Carbohidratos de cadena corta 40
 - Carbohidratos complejos 40
- 3.4 Si son grasosos o aceitosos, sin duda son lípidos 42
 - Grasas 42
 - Fosfolípidos 43
 - Ceras 43
 - El colesterol y otros esteroides 43
- 3.5 Proteínas: diversidad de estructura y función 44
 - Proteínas y aminoácidos 44
 - Niveles de estructura protéica 44
- 3.6 ¿Por qué es tan importante la estructura de las proteínas? 46
 - Basta un aminoácido incorrecto... 46
 - Proteínas desintegradas: desnaturalización 46
- 3.7 Ácidos nucleicos 48

- El nucleolo 65
- Cromosomas 65
- 4.9 El sistema de endomembranas 66
 - El retículo endoplásmico 66
 - Vesículas 67
 - Aparato de Golgi 67
- 4.10 **ENFOQUE EN LA SALUD:** Mal funcionamiento de los lisosomas 68
- 4.11 Otros organelos 68
 - Mitocondria 68
 - Plástidos 69
 - La vacuola central 69
- 4.12 Especializaciones de la superficie de la célula 70
 - Paredes de las células eucariontes 70
 - Matrices entre las células 70
 - Uniones celulares 71
- 4.13 El citoesqueleto dinámico 72
 - Flagelos y pies falsos 73

4 Estructura y funciones de la célula

IMPACTOS Y PROBLEMAS Comida para pensar 52

- 4.1 Teoría celular 54
 - Medición de las células 54
 - Animáculos y bestiecillas 54
 - Surgimiento de la teoría celular 55
- 4.2 ¿Qué es una célula? 56
 - La estructura de la célula 56
 - Generalidades sobre la membrana celular 57
- 4.3 **ENFOQUE EN INVESTIGACIÓN:** ¿Cómo observamos las células? 58
 - Microscopios modernos 58
- 4.4 Introducción a las células procariontes 60
- 4.5 **ENFOQUE EN EL AMBIENTE:** Microbios 61
- 4.6 Introducción a las células eucariontes 62
- 4.7 Resumen visual de los componentes de las células eucariontes 63
- 4.8 El núcleo 64
 - Envoltura nuclear 64

5 Un examen más cuidadoso de la membrana celular

IMPACTOS Y PROBLEMAS Un transportador defectuoso y la fibrosis quística 76

- 5.1 Organización de la membrana celular 78
 - Repaso de la bicapa de lípidos 78
 - Modelo del mosaico fluido 78
 - Variaciones 78
 - Diferencias de composición de la membrana 78
 - Diferencias de fluidez 78
- 5.2 Proteínas de membrana 80
- 5.3 Difusión, membranas y metabolismo 82
 - Permeabilidad de la membrana 82
 - Gradientes de concentración 82
 - Velocidad de difusión 83
 - Cómo las sustancias atraviesan las membranas 83
- 5.4 Transporte activo y pasivo 84
 - Transporte pasivo 84
 - Transporte activo 84
- 5.5 Tráfico de membrana 86



Endocitosis y exocitosis 86

Reciclado de la membrana 87

5.6 ¿En qué sentido se desplaza el agua? 88

Ósmosis 88

Tonicidad 88

Efectos de la presión del líquido 88

6 Reglas básicas del metabolismo

IMPACTOS Y PROBLEMAS Un brindis por el alcohol deshidrogenasa 92

6.1 La energía y el mundo de los seres vivos 94

La energía se dispersa 94

El flujo unilateral de energía 95

6.2 La energía en las moléculas de la vida 96

La energía entra, la energía sale 96

¿Por qué el mundo no termina en un incendio? 96

El ATP, la moneda energética de las células 97

6.3 Manera en que las enzimas provocan que las sustancias reaccionen 98

Cómo funcionan las enzimas 98

Ayuda para que los sustratos se unan 98

Orientación de sustratos en posiciones que favorecen la reacción 98

Introducción de adaptación entre enzima y sustrato 98

Expulsión de moléculas de agua 98

Efectos de la temperatura, el pH y la salinidad 99

Ayuda de cofactores 99

6.4 El metabolismo: reacciones organizadas mediadas por enzimas 100

Tipos de vías metabólicas 100

Controles del metabolismo 100

Reacciones redox 101

6.5 ENFOQUE EN INVESTIGACIÓN: Luces nocturnas 102

Enzimas de bioluminiscencia 102

Conexión con la investigación 102

7 La fotosíntesis: el inicio de todo

IMPACTOS Y PROBLEMAS Combustibles biológicos 106

7.1 La luz solar como fuente de energía 108

Propiedades de la luz 108

En busca del arcoiris 108

7.2 ENFOQUE EN INVESTIGACIÓN: Explorando el arcoiris 110

7.3 Generalidades acerca de la fotosíntesis 111

7.4 Reacciones dependientes de la luz 112

Captación de energía para la fotosíntesis 112

Reemplazo de electrones perdidos 112

Captación de la energía de los electrones 112

Captación de electrones 113

7.5 Flujo de energía en la fotosíntesis 114

7.6 Reacciones independientes de la luz: síntesis de azúcar 115

7.7 Adaptaciones: diferentes rutas para fijación de carbono 116

La abundancia de la RUBISCO 116

Plantas C4 116

Plantas CAM 117

7.8 La fotosíntesis y la atmósfera 118

7.9 ENFOQUE EN EL AMBIENTE: Una preocupación muy fuerte 119

8 ¿Cómo liberan las células la energía química?

IMPACTOS Y PROBLEMAS Cuando las mitocondrias se ponen a girar 122

8.1 Generalidades sobre las vías de descomposición de carbohidratos 124

Comparación de las principales vías 124

Generalidades de la respiración aerobia 125

8.2 La glucólisis: inicio de la descomposición de la glucosa 126

8.3 Segunda etapa de la respiración aerobia 128

Formación de acetil-CoA 128

El ciclo de Krebs 128

8.4 El gran rendimiento energético de la respiración aerobia 130

Fosforilación con transferencia de electrones 130

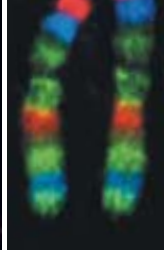
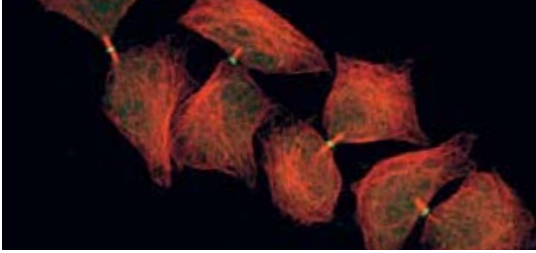
Resumen de la cosecha de energía 130

8.5 Vías anaerobias de liberación de energía 132

Vías de fermentación 132

Fermentación alcohólica 132

Fermentación láctica 133



- 8.6 **ENFOQUE EN LA SALUD:** Los calambres musculares 133
- 8.7 Fuentes alternativas de energía en el cuerpo 134
El destino de la glucosa al ingerir alimentos y entre comidas 134
Energía de las grasas 134
Energía de las proteínas 134
- 8.8 Reflexiones acerca de la unidad de la vida 136

- Entrecruzamiento en la profase I 160
Segregación de cromosomas en gametos 161
- 10.5 De gametos a descendientes 162
Formación de gametos en las plantas 162
Formación de gametos en los animales 162
Más rearrreglos en la fecundación 162
- 10.6 La mitosis y la meiosis: ¿una conexión ancestral? 164

UNIDAD II LOS PRINCIPIOS DE LA HERENCIA

9 ¿Cómo se reproducen las células?

IMPACTOS Y PROBLEMAS Las células inmortales de Henrietta 140

- 9.1 Generalidades sobre los mecanismos de división celular 142
Mitosis, meiosis y los procariontes 142
Puntos clave acerca de la estructura de los cromosomas 142
- 9.2 Introducción al ciclo celular 144
La vida de una célula 144
La mitosis y el número de cromosomas 144
- 9.3 Un examen más cercano de la mitosis 146
- 9.4 Mecanismos de división del citoplasma 148
División de las células animales 148
División de las células vegetales 149
¡Observa cuidadosamente el proceso! 149
- 9.5 **ENFOQUE EN LA SALUD:** Cuando se pierde el control 150
Repaso del ciclo celular 150
Fallos en el punto de control y tumores 150
Características del cáncer 151

10 La meiosis y la reproducción sexual

IMPACTOS Y PROBLEMAS ¿Por qué sexo? 154

- 10.1 Introducción de los alelos 156
- 10.2 El papel de la meiosis 156
Dos divisiones en vez de una 157
- 10.3 Descripción visual de la meiosis 158
- 10.4 Cómo introduce la meiosis variaciones en los rasgos 160

11 Observando patrones en los caracteres hereditarios

IMPACTOS Y PROBLEMAS El color de la piel 168

- 11.1 Mendel, las plantas de guisantes y los patrones de la herencia 170
El método experimental de Mendel 170
Términos que se emplean en genética moderna 171
- 11.2 La ley de la segregación de Mendel 172
- 11.3 Ley de Mendel de la distribución independiente 174
- 11.4 Más allá de la dominancia simple 176
Codominancia en tipos sanguíneos A, B y O 176
Dominancia incompleta 176
Epistasis 177
Genes únicos con amplia influencia 177
- 11.5 Grupos ligados 178
- 11.6 Los genes y el medio ambiente 179
- 11.7 Variaciones complejas en los caracteres 180
Variación continua 180
Respecto a fenotipos inesperados 181

12 Los cromosomas y la herencia humana

IMPACTOS Y PROBLEMAS Genes extraños, mentes torturadas 184

- 12.1 Los cromosomas humanos 186
Determinación del sexo 186
Cariotipo 187
- 12.2 Ejemplos de patrones hereditarios autosomales 188
Herencia autosómica dominante 188
Herencia autosómica recesiva 188
¿Qué pasa con los trastornos neurobiológicos? 189



- 12.3 ENFOQUE EN LA SALUD:** Muy joven para ser viejo 189
- 12.4** Ejemplos de patrones hereditarios ligados a X 190
 Hemofilia A 190
 Daltonismo 191
 Distrofia muscular de Duchenne 191
- 12.5** Cambios hereditarios en la estructura de los cromosomas 192
 Duplicación 192
 Deleción 192
 Inversión 192
 Traslocación 192
 ¿Evoluciona la estructura de los cromosomas? 193
- 12.6** Cambios hereditarios en el número de cromosomas 194
 Cambio autosómico y Síndrome de Down 194
 Cambio en el número de cromosomas sexuales 195
 Anormalidades del cromosoma sexual femenino 195
 Anormalidades en el cromosoma sexual masculino 195
- 12.7** Análisis genético humano 196
- 12.8 ENFOQUE EN LA SALUD:** Prospectos en la genética humana 198
 Orientación genética 198
 Diagnóstico prenatal 198
 Diagnóstico de preimplantación 198
 Respeto al aborto 199
 Tratamientos fenotípicos 199
 Tamizado genético 199

13 Estructura y funcionamiento del ADN

IMPACTOS Y PROBLEMAS Ven aquí, gatito, gatito 202

- 13.1 ENFOQUE EN INVESTIGACIÓN:** El estudio del ADN 204
 Indicios tempranos y desconcertantes 204
 Confirmación del funcionamiento del ADN 205
- 13.2** Descubrimiento de la estructura del ADN 206
 Los bloques constitutivos del ADN 206
 Patrones de apareamiento de bases 207
- 13.3** Replicación y reparación del ADN 208
 Verificación de errores 208

- 13.4** Uso del ADN para duplicar los mamíferos existentes 210

- 13.5 ENFOQUE EN INVESTIGACIÓN:** Fama y gloria 211

14 Del ADN a las proteínas

IMPACTOS Y PROBLEMAS La ricina y los ribosomas 214

- 14.1** El ADN, el ARN y la expresión génica 216
 La naturaleza de la información genética 216
 Transformación de un gen en ARN 216
 Transformación del ARNm en proteínas 216
- 14.2** Transcripción de ADN a ARN 218
 Comparación de replicación y transcripción del ADN 218
 El proceso de transcripción 218
- 14.3** El ARN y el código genético 220
 Modificaciones postranscripcionales 220
 El ARNm: el mensajero 220
 ARNr y ARNt: los traductores 221
- 14.4** Traducción: del ARN a la proteína 222
- 14.5** Genes mutados y sus productos protéicos 224
 Mutaciones comunes 224
 ¿Qué ocasiona las mutaciones? 224
 La prueba está en las proteínas 225

15 Controles sobre los genes

IMPACTOS Y PROBLEMAS Entre tú y la eternidad 228

- 15.1** Expresión de genes en células eucariontes 230
 ¿Qué genes son transcritos? 230
 Control de la transcripción 230
 Procesamiento del ARNm 231
 ARNm de transporte 231
 Control traduccional 231
 Modificación post-traduccional 231
- 15.2** Algunos resultados de los controles de genes eucariontes 232
 Inactivación del cromosoma X 232
 Formación de flores 233
- 15.3 ENFOQUE EN LA CIENCIA:** Hay una mosca en mi investigación 234
 Descubrimiento de los genes homeóticos 234



Experimentos knockout (de inactivación) 234
Completando los detalles de los planes corporales 235

- 15.4 Control de genes procariontes 236
El operón de lactosa 236
Intolerancia a la lactosa 236

16 Estudio y manipulación de genomas

IMPACTOS Y PROBLEMAS ¿Arroz dorado o alimentos transgénicos? 240

- 16.1 Clonación del ADN 242
Cortar y Pegar 242
Clonación de ADNc 243
- 16.2 De montones de paja a agujas 244
Amplificación considerable: PCR 244
- 16.3 Secuencia del ADN 246
- 16.4 **ENFOQUE EN LA CIENCIA:** *Fingerprinting* de ADN 247
- 16.5 Estudio de los genomas 248
El proyecto del genoma humano 248
Genómica 249
Chips de ADN 249
- 16.6 Ingeniería genética 250
- 16.7 Plantas de diseño 250
Plantas obtenidas por ingeniería genética 250
- 16.8 Corrales de biotecnología 252
Acerca de los ratones y los hombres 252
Células *knockout* y fábricas de órganos 252
- 16.9 Problemas de seguridad 253
- 16.10 **ENFOQUE EN BIOÉTICA:** ¿Humanos modificados? 254
Mejorando 254
Empeorando 254
Perfeccionándonos 254
A punto de llegar 254

UNIDAD III LOS PRINCIPIOS DE LA EVOLUCIÓN

17 Evidencia de la evolución

IMPACTOS Y PROBLEMAS Medición del tiempo 258

Antiguas creencias y descubrimientos que provocan confusión 260

- 17.2 Surgimiento de nuevas teorías 262
Adaptación de nueva evidencia a antiguas creencias 262
El viaje del *Beagle* 262
- 17.3 Darwin, Wallace y la selección natural 264
Huesos viejos y armadillos 264
Una comprensión fundamental: la variación de caracteres 264
La selección natural 265
- 17.4 Las grandes mentes piensan de manera similar 266
- 17.5 Acerca de los fósiles 266
¿Cómo se forman los fósiles? 266
El registro fósil 266
- 17.6 Fechado de piezas del crucigrama 268
- 17.7 **ENFOQUE EN INVESTIGACIÓN:** Historia de una ballena 269
- 17.8 Poniendo el tiempo en perspectiva 270
- 17.9 **ENFOQUE EN INVESTIGACIÓN:** Continentes que se separan, mares que cambian 272

18 Los procesos evolutivos

IMPACTOS Y PROBLEMAS El surgimiento de las súper ratas 276

- 18.1 Los individuos no evolucionan, las poblaciones sí 278
Variación en las poblaciones 278
La reserva genética 278
Repaso de la mutación 279
Estabilidad y cambio en las frecuencias alélicas 279
- 18.2 **ENFOQUE EN INVESTIGACIÓN:** Un examen más cercano del equilibrio genético 280
La fórmula de Hardy-Weinberg 280
Aplicación de la regla 281
- 18.3 Repaso de la selección natural 281
- 18.4 Selección direccional 282
Efectos de la depredación 282
La polilla pinta 282
Ratones de abazones de roca 282
Resistencia a los antibióticos 283
- 18.5 Selección en contra o a favor de fenotipos extremos 284
Selección balanceadora 284
Selección disruptiva 285



- 18.6 Preservación de la variación 286
 - Selección sexual 286
 - Polimorfismo balanceado 287
- 18.7 Deriva génica— Las probabilidades cambian 288
 - Los cuellos de botella y el efecto fundador 288
- 18.8 Flujo génico 289
- 18.9 Aislamiento reproductivo 290
 - Mecanismos de aislamiento precigótico 290
 - Aislamiento temporal 290
 - Aislamiento mecánico 290
 - Aislamiento por comportamiento 291
 - Aislamiento ecológico 291
 - Incompatibilidad de gametos 291
 - Mecanismos de aislamiento poscigótico 291
 - Reducción de viabilidad del híbrido 291
 - Reducción de fertilidad del híbrido 291
 - Descomposición del híbrido 291
- 18.10 Especiación alopátrica 292
 - Archipiélagos incitantes 292
- 18.11 Otros modelos de especiación 294
 - Especiación simpátrica 294
 - Poliploidia 294
 - Otros ejemplos 294
 - Aislamiento en zonas híbridas 295
- 18.12 Macroevolución 296
 - Patrones de macroevolución 296
 - Coevolución 296
 - Estasis 296
 - Exaptación 296
 - Radiación adaptativa 296
 - Extinción 297
 - La teoría evolutiva 297

19 Organizando la información acerca de las especies

IMPACTOS Y PROBLEMAS Hasta luego, avecita 300

- 19.1 Taxonomía y cladística 302
 - Si queremos llamar a la rosa por otro nombre... 302
 - Clasificación contra agrupamiento 302
- 19.2 Comparación de forma y funciones del cuerpo 304
 - Divergencia morfológica 304
 - Convergencia morfológica 305

- 19.3 Comparación del ADN y las proteínas 306
 - Genes similares en plantas 306
 - Comparación del desarrollo en animales 306
 - ¿Cuántas patas? 306
 - Por siempre jóvenes 306
- 19.4 Comparación del ADN y las proteínas 308
 - Comparaciones moleculares 308
- 19.5 **ENFOQUE EN INVESTIGACIÓN:** Construcción de árboles evolutivos a partir de datos 310
- 19.6 Generalidades sobre la historia evolutiva de los seres vivos 312

20 El origen de la vida y la evolución temprana

IMPACTOS Y PROBLEMAS Buscando seres vivos en sitios extraños 316

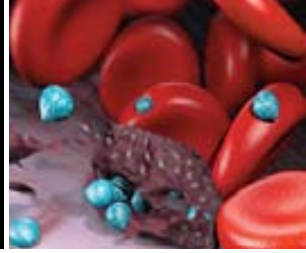
- 20.1 En los comienzos... 318
 - El origen del Universo y nuestro sistema solar 318
 - Condiciones de la Tierra temprana 318
 - Origen de los bloques constitutivos de la vida 319
- 20.2 ¿Cómo surgieron las células? 320
 - Origen de las proteínas y el metabolismo 320
 - Origen de la membrana plasmática 320
 - Origen del material genético 321
- 20.3 Evolución temprana de los seres vivos 322
 - La edad de oro de los procariontes 322
 - El surgimiento de los eucariontes 323
- 20.4 ¿De dónde provienen los organelos? 324
 - Origen del núcleo, retículo endoplásmico y el aparato de Golgi 324
 - Evolución de la mitocondria y los cloroplastos 324
 - Evidencia de endosimbiosis 325
- 20.5 Línea de tiempo para el origen y la evolución de los seres vivos 326
- 20.6 **ENFOQUE EN LA CIENCIA:** Acerca de la astrobiología 328

UNIDAD IV EVOLUCIÓN Y BIODIVERSIDAD

21 Los virus y los procariontes

IMPACTOS Y PROBLEMAS Los efectos del SIDA 332

- 21.1 Características y diversidad de los virus 334



- Descubrimiento de los virus y sus características 334
- Ejemplos de virus 334
- Impacto de los virus 335
- Orígenes y evolución de los virus 335
- 21.2 Replicación viral 336
 - Pasos en la replicación 336
 - Replicación por bacteriófago 336
 - Replicación del herpes, un virus de ADN con cubierta 336
 - Replicación del VIH, un retrovirus 336
- 21.3 **ENFOQUE EN INVESTIGACIÓN:** Viroides y priones 338
 - Los patógenos más pequeños 338
 - Plegamientos erróneos y mortales 338
- 21.4 Los procariontes: resistentes, abundantes y diversos 339
 - Historia evolutiva y clasificación 339
 - Abundancia y diversidad metabólica 339
- 21.5 Estructura y funciones de los procariontes 340
 - Estructura y tamaño de las células 340
 - Reproducción y transferencia de genes 340
- 21.6 Las bacterias 342
 - Amantes del calor 342
 - Las cianobacterias 342
 - La diversidad metabólica de las proteobacterias 342
 - Los heterótrofos gram-positivos 342
 - Las espiroquetas y las clamidias 343
- 21.7 Las arqueas 344
 - El tercer dominio 344
 - Aquí, allá y en todos sitios 344
- 21.8 **ENFOQUE EN LA SALUD:** La evolución y las enfermedades infecciosas 346
 - La naturaleza de la enfermedad 346
 - Una perspectiva evolutiva 346
 - Enfermedades nuevas 347
 - La amenaza de la resistencia a los fármacos 347
 - Es un mundo pequeño 347

- Organización y nutrición de los protistas 352
- Ciclos de vida de los protistas 353
- 22.2 Protozoarios flagelados 354
 - Los flagelados anaerobios 354
 - Los tripanosomas y otros cinetoplástidos 355
 - Los euglenoides 355
- 22.3 Foraminíferos y radiolarios 356
 - Los foraminíferos de concha calcárea 356
 - Los radiolarios de concha vidriosa 356
- 22.4 Los ciliados 357
- 22.5 Dinoflagelados 358
- 22.6 **ENFOQUE EN LA SALUD:** Los apicomplejos que viven en células 359
- 22.7 Los estramenópilos 360
 - Las diatomeas 360
 - Las algas cafés multicelulares 360
 - Los mohos heterótrofos acuáticos 361
- 22.8 **ENFOQUE EN EL AMBIENTE** Destruidores de plantas 361
- 22.9 Las algas verdes 362
 - Las clorofitas 362
 - Algas carófitas 363
- 22.10 Las algas rojas viven a mayores profundidades 364
- 22.11 **ENFOQUE EN INVESTIGACIÓN** Células ameboides en las encrucijadas 365

22 Protistas: los eucariontes más simples

IMPACTOS Y PROBLEMAS La amenaza de la malaria 350

- 22.1 Los diversos linajes de los protistas 352
 - Clasificación y filogenia 352

23 Las plantas terrestres

IMPACTOS Y PROBLEMAS Principio y fin 368

- 23.1 Evolución en una etapa cambiante del mundo 370
- 23.2 Tendencias evolutivas entre las plantas 372
 - De la dominancia haploide a la diploide 372
 - Raíces, tallos y hojas 372
 - Polen y semillas 373
- 23.3 Las briofitas 374
 - Hepáticas 374
 - Ceratófilas 374
 - Musgos 374
- 23.4 Plantas vasculares sin semillas 376
 - Licofitas 376



Los psilotofitas y los cola de caballo 376
 Los helechos: sin semillas, pero con amplia diversidad 377

23.5 ENFOQUE EN EL AMBIENTE: Antiguos depósitos de carbón 378

23.6 Plantas productoras de semillas 379
 Surgimiento de las plantas con semilla 379
 Aplicaciones de las plantas con semillas 379

23.7 Las gimnospermas: plantas con semillas desnudas 380
 Las coníferas 380
 Gimnospermas menos conocidas 380
 Ciclo de vida representativo 381

23.8 Las angiospermas o plantas con flor 382
 Claves para la sobrevivencia de las angiospermas 382
 Diversidad de las plantas con flor 382

23.9 Detalles del ciclo de vida de una planta con flor 384

23.10 ENFOQUE EN LA CIENCIA: La planta más nutritiva del mundo 385

24 Los hongos

IMPACTOS Y PROBLEMAS Hongos de altos vuelos 388

24.1 Características y clasificación de los hongos 390
 Características y ecología 390
 Generalidades de los ciclos de vida de los hongos 390
 Filogenia y clasificación 390

24.2 ENFOQUE EN EL AMBIENTE Los hongos flagelados 391

24.3 Zigomicetos y sus parientes 392
 Zigomicetos típicos 392
 Microsporidios: parásitos intracelulares 393
 Glomeromicetos: simbioses vegetales 393

24.4 Ascomicetos (hongos saculares) 394
 Reproducción sexual 394
 Reproducción asexual 395
 Aplicaciones de los ascomicetos para los humanos 395

24.5 Los basidiomicetos 396

24.6 Los simbioses fúngicos 398
 Líquenes 398

Hongos endófitos 398

Las micorrizas: raíces fúngicas 399

24.7 ENFOQUE EN LA SALUD: Los hongos nocivos 399

25 Evolución animal: los invertebrados

IMPACTOS Y PROBLEMAS Antiguos genes, nuevos fármacos 402

25.1 Características animales y planes de organización corporal 404
 ¿Qué son los animales? 404
 Variaciones en el plan de organización corporal de los animales 404

Organización 404

Simetría corporal 404

El intestino y la cavidad corporal 405

Circulación 405

Segmentación 405

25.2 Origen y radiación adaptativa de los animales 406

Evolución multicelular 406

La gran radiación adaptativa 406

Relaciones y clasificación 407

25.3 ENFOQUE EN INVESTIGACIÓN: El animal vivo más simple 408

25.4 Las esponjas 408

Características y ecología 408

Reproducción y dispersión de las esponjas 409

Autorreconocimiento de las esponjas 409

25.5 Cnidarios: tejidos verdaderos 410

Características generales 410

Diversidad y ciclos de vida 410

25.6 Gusanos planos: sistemas de órganos simples 412

Estructura de los gusanos planos independientes 412

Tremátodos y tenias: los parásitos 412

25.7 Los anélidos: gusanos segmentados 414

Los poliquetos marinos 414

Sanguijuelas hematófagas y de otros tipos 414

La lombriz de tierra: un oligoqueto 414

25.8 Los moluscos: animales con manto 416

Características generales 416

Diversidad de los moluscos 416

25.9 ENFOQUE EN LA EVOLUCIÓN: Los cefalópodos: rápidos y con cerebro 418



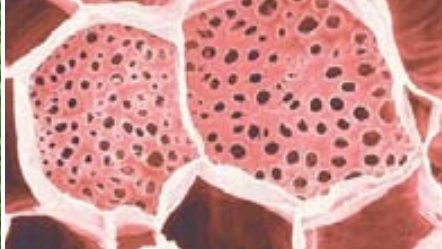
- 25.10 Rotíferos y tardígrados: diminutos y resistentes 419
- 25.11 Gusanos redondos: animales no segmentados y mudables 420
- Artrópodos: animales con patas articuladas 421
 - Principales adaptaciones de los artrópodos 421
 - Exoesqueleto endurecido 421
 - Apéndices articulados 421
 - Segmentos altamente modificados 421
 - Especializaciones sensoriales 421
 - Etapas especializadas del desarrollo 421
- 25.13 Los quelicerados: las arañas y sus parientes 422
- 25.14 Los crustáceos: enamorados del mar 423
- 25.15 Los miriápodos: patas al por mayor 424
- 25.16 Los insectos 424
 - Características de los insectos 424
 - Orígenes de los insectos 425
- 25.17 Diversidad e importancia de los insectos 426
 - Un vistazo a la diversidad de los insectos 426
 - Servicios ecológicos 426
 - Efectos sobre los cultivos 426
 - Vectores de enfermedad 426
- 25.18 Los equinodermos de piel espinosa 428
 - La división entre protostomados y deuterostomados 428
 - Características y plan de organización corporal de los equinodermos 428
 - Diversidad de los equinodermos 429

- 26.4 Los peces con quijada 438
 - Peces cartilaginosos 439
 - Peces óseos 439
- 26.5 Los anfibios: primeros tetrápodos terrestres 440
 - Adaptación a la vida terrestre 440
 - Los anfibios modernos 440
- 26.6 **ENFOQUE EN EL AMBIENTE:** Actos de desaparición 441
- 26.7 El surgimiento de los amniotas 442
- 26.8 **ENFOQUE EN LA EVOLUCIÓN:** Desaparición de los dinosaurios 443
- 26.9 Diversidad de los reptiles modernos 444
 - Características generales 444
 - Grupos principales 444
 - Tortugas 444
 - Lagartijas 444
 - Tuátaras 444
 - Serpientes 444
 - Cocodrilianos 445
- 26.10 Las aves con plumas 446
 - De los dinosaurios a las aves 446
 - Características generales 446
 - Diversidad y comportamiento de las aves 447
- 26.11 El surgimiento de los mamíferos 448
 - Características de los mamíferos 448
 - Evolución de los mamíferos 448
- 26.12 Diversidad de los mamíferos modernos 450
 - Monotremas que ponen huevos 450
 - Marsupiales con bolsa 450
 - Mamíferos placentarios 450
- 26.13 De los primeros primates a los homínidos 452
 - Generalidades sobre las principales tendencias 452
 - Orígenes y divergencias tempranas 453
- 26.14 Surgimiento de los primeros humanos 454
 - Los homínidos tempranos 454
 - Los primeros humanos 455
- 26.15 Surgimiento de los humanos modernos 456
 - Ramificaciones del linaje humano 456
 - ¿Dónde se originaron los humanos modernos? 456
 - Modelo multirregional 456
 - Modelo de reemplazo 456
 - Salida del hogar 457

26 Evolución animal: los cordados

IMPACTOS Y PROBLEMAS Un transportador defectuoso y la fibrosis quística 432

- 26.1 La herencia de los cordados 434
 - Características de los cordados 434
 - Los cordados invertebrados 434
 - Con cubierta cerebral, pero sin columna vertebral 435
- 26.2 Características y tendencias de los vertebrados 436
 - Esqueleto interno y cerebro de gran tamaño 436
 - Sistemas circulatorio y respiratorio 437
 - Otros sistemas de órganos 437
- 26.3 Los agnatos (peces sin quijada) 438



27 Plantas y animales: retos comunes

IMPACTOS Y PROBLEMAS Una historia escalofriante 460

- 27.1 Niveles de organización estructural 462
 - De las células a los organismos multicelulares 462
 - Crecimiento y desarrollo 462
 - Evolución de forma y función 462
 - El ambiente interno 463
 - Las tareas del cuerpo 463
- 27.2 Retos comunes 464
 - Intercambio de gases 464
 - Transporte interno 464
 - Conservación del equilibrio entre agua y solutos 464
 - Comunicación entre células 464
 - Recursos disponibles y amenazas potenciales 465
- 27.3 La homeostasis en los animales 466
 - Detección y respuesta a los cambios 466
 - Retroalimentación negativa 466
 - Retroalimentación positiva 467
- 27.4 **ENFOQUE EN LA SALUD** Enfermedades relacionadas con el calor 467
- 27.5 ¿Las plantas realizan homeostasis? 468
 - Evasión de amenazas 468
 - La arena, el viento y el lupino amarillo 468
 - Plegado rítmico de las hojas 469
- 27.6 Cómo reciben y responden las células a las señales 470

UNIDAD V CÓMO FUNCIONAN LAS PLANTAS

28 Tejidos vegetales

IMPACTOS Y PROBLEMAS Sequías y civilización 474

- 28.1 El cuerpo de las plantas 476
 - El plan corporal básico 476
 - Eudicotiledóneas y monocotiledóneas: los mismos tejidos, características diferentes 476
 - Introducción a los meristemos 476
- 28.2 Tejidos vegetales 478
 - Tejidos simples 478
 - Tejidos complejos 478

Tejidos vasculares 478
Tejidos epidérmicos 479

- 28.3 Estructura primaria de los brotes 480
 - Detrás del meristemo apical 480
 - El interior del tallo 480
- 28.4 Un análisis más detallado de las hojas 482
 - Epidermis de la hoja 482
 - Mesófilo: tejido basal fotosintético 482
 - Venas: haces vasculares de las hojas 483
- 28.5 Estructura primaria de las raíces 484
- 28.6 Crecimiento secundario 486
- 28.7 **ENFOQUE EN INVESTIGACIÓN** Los anillos de los árboles: registro de antiguos secretos 488
- 28.8 Tallos modificados 489
 - Estolones 489
 - Rizomas 489
 - Bulbos 489
 - Cormos 489
 - Tubérculos 489
 - Cladodios 489

29 Nutrición y transporte en las plantas

IMPACTOS Y PROBLEMAS Equipos de limpieza a base de hojas 492

- 29.1 Nutrientes de las plantas y su disponibilidad en el suelo 494
 - Los nutrientes requeridos 494
 - Propiedades del suelo 494
 - Suelos y crecimiento vegetal 494
 - Cómo se desarrollan los suelos 494
 - Lixiviación y erosión 495
- 29.2 Cómo absorben las raíces el agua y los nutrientes 496
 - Pelos radiculares 496
 - Micorrizas 496
 - Nódulos de la raíz 496
 - Cómo controlan las raíces la captación de agua 497
- 29.3 Cómo se mueve el agua a través de las plantas 498
 - Teoría de cohesión-tensión 498
- 29.4 ¿Cómo conservan el agua los tallos y las hojas? 500
 - La cutícula conservadora de agua 500
 - Los estomas controlan la pérdida de agua 500



- 29.5 Cómo se desplazan los compuestos orgánicos en las plantas 502

Teoría de flujo por presión 502

30 Reproducción de las plantas

IMPACTOS Y PROBLEMAS Situación difícil para las abejas melíferas 506

- 30.1 Las estructuras reproductivas de las plantas fanerógamas 508

Anatomía de una flor 508

La diversidad de la estructura floral 509

- 30.2 Las flores y sus polinizadores 510

Con un poco de ayuda de sus amigos 510

- 30.3 Una nueva generación da comienzo 512

Formación de la microspora y de la megaspora 512
polinización y fertilización 512

- 30.4 El sexo de las flores 514

- 30.5 La formación de la semilla 515

Formación del embrión del esporofito 515

Semillas como alimento 515

- 30.6 Frutos 516

- 30.7 Reproducción asexual de las plantas fanerógamas 518

Clones de plantas 518

Aplicaciones agrícolas 518

Esquejes e injertos 518

Cultivo de tejidos 519

Frutos sin semilla 519

31 Desarrollo de las plantas

IMPACTOS Y PROBLEMAS Plantas increíbles, uvas maravillosas 522

- 31.1 Generalidades sobre el desarrollo de las plantas 524

- 31.2 Las hormonas vegetales y otras moléculas de señalización 526

Hormonas vegetales 526

Giberelinas 526

Auxinas 527

Ácido abscísico 527

Citocininas 527

Etileno 527

Otras moléculas de señalización 527

- 31.3 Ejemplos de los efectos de las hormonas vegetales 528

Giberelinas y germinación 528

Aumento por auxinas 528

Defensa y jasmonatos 529

- 31.4 Ajustando la dirección y las tasas de crecimiento 530

Gravitropismo 530

Fototropismo 531

Tigmotropismo 531

- 31.5 La detección de cambios ambientales recurrentes 532

Relojes biológicos 532

Ajustando el reloj 532

¿En qué momento florecer? 532

- 31.6 Senescencia y latencia 534

Abscisión y senescencia 534

Latencia 534

UNIDAD VI CÓMO FUNCIONAN LOS ANIMALES

32 Tejidos animales y sistemas de órganos

IMPACTOS Y PROBLEMAS ¿Abrir o cerrar las fábricas de células madre? 538

- 32.1 Organización del cuerpo animal 540

Del tejido a los órganos y de éstos a sistemas de órganos 540

Uniones celulares 540

- 32.2 Tejido epitelial 541

Características generales 541

Epitelio glandular 541

- 32.3 Tejidos conectivos 542

Tejidos conectivos suaves 542

Tejidos conectivos especializados 542

- 32.4 El tejido muscular 544

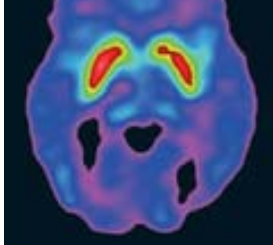
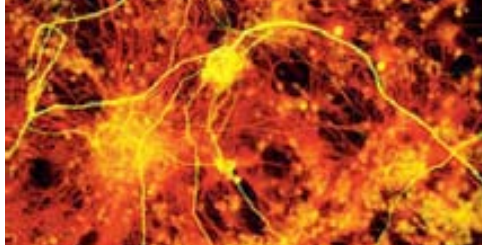
Tejido del músculo esquelético 544

Tejido del músculo cardíaco 544

Tejido del músculo liso 545

- 32.5 El tejido nervioso 545

- 32.6 Revisión sobre los principales sistemas de órganos 546



- Desarrollo de tejidos y órganos 546
- Sistemas de órganos de vertebrados 546
- 32.7 La piel de los vertebrados: ejemplo de un sistema de órganos 548
 - La estructura y la función de la piel 548
 - La luz solar y la piel de los humanos 549
- 32.8 **ENFOQUE EN LA SALUD:** El cultivo de la piel 549

33 Sistema nervioso

IMPACTOS Y PROBLEMAS En la búsqueda del éxtasis 552

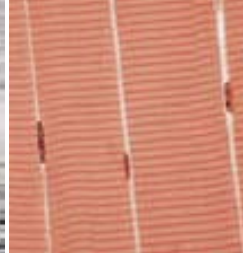
- 33.1 La evolución del sistema nervioso 554
 - La red nerviosa de los cnidarios 554
 - Sistema nervioso cefalizado, bilateral 554
 - El sistema nervioso de los vertebrados 555
- 33.2 Neuronas: las grandes comunicadoras 556
- 33.3 Potenciales de membrana 557
 - Potencial en reposo 557
 - Potenciales de acción 557
- 33.4 Un análisis de los potenciales de acción 558
 - Alcanzando el umbral 558
 - Respuesta de todo o nada 558
 - Sentido de la propagación 559
- 33.5 Cómo las neuronas envían mensajes a otras células 560
 - Sinapsis química 560
 - Integración sináptica 561
 - Limpieza del espacio sináptico 561
- 33.6 Una combinación de señales 562
 - El descubrimiento de los neurotransmisores y su diversidad 562
 - Los neuropéptidos 562
- 33.7 **ENFOQUE EN LA SALUD:** Drogas que perturban la señalización 563
 - Estimulantes 563
 - Depresivos 563
 - Analgésicos 563
 - Alucinógenos 563
- 33.8 El sistema nervioso periférico 564
 - Los nervios son paquetes de axones 564
 - Subdivisiones funcionales 564
 - Los sistemas somáticos y autónomos 564
 - Divisiones simpática y parasimpática 564

- 33.9 La médula espinal 566
 - Una carretera de información 566
 - Arcos reflejos 566
- 33.10 El cerebro de los vertebrados 568
 - El rombencéfalo y mesencéfalo 568
 - El prosencéfalo 568
 - Protección de la barrera hematoencefálica 568
 - El cerebro humano 569
- 33.11 El cerebro humano 570
 - Funciones de la corteza cerebral 570
 - Conexiones con el sistema límbico 571
 - Invocando recuerdos 571
- 33.12 **ENFOQUE EN INVESTIGACIÓN:** El cerebro dividido 572
- 33.13 Neuroglia: el equipo de apoyo de las neuronas 573
 - Tipos de neuroglia 573
 - Acerca de los tumores cerebrales 573

34 Percepción sensorial

IMPACTOS Y PROBLEMAS El dilema de la ballena 576

- 34.1 Revisión de los sistemas sensoriales 578
 - Diversidad de los receptores sensoriales 578
 - De los sentidos, a la sensación 579
- 34.2 Sensaciones somáticas y viscerales 580
 - La corteza somatosensorial 580
 - Los receptores cercanos a la superficie corporal 580
 - El sentido del músculo 580
 - El sentido del dolor 580
- 34.3 Una mirada al mundo químico 582
 - El sentido del olfato 582
 - El sentido del gusto 582
- 34.4 Sentido del equilibrio 583
- 34.5 El sentido del oído 584
 - Propiedades del sonido 584
 - El oído de los vertebrados 584
- 34.6 **ENFOQUE EN EL AMBIENTE:** La contaminación acústica 586
- 34.7 El sentido de la vista 586
 - Los requerimientos de la visión 586
- 34.8 Una mirada profunda al ojo humano 588
 - Anatomía del ojo 588
 - Mecanismos del enfoque 589



34.9 Desde la retina hasta la corteza visual 590

La estructura de la retina 590

Cómo funcionan los fotorreceptores 591

Procesamiento visual 591

34.10 ENFOQUE EN LA SALUD: Desórdenes visuales 592

Daltonismo 592

Falta de enfoque 592

Degeneración macular 592

Glaucoma 592

Cataratas 592

Ceguera nutricional 592

Agentes infecciosos 592

Diabetes tipo 1 609

Diabetes tipo 2 609

Hipoglucemia 609

35.10 Las glándulas adrenales 610

Control hormonal de la corteza adrenal 610

Control nervioso de la médula adrenal 610

35.11 Demasiado o poquito cortisol 611

Estrés crónico y cortisol elevado 611

Bajos niveles de cortisol 611

35.12 Otras glándulas endocrinas 612

Las gónadas 612

La glándula pineal 612

El timo 613

35.13 Una mirada comparativa a algunos invertebrados 613

La evolución de la diversidad hormonal 613

Las hormonas y la muda 613

35 Control endocrino

IMPACTOS Y PROBLEMAS Hormonas en el equilibrio 596

35.1 Introducción al sistema endocrino de los vertebrados 598

Señalización intercelular en los animales 598

Revisión general del sistema endocrino 598

Interacciones del sistema nervioso y el endocrino 598

35.2 La naturaleza de la acción hormonal 600

De la recepción de la señal a la respuesta 600

Receptores intracelulares 600

Receptores en la membrana plasmática 600

Función receptora y diversidad 600

35.3 El hipotálamo y la glándula pituitaria 602

Función de la glándula pituitaria posterior 602

Función de la glándula pituitaria anterior 603

Controles de retroalimentación de la secreción de hormonas 603

35.4 Función y trastornos de la hormona de crecimiento 604

35.5 Las fuentes y los efectos de otras hormonas de los vertebrados 605

35.6 Glándulas tiroide y paratiroide 606

Glándula tiroides 606

Glándulas paratiroides 607

35.7 ENFOQUE EN EL AMBIENTE: Renacuajos deformes 607

35.8 Hormonas pancreáticas 608

35.9 ENFOQUE EN LA SALUD: Trastornos de la concentración de azúcar en la sangre 609

36 Soporte estructural y movimiento

IMPACTOS Y PROBLEMAS Abultando músculos 616

36.1 Esqueletos de invertebrados 618

Esqueletos hidrostáticos 618

Exoesqueletos 618

Endoesqueletos 619

36.2 El endoesqueleto de los vertebrados 620

Características del esqueleto de los vertebrados 620

El esqueleto humano 620

36.3 Estructura y función de los huesos 622

Anatomía del hueso 622

Formación y remodelación del hueso 622

Acerca de la osteoporosis 623

36.4 Articulaciones del esqueleto: donde los huesos se unen 624

36.5 ENFOQUE EN LA SALUD: Las doloridas articulaciones 625

Lesiones comunes 625

Artritis y bursitis 625

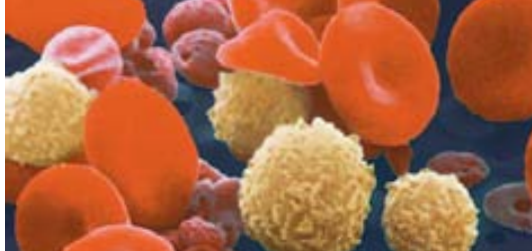
36.6 Sistemas músculo-esqueléticos 626

36.7 ¿Cómo se contrae el músculo esquelético? 628

Estructura fina del músculo esquelético 628

El modelo del filamento deslizante 629

36.8 Desde la señal hasta la respuesta: una mirada cercana a la contracción 630



- Control nervioso de la contracción 630
- El papel de la troponina y la tropomiosina 630

36.9 Energía para la contracción 631

36.10 Propiedades de los músculos en conjunto 632

- Unidades motoras y tensión muscular 632
- Fatiga, ejercicio y envejecimiento 632

36.11 ENFOQUE EN LA SALUD: Trastornos de la contracción muscular 633

- Distrofias musculares 633
- Trastornos de las neuronas motoras 633
- Botulismo y tétanos 633

37.8 La difusión en los capilares y el retorno hacia el corazón 650

- Función de los capilares 650
- Presión venosa 651

37.9 ENFOQUE EN LA SALUD: Enfermedades sanguíneas y cardiovasculares 652

- Trastornos de los glóbulos rojos 652
- Trastornos de los leucocitos 652
- Males de la coagulación 652
- Arteriosclerosis 652
- Hipertensión: el asesino silencioso 653
- Ritmos y arritmias 653
- Factores de riesgo 653

37.10 Interacciones con el sistema linfático 654

- Sistema vascular linfático 654
- Órganos y tejidos linfáticos 655

37 Circulación

IMPACTOS Y PROBLEMAS Y entonces mi corazón dejó de latir 636

37.1 La naturaleza de la circulación de la sangre 638

- De la estructura a la función 638
- Evolución de la circulación en los vertebrados 638

37.2 Características de la sangre 640

- Funciones de la sangre 640
- Volumen y composición de la sangre 640
 - Plasma 640
 - Células sanguíneas rojas (glóbulos rojos) 640
 - Células sanguíneas blancas (glóbulos blancos) 641
 - Plaquetas 641

37.3 Hemostasis 642

37.4 Tipos de sangre 642

- Tipos sanguíneos A, B y O 642
- Tipo sanguíneo Rh 643

37.5 Sistema cardiovascular humano 644

37.6 El corazón humano 646

- Estructura y función del corazón 646
- ¿Cómo se contrae el músculo cardíaco? 646
 - Repaso 646
 - Cómo late el corazón 647

37.7 Presión, transporte y distribución del flujo 648

- Transporte rápido en arterias 648
- Distribución del flujo en las arteriolas 648
- Control de la presión 649

38 Inmunidad

IMPACTOS Y PROBLEMAS La última voluntad de Frankie 658

38.1 Respuestas integradas para las amenazas 660

- Evolución de las defensas del organismo 660
- Tres líneas de defensa 660
- Los defensores 661

38.2 Barreras de superficie 662

38.3 ENFOQUE EN LA SALUD: No olvides el hilo dental 663

38.4 Respuestas inmunes innatas 664

- Fagocitos y complemento 664
- Inflamación 664
- Fiebre 665

38.5 Perspectiva general de la inmunidad adaptativa 666

- Adaptación de las reacciones ante amenazas específicas 666
- Primer paso: la alerta de los antígenos 666
- Dos armas de la inmunidad adaptativa 667
- Interceptando y eliminando los antígenos 667

38.6 Anticuerpos y otros receptores de antígenos 668

- Estructura y función de los anticuerpos 668
- La fabricación de receptores de antígenos 669

38.7 Respuesta inmune mediada por anticuerpos 670

- Una respuesta mediada por anticuerpos 670



- 38.8 La respuesta mediada por células 672
- 38.9 **ENFOQUE EN LA SALUD:** Alergias 673
- 38.10 Vacunas 674
- 38.11 La inmunidad puede equivocarse 675
 - Trastornos autoinmunes 675
 - Inmunodeficiencia 675
- 38.12 Volviendo al SIDA: la inmunidad perdida 676
 - Retomando el VIH 676
 - Una lucha titánica 676
 - Transmisión 677
 - Pruebas 677
 - Fármacos 677

39 Respiración

IMPACTOS Y PROBLEMAS Y el humo sube 680

- 39.1 La naturaleza de la respiración 682
 - Los fundamentos del intercambio de gases 682
 - Los factores que afectan las tasas de difusión 682
 - Proporción superficie-volumen 683
 - Ventilación 683
 - Proteínas respiratorias 683
- 39.2 **ENFOQUE EN EL AMBIENTE:** Jadeando por el oxígeno 683
- 39.3 La respiración de los invertebrados 684
 - Intercambio integumentario 684
 - Las branquias de los invertebrados 684
 - Caracoles con pulmones 684
 - Tubos traqueales y pulmones tipo libro 684
- 39.4 La respiración de los vertebrados 686
 - Las branquias de los peces 686
 - Evolución del par de pulmones 686
- 39.5 El sistema respiratorio humano 688
 - Las múltiples funciones del sistema 688
 - De las vías aéreas a los alveolos 689
 - Las vías respiratorias 689
 - El par de pulmones 689
 - Los músculos y la respiración 689
- 39.6 Inversiones cíclicas en los gradientes de presión del aire 690
 - El ciclo respiratorio 690
 - Volúmenes respiratorios 690
 - Control de la respiración 691

- 39.7 Transporte e intercambio de gases 692
 - La membrana respiratoria 692
 - Transporte de oxígeno 692
 - Transporte del dióxido de carbono 692
 - La amenaza del monóxido de carbono 693
- 39.8 **ENFOQUE EN LA SALUD:** Trastornos y enfermedades respiratorias 694
 - Interrupción de la respiración 694
 - Infecciones potencialmente mortales 694
 - Enfisema y bronquitis crónica 694
 - Impacto del hábito de fumar 695
- 39.9 Escaladores en las alturas y buzos en las profundidades 696
 - Respiración a grandes altitudes 696
 - Buzos en aguas profundas 696

40 Digestión y nutrición humana

IMPACTOS Y PROBLEMAS Hormonas y apetito 700

- 40.1 La naturaleza de los sistemas digestivos 702
 - Sistemas completos e incompletos 702
 - Adaptaciones en la dieta 703
- 40.2 Panorama del sistema digestivo humano 704
- 40.3 Los alimentos en la boca 705
- 40.4 Metabolismo de alimentos en el estómago y el intestino delgado 706
 - Digestión en el estómago 706
 - Digestión en el intestino delgado 707
 - Controles sobre la digestión 707
- 40.5 Absorción en el intestino delgado 708
 - De la estructura a la función 708
 - ¿Cómo se absorben los materiales? 708
 - Absorción de agua y solutos 708
 - Absorción de grasas 709
- 40.6 El intestino grueso 710
 - Estructura y función del intestino grueso 710
 - Trastornos del intestino grueso 710
- 40.7 Metabolismo de compuestos orgánicos absorbidos 711
- 40.8 Requerimientos nutricionales del ser humano 712
 - Recomendaciones dietéticas de la USDA 712
 - Carbohidratos ricos en energía 712



Grasas buenas y malas 712

Proteínas para la construcción del cuerpo 713

Las dietas bajas en carbohidratos y ricas en proteínas 713

40.9 Vitaminas, minerales y fitoquímicos 714

40.10 ENFOQUE EN LA SALUD: Preguntas difíciles, respuestas sorprendentes 716

Peso y salud 716

¿Cuál es el peso corporal “correcto”? 716

Genes, hormonas y obesidad 717

41 Preservación del entorno interno

IMPACTOS Y PROBLEMAS La verdad en un tubo de ensayo 720

41.1 Mantenimiento del fluido extracelular 722

41.2 Cómo mantienen los invertebrados el equilibrio de líquidos 722

41.3 Regulación de líquidos en vertebrados 724

Equilibrio de líquidos en peces y anfibios 724

Equilibrio de líquidos en reptiles, aves y mamíferos 724

41.4 El sistema urinario de los humanos 726

Componentes del sistema urinario 726

Las nefronas: unidades funcionales del riñón 727

Estructura de la nefrona 727

Vasos sanguíneos alrededor de las nefronas 727

41.5 Cómo se forma la orina 728

Filtración glomerular 728

Reabsorción tubular 728

Secreción tubular 729

Concentración de la orina 729

41.6 Regulación del consumo de agua y la formación de orina 730

Regulación de la sed 730

Efecto de la hormona antidiurética 730

Efectos de la aldosterona 730

Trastornos hormonales y equilibrio de líquidos 731

41.7 Equilibrio ácido-base 731

41.8 ENFOQUE EN LA SALUD Cuando fallan los riñones 732

Causas de falla renal 732

Diálisis renal 732

Trasplante renal 732

41.9 Ganancias y pérdidas de calor 733

Cómo puede cambiar la temperatura corporal 733

Endotermos, ectotermos y heterotermos 733

41.10 Regulación de la temperatura en mamíferos 734

Respuestas al estrés por calor 734

Respuestas al estrés por frío 734

42 Sistemas reproductivos de los animales

IMPACTOS Y PROBLEMAS ¿Hombre o mujer?

¿Cuerpo o genes? 738

42.1 Modos de reproducción animal 740

Reproducción asexual en animales 740

Costos y beneficios de la reproducción sexual 740

Variaciones de la reproducción sexual 740

42.2 Sistema reproductor masculino 742

Las gónadas masculinas 742

Conductos reproductivos y glándulas accesorias 743

Problemas de próstata y testiculares 743

42.3 Formación de espermatozoides 744

De células germinales a espermatozoides maduros 744

Control hormonal de la formación de espermatozoides 745

42.4 Sistema reproductor femenino 746

Componentes del sistema 746

Resumen del ciclo menstrual 747

42.5 ENFOQUE EN LA SALUD: Problemas de la mujer 747

SPM 747

Dolor menstrual 747

Bochornos, sudoración nocturna 747

42.6 Preparativos para el embarazo 748

El ciclo ovárico 748

Correlación de eventos en el ovario y el útero 749

42.7 ENFOQUE EN LA SALUD: La FSH y los gemelos 750

42.8 Cuando se encuentran los gametos 750

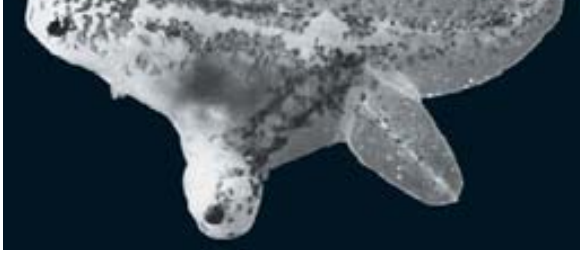
Relaciones sexuales 750

Fisiología del sexo 750

Respecto al viagra 750

Fecundación 751

42.9 Prevención o búsqueda del embarazo 752



Opciones de control prenatal 752

Acerca del aborto 753

Tecnología de reproducción asistida 753

42.10 ENFOQUE EN LA SALUD Enfermedades de transmisión sexual 754

Consecuencias de la infección 754

Principales agentes de enfermedades de transmisión sexual 754

VPH 754

Tricomoniasis 754

Clamidia 754

Herpes genital 754

Gonorrea 754

Sífilis 755

SIDA 755

43.11 ENFOQUE EN LA SALUD: La madre como proveedora y protectora 774

Consideraciones nutricionales 774

Acerca de los mareos matutinos 774

Agentes infecciosos 775

Alcohol y cafeína 775

Tabaquismo 775

Medicamentos 775

43.12 Nacimiento y lactancia 776

El parto 776

Alimentación del recién nacido 776

UNIDAD VII LOS PRINCIPIOS DE LA ECOLOGÍA

43 Desarrollo animal

IMPACTOS Y PROBLEMAS Nacimientos curiosos 758

43.1 Etapas de reproducción y desarrollo 760

43.2 Ordenamiento temprano 762

Información en el citoplasma 762

La segmentación divide el citoplasma materno 762

Variaciones en los patrones de la segmentación 763

Estructura de la blástula 763

43.3 De blástula a gástrula 764

43.4 Formación de tejidos y órganos especializados 765

Diferenciación celular 765

Morfogénesis y patrón de formación 765

43.5 Punto de vista evolutivo del desarrollo 766

Un modelo general del desarrollo animal 766

Limitaciones y modificaciones del desarrollo 766

43.6 El desarrollo humano 767

43.7 Desarrollo humano temprano 768

Segmentación e implantación 768

Membranas extraembrionarias 768

Producción hormonal temprana 769

43.8 Surgimiento del plano del cuerpo de los vertebrados 770

43.9 La función de la placenta 771

43.10 Surgimiento de las características distintivas humanas 772

44 Comportamiento animal

IMPACTOS Y PROBLEMAS Mis feromonas me obligaron a hacerlo 780

44.1 Genética del comportamiento 782

Cómo afectan los genes el comportamiento 782

Estudios de las variaciones dentro de una especie 782

Comparación entre especies 783

Knockout y otras mutaciones 783

44.2 Instinto y aprendizaje 784

Comportamiento instintivo 784

Aprendizaje sensible al tiempo 784

Respuestas condicionadas 785

Otros tipos de comportamiento aprendido 785

44.3 Comportamiento adaptativo 786

44.4 Señales de comunicación 786

44.5 Parejas, crías y éxito reproductivo 788

Selección sexual y apareamiento 788

Cuidados parentales 789

44.6 La vida en grupos 790

Defensa contra depredadores 790

Mejores oportunidades para alimentarse 790

Jerarquías dominantes 791

Los costos de vivir en grupo 791

44.7 ¿Por qué sacrificarse? 792

Insectos sociales 792

Topos sociales 792

Evolución del altruismo 792



44.8 ENFOQUE EN LA CIENCIA Comportamiento humano 793

Hormonas y feromonas 793

Moralidad y comportamiento 793

45 Ecología poblacional

IMPACTOS Y PROBLEMAS El juego de los números 796

45.1 Demografía poblacional 798

45.2 ENFOQUE EN LA CIENCIA: Cabezas escurridizas que contar 799

45.3 Tamaño poblacional y crecimiento exponencial 800

Sumas y restas en el tamaño poblacional 800

Desde cero a un crecimiento exponencial 800

¿Qué es el potencial biótico? 801

45.4 Límites del crecimiento poblacional 802

Límites ambientales del crecimiento 802

Capacidad de carga y crecimiento logístico 802

Dos categorías de factores limitantes 803

45.5 Patrones de vida 804

Tablas de vida 804

Curvas de supervivencia 804

Estrategias reproductivas 805

45.6 ENFOQUE EN LA CIENCIA: Selección natural e historias de vida 806

Depredación de los guppies en Trinidad 806

La pesca exagerada y el bacalao del Atlántico 807

45.7 Crecimiento de la población humana 808

La población humana actual 808

Bases extraordinarias para el crecimiento 808

Expansión geográfica 808

Aumento de la capacidad de carga 808

Factores limitantes librados 808

45.8 Tasas de fertilidad y estructura de edades 810

Algunas proyecciones 810

Cambio en las tasas de fertilidad 810

45.9 Crecimiento poblacional y efectos económicos 812

Transiciones demográficas 812

Consumo de recursos 812

45.10 El aumento de ancianos 813

46 Estructura comunitaria y biodiversidad

IMPACTOS Y PROBLEMAS Hormigas de fuego en los pantalones 816

46.1 ¿Qué factores moldean la estructura comunitaria? 818

El nicho 818

Categoría de interacciones de especies 818

46.2 Mutualismo 819

46.3 Interacciones competitivas 820

Efectos de la competencia 820

Distribución de recursos 821

46.4 Interacciones depredador-presa 822

Modelos para las interacciones depredador-presa 822

El lince canadiense y la liebre americana 822

Coevolución de depredadores y presas 823

46.5 ENFOQUE EN LA EVOLUCIÓN: Carrera armada evolutiva 824

Defensas de las presas 824

Respuestas adaptativas de los depredadores 825

46.6 Interacciones parásito-hospedero 826

Parásitos y parasitoides 826

Agentes de control biológico 827

46.7 ENFOQUE EN LA EVOLUCIÓN Extraños en el nido 827

46.8 Sucesión ecológica 828

Cambio sucesorio 828

Factores que afectan la sucesión 828

46.9 Interacciones entre especies e inestabilidad comunitaria 830

El rol de las especies clave 830

La introducción de especies puede alterar el equilibrio 831

46.10 ENFOQUE EN EL AMBIENTE: Invasores exóticos 832

Algas guerreras 832

Las plantas que invadieron Georgia 832

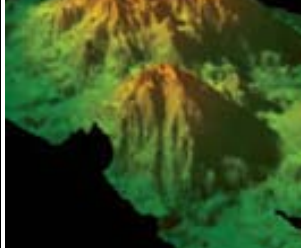
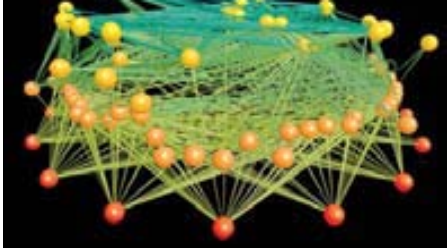
Los conejos que devoraron Australia 833

Ardillas grises contra ardillas rojas 833

46.11 Patrones biogeográficos en la estructura comunitaria 834

Tierra firme y patrones marinos 834

Patrones de Islas 834



47 Ecosistemas

IMPACTOS Y PROBLEMAS Adiós pantano azul 838

- 47.1 Naturaleza de los ecosistemas 840
 - Generalidades sobre los participantes 840
 - Estructura trófica de los ecosistemas 840
- 47.2 La naturaleza de las redes tróficas 842
 - Cadenas tróficas interconectadas 842
 - ¿Cuántas transferencias? 843
- 47.3 Flujo de energía en un ecosistema 844
 - Captación y almacenamiento de energía 844
 - Pirámides tróficas 844
 - Eficiencia ecológica 845
- 47.4 **ENFOQUE EN EL AMBIENTE** Magnificación biológica 846
 - El DDT y la Primavera silenciosa 846
 - La amenaza del mercurio 846
- 47.5 Ciclos biogeoquímicos 847
- 47.6 El ciclo del agua 848
 - Cómo y hacia dónde se desplaza el agua 848
 - La crisis de agua a nivel mundial 848
- 47.7 Ciclo del carbono 850
- 47.8 **ENFOQUE EN EL AMBIENTE:** Gases invernadero y cambio climático 852
- 47.9 Ciclo del nitrógeno 854
 - Entrada a ecosistemas 854
 - Pérdidas naturales en los ecosistemas 855
 - Alteración a causa de actividades humanas 855
- 47.10 El ciclo del fósforo 856

48 La biosfera

IMPACTOS Y PROBLEMAS Los surfistas, las focas y el mar 860

- 48.1 Patrones de circulación atmosférica global 862
 - La circulación atmosférica y el clima regional 862
 - Utilización de la energía solar y eólica 863
- 48.2 **ENFOQUE EN EL AMBIENTE** Hay algo en el aire 864
 - Vientos polares agitados y adelgazamiento del ozono 864
 - Ausencia de viento, exceso de contaminantes y smog 864

Los vientos y la lluvia ácida 865
Las partículas atmosféricas y la salud 865

- 48.3 El océano, los continentes y el clima 866
 - Las corrientes del océano y sus efectos 866
 - Sombras orográficas y monzones 866
- 48.4 Regiones biogeográficas y biomas 868
- 48.5 Suelos de los principales biomas 870
- 48.6 Desiertos 871
- 48.7 Pastizales, matorrales y bosques secos 872
 - Pastizales 872
 - Matorrales y bosques secos 873
- 48.8 Más lluvia: bosques de hoja ancha 874
 - Los bosques subcaducifolios y perennifolios 874
 - Los bosques tropicales perennifolios 874
- 48.9 **ENFOQUE EN BIOÉTICA** Tú y los bosques tropicales o selvas 875
- 48.10 Bosques de coníferas 876
- 48.11 La tundra 877
- 48.12 Ecosistemas de agua dulce 878
 - Lagos 878
 - Contenido de nutrientes y sucesión 878
 - Cambios estacionales 878
 - Ríos y arroyos 879
- 48.13 **ENFOQUE EN LA SALUD** ¿Agua “dulce”? 880
- 48.14 Zonas costeras 880
 - Zonas palustres y zona intramareas 880
 - Playas rocosas y arenosas 881
- 48.15 **ENFOQUE EN EL AMBIENTE:** Los arrecifes actuales y futuros 882
- 48.16 El mar abierto 884
 - Las zonas oceánicas y sus hábitats 884
 - El afloramiento: Un sistema para aporte de nutrientes 885
- 48.17 El clima, los copépodos y el cólera 886

49 Impacto de los seres humanos sobre la biosfera

IMPACTOS Y PROBLEMAS Un largo alcance 890

- 49.1 La crisis de la extinción 892
 - Extinciones masivas y lentas recuperaciones 892
 - La sexta gran extinción masiva 893



49.2 Amenazas actuales para las especies	894
Pérdida, fragmentación y degradación de los hábitats	894
Sobreexplotación y caza furtiva	894
La introducción de especies	895
Efectos de interacción	895
49.3 ENFOQUE EN INVESTIGACIÓN Las pérdidas desconocidas	896
49.4 Evaluación de la biodiversidad	896
Biología de la conservación	896
Monitoreo de especies indicadoras	896
Identificación de las regiones en riesgo	896
49.5 Efectos del desarrollo y el consumo	898
Efectos del desarrollo urbano y suburbano	898
Efectos del consumo de recursos	898
49.6 La amenaza de la desertificación	900
49.7 El problema de la basura	901
49.8 Mantenimiento de la biodiversidad y las poblaciones humanas	902
Consideraciones bioeconómicas	902
Uso sustentable de la riqueza biológica	902
Uso de la diversidad genética	902
Descubrimiento de químicos útiles	902
Ecoturismo	902
Tala sustentable	903
Ranchos responsables	903

Apéndice I	Sistema de clasificación	906
Apéndice II	Comentarios a un artículo de revista	910
Apéndice III	Respuestas a ejercicios de autoevaluación y problemas de genética	918
Apéndice IV	Tabla periódica de los elementos	922
Apéndice V	Modelos moleculares	923
Apéndice VI	Un vistazo más cercano a algunas de las principales vías metabólicas	925
Apéndice VII	Un mapa simplificado de los cromosomas humanos	929
Apéndice VIII	La Tierra en movimiento: etapa geológica del cambio de la vida	930
Apéndice IX	Unidades de medida	932
Apéndice X	Una vista comparativa de la mitosis en células vegetales y animales	933
Glosario de términos biológicos		934
Créditos de Arte y Agradecimientos		956
Índice		965



Prefacio

Como preparación para la presente edición, invitamos a instructores que enseñan la asignatura de “Introducción a la biología” a estudiantes de otras carreras, con el fin de reunirnos con ellos para discutir las metas de sus cursos. La principal meta de casi todos los instructores fue la siguiente: “Aportar a los estudiantes las herramientas para realizar decisiones informadas como consumidores y votantes, familiarizándolos con la manera en cómo la ciencia trabaja.” La mayoría de los estudiantes que lean este libro no estudiarán biología como carrera y muchos quizá nunca tomen otro curso de ciencias. Sin embargo, durante el resto de sus vidas tendrán que realizar decisiones que requieran de una comprensión básica de la biología y el proceso de la ciencia.

Nuestro libro brinda a esos futuros tomadores de decisiones una introducción accesible a la biología. Las investigaciones actualizadas, junto con fotos y videos, subrayan el concepto de que la ciencia es un campo con cambios continuos realizados por una comunidad diversa de personas. Los temas de investigación incluyen no solamente lo que los investigadores han descubierto, sino también la manera de realizar dichos descubrimientos, las modificaciones que nuestra comprensión ha sufrido con el transcurso del tiempo y lo que queda por descubrir. El papel de la evolución es un tema unificador en todos los aspectos de la biología.

Como autores, sentimos que la comprensión se deriva principalmente de realizar conexiones, por lo que constantemente intentamos lograr el equilibrio perfecto entre la accesibilidad y el nivel de detalle. Una narrativa con detalles excesivos resultaría inaccesible para el estudiante novato, mientras que otra con pocos detalles parecería una serie de hechos que deberían memorizarse. En consecuencia, revisamos cada una de las páginas para comprobar que el texto de esta edición sea lo más claro y directo posible. Además, simplificamos muchas figuras y agregamos tablas que resumen puntos clave.

CAMBIOS EN ESTA EDICIÓN

Cengage Now Esta edición cuenta con recursos en línea para que los estudiantes logren un aprendizaje interactivo a través de figuras animadas, interactivas, temas polémicos así como evaluaciones y apoyos para el maestro. Dichos recursos aparecerán en español y se estarán actualizando, sin embargo, algunos como *¿Por qué opción votarías?* permanecerán en inglés, así como algunas figuras interactivas.

Impactos y problemas Para que los ensayos de la sección *Impactos y problemas* resultaran más atractivos, los acortamos, los actualizamos y mejoramos su integración a lo largo de los capítulos. Agregamos muchos nuevos ensayos a la presente edición.

Conceptos básicos Los resúmenes introductorios de *Conceptos básicos* que se abarcan en cada capítulo ahora se encuentran ilustrados con fotos atractivas que fueron tomadas de las secciones pertinentes. Las conexiones a conceptos anteriores incluyen descripciones de los conceptos relacionados, además de los números de sección.

Para repasar en casa Cada sección concluye con un recuadro de *Para repasar en casa*, en el cual planteamos una pregunta que refleja el contenido crítico de la sección y también suministramos respuestas a dicha pregunta en un listado señalado con viñetas.

Investiga Las preguntas de *Investiga* y sus respuestas permiten que el estudiante verifique su comprensión de figuras o cifras a medida que lee el capítulo.

Ejercicio de análisis de datos Para reforzar las destrezas analíticas del estudiante y brindarle comprensión acerca

de las investigaciones contemporáneas, cada capítulo incluye un *Ejercicio de análisis de datos*, el cual comprende un pasaje de texto corto generalmente acerca de algún experimento científico publicado, además de una tabla, un diagrama o alguna otra gráfica que presenta los datos experimentales. El estudiante debe emplear la información del texto y la gráfica para responder una serie de preguntas.

Cambios específicos de los capítulos Cada capítulo fue revisado extensamente para que tuvieran mayor claridad; la presente edición tiene más de 250 fotos nuevas y más de 300 figuras actualizadas. Está disponible previa solicitud, una guía, página por página, sobre contenido y figuras; a continuación resumimos los principales puntos de la misma.

- **Capítulo 1, *Invitación a la biología*** Nuevo ensayo acerca del descubrimiento de nuevas especies. Cobertura más amplia del pensamiento crítico y el proceso científico; nueva sección sobre error de muestreo.
- **Capítulo 2, *La base química de la vida*** Las secciones sobre partículas subatómicas, enlace y pH fueron simplificadas; se emplearon nuevas ilustraciones para la sección sobre pH.
- **Capítulo 3, *Las moléculas de la vida*** Nuevo ensayo acerca de las grasas *trans*. Las representaciones estructurales se simplificaron y estandarizaron.
- **Capítulo 4, *Estructura y funciones de la célula*** Nuevo ensayo acerca de *E. coli* transmitida por los alimentos; se actualizó la sección de microscopía; se incluyó una nueva sección sobre teoría celular e historia de la microscopía; se incluyeron dos nuevos ensayos de enfoque sobre biopelículas y mal funcionamiento de los lisosomas.
- **Capítulo 5, *Un examen más cuidadoso de la membrana celular*** Se reorganizaron las ilustraciones de la membrana; se incluyó una nueva figura para ilustrar el cotransporte.
- **Capítulo 6, *Reglas básicas del metabolismo*** Las secciones de energía y metabolismo se reorganizaron y reinscribieron; se incluyeron varias nuevas ilustraciones, entre ellas un modelo molecular del sitio activo.
- **Capítulo 7, *La fotosíntesis: el inicio de todo*** Nuevo ensayo sobre biocombustibles. Se simplificaron las secciones sobre reacciones dependientes de la luz y adaptaciones para fijación del carbono; se incluyó un nuevo ensayo de enfoque sobre el CO₂ atmosférico y el calentamiento global.
- **Capítulo 8, *¿Cómo liberan las células la energía química?*** Todas las ilustraciones de las vías metabólicas fueron revisadas y simplificadas.
- **Capítulo 9, *¿Cómo se reproducen las células?*** Se incluyeron microfotografías actualizadas sobre la mitosis en células vegetales y animales.
- **Capítulo 10, *La meiosis y la reproducción sexual*** Las ilustraciones sobre entrecruzamiento, segregación y ciclo de vida fueron revisadas.
- **Capítulo 11, *Observando patrones en los caracteres hereditarios*** Se incluyó un nuevo ensayo sobre herencia de color de la piel; se revisaron las figuras sobre cruza monohíbrida y dihíbrida; se incluyó un nuevo cuadro de Punnett sobre el color de la piel en los perros; se agregaron los efectos ambientales sobre el fenotipo de *Daphnia*.

- **Capítulo 12, Los cromosomas y la herencia humana** El capítulo fue reorganizado, se amplió el análisis y se agregó una nueva figura sobre la evolución de la estructura de los cromosomas.
- **Capítulo 13, Estructura y funcionamiento del ADN** Nuevo ensayo de introducción sobre clonación de mascotas; se actualizó la sección de clonación de adultos.
- **Capítulo 14, Del ADN a las proteínas** Nuevas ilustraciones para comparar el ADN y el ARN; otras ilustraciones fueron simplificadas en el capítulo; se incluyeron nuevas microfotografías sobre las estructuras en forma de árbol de Navidad de la transcripción y los polisomas.
- **Capítulo 15, Control sobre los genes** El capítulo fue reorganizado; se reescribió la sección sobre control de genes eucariontes; se actualizaron las fotos de inactivación del cromosoma X; se incluyó una nueva ilustración sobre el operón lac.
- **Capítulo 16, Estudio y manipulación de genomas** El texto fue reescrito y actualizado de manera extensa; se incluyeron nuevas fotos del maíz *bt*, el *fingerprinting* de ADN y se revisó la secuencia de las ilustraciones.
- **Capítulo 17, Evidencia de la evolución** Fue revisado de manera extensa y reorganizado. Se incluyó un ensayo revisado sobre evidencia e inferencia; se incluyó un nuevo ensayo de enfoque sobre evolución de las ballenas; se actualizó la escala de tiempo geológico y se correlacionó con estratos del Gran Cañón de Colorado.
- **Capítulo 18, Los procesos evolutivos** Fue revisado de manera extensa, y reorganizado. Se incluyeron nuevas fotos para ilustrar la selección sexual en moscas con ojos pedunculados, y aislamiento mecánico en la salvia.
- **Capítulo 19, Organizando la información acerca de las especies** Fue reorganizado y revisado de manera extensa. Se incluyó una nueva serie de fotos de embriología comparada; se actualizó el árbol de los seres vivos.
- **Capítulo 20, El origen de la vida y la evolución temprana** Se actualizó la información sobre el origen de los agentes del metabolismo. Se incluyó un nuevo análisis sobre las ribozimas como evidencia del mundo del ARN.
- **Capítulo 21, Los virus y los procariontes** Se movió a este sitio el ensayo de introducción sobre el VIH, junto con la discusión de replicación del mismo. Se incluyeron nuevas ilustraciones sobre estructura viral. Una sección nueva describe el descubrimiento de los viroides y los priones.
- **Capítulo 22, Protistas: los eucariontes más simples** Se incluyó un nuevo ensayo de introducción acerca de la malaria. Mediante nuevas figuras se muestran los caracteres de los protistas y la forma en que se relacionan con otros grupos.
- **Capítulo 23, Las plantas terrestres** Se revisaron las tendencias evolutivas. Cobertura más amplia sobre hepáticas y antocerotofitas.
- **Capítulo 24, Los hongos** Nuevo ensayo de introducción acerca de esporas transmitidas atmosféricamente. Más información acerca de usos de los hongos y patógenos.
- **Capítulo 25, Evolución animal: los invertebrados** Nueva tabla resumida sobre los caracteres de los animales. Se actualizó la cobertura de relaciones entre los invertebrados.
- **Capítulo 26, Evolución animal: los cordados** Nueva sección sobre lampreas. Se actualizó la evolución de los humanos.
- El material incluido anteriormente en el capítulo de *Biodiversidad en perspectiva* fue integrado a otros capítulos.
- **Capítulo 27, Plantas y animales: retos comunes** Se incluyó una nueva sección sobre enfermedades relacionadas con el calor.
- **Capítulo 28, Tejidos vegetales** Se simplificó la sección sobre estructura secundaria; se incluyó un nuevo ensayo sobre dendroclimatología.
- **Capítulo 29, Nutrición y transporte en las plantas** Se reescribió y amplió la sección sobre funcionamiento de la raíz; se incluyeron nuevas ilustraciones de traslocación.
- **Capítulo 30, Reproducción de las plantas** Fue revisado extensamente. Se incluyó un nuevo ensayo sobre el desorden de colapso de colonia; se incluyó una nueva tabla que indica las especializaciones de las flores para polinizadores específicos; se incluyó una nueva sección sobre sexo de las flores y se agregaron muchas fotos nuevas.
- **Capítulo 31, Desarrollo de las plantas** Se reescribieron las secciones sobre desarrollo de las plantas y mecanismos hormonales.
- **Capítulo 32, Tejidos animales y sistemas de órganos** Se actualizó el ensayo sobre células madre. Se incluyó una nueva sección sobre cultivo de piel en el laboratorio.
- **Capítulo 33, Sistema nervioso** El tema de los reflejos fue complementado con el estudio de la médula espinal. La sección del cerebro fue revisada de manera extensa.
- **Capítulo 34, Percepción sensorial** Se incluyeron nuevas ilustraciones sobre el aparato vestibular, la formación de imágenes en los ojos y su acomodación. Se mejoró la cobertura de trastornos y enfermedades oculares.
- **Capítulo 35, Control endocrino** Se incluyó una nueva sección sobre trastornos de la glándula pituitaria. Las tablas que resumen las fuentes de hormonas se incluyen ahora en las secciones correspondientes, y no al final del capítulo.
- **Capítulo 36, Soporte estructural y movimiento** Se mejoró la cobertura de articulaciones y trastornos articulares.
- **Capítulo 37, Circulación** Se actualizó el ensayo de introducción. Se incluyó una nueva sección sobre hemostasis. Se simplificó el diagrama de células sanguíneas. Se revisó la sección sobre tipos sanguíneos para hacerla más clara.
- **Capítulo 38, Inmunidad** Se incluyó un nuevo ensayo sobre la vacuna contra el VIH; se incluyeron nuevos ensayos sobre enfermedades periodontales, cardiovasculares y alergias; se actualizaron las secciones de vacunas y SIDA.
- **Capítulo 39, Respiración** Se incluyó una mejor cobertura de la respiración en los invertebrados y la maniobra de Heimlich.
- **Capítulo 40, Digestión y nutrición humanas** Se actualizó la información nutricional y las secciones de investigaciones sobre obesidad.
- **Capítulo 41, Preservación del entorno interno** Se incluyó una nueva figura sobre distribución de líquidos en el cuerpo humano. Se mejoró la cobertura de trastornos renales y diálisis.
- **Capítulo 42, Sistemas reproductivos de los animales** Se incluyó un nuevo ensayo sobre afecciones intersexuales. Se incluyó cobertura de la anatomía reproductiva, la producción de gametos, las relaciones sexuales y la fertilización.

- *Capítulo 43, Desarrollo animal* Se hizo más sencilla la información acerca de los principios de desarrollo de los animales.
- *Capítulo 44, Comportamiento animal* Se incluyeron más datos sobre tipos de aprendizaje.
- *Capítulo 45, Ecología poblacional* Se hizo más clara la explicación de crecimiento exponencial y logístico. Se actualizó el material sobre población humana.
- *Capítulo 46, Estructura comunitaria y biodiversidad* Se incluyó una nueva tabla sobre interacciones entre las especies. Se revisó a fondo la sección de competencia.
- *Capítulo 47, Ecosistemas* Se incluyeron nuevas figuras de cadenas alimenticias y redes alimenticias. Se actualizó la cobertura sobre gases de invernadero.
- *Capítulo 48, La Biosfera* Se mejoró la cobertura del recambio de los lagos, la vida en los océanos, los arrecifes de coral y las amenazas para los mismos.
- *Capítulo 49, Impacto de los seres humanos sobre la biosfera* Abarca la crisis de extinción y la biología conservacionista, la degradación de los ecosistemas y el uso sustentable de la riqueza biológica.
- *Apéndice V, Modelos moleculares* Nuevas ilustraciones y texto explican por qué empleamos diferentes tipos de modelos moleculares.
- *Apéndice VI, Un vistazo más cercano a algunas de las principales vías metabólicas mayores* Nuevas ilustraciones muestran detalles sobre las cadenas de transporte de electrones en las membranas tilacoidales.

AGRADECIMIENTOS

Una lista simple no permitiría transmitir nuestro agradecimiento al equipo de personas dedicadas que hicieron posible la elaboración de este libro. Los profesionales listados en la página siguiente ayudaron a moldear nuestra manera de pensar. Marty Zahn y Wenda Ribeiro merecen un reconocimiento especial por sus comentarios incisivos acerca de cada capítulo, igual que a Michael Plotkin por su retroalimentación abundante y excelente. Grace Davidson, con mucha calma y de manera incansable, organizó nuestros esfuerzos, relleno nuestras brechas y armó todas las piezas de este libro. La investigación fotográfica tan tenaz de Paul Forkner nos ayudó a concretar nuestra visión creativa. En Cengage Learning, Yolanda Cossio y Peggy Williams suministraron apoyo incansable para nosotros y nuestros ideales. Andy Marinkovich se aseguró de que tuviéramos lo que necesitábamos, Amanda Jellerichs hizo posible que tuviéramos reuniones con cientos de catedráticos, Kristina Razmara continúa refinando nuestro sorprendente paquete de tecnología, Samantha Arvin nos ayudó a continuar organizados, y Elizabeth Momb estuvo a cargo de todos los auxiliares de impresión.

CECIE STARR, CHRISTINE EVERS Y LISA STARR

Junio, 2008

RECURSOS PARA EL PROFESOR

Este libro cuenta con una serie de recursos didácticos de apoyo, los cuales están disponibles en inglés y sólo se proporcionan a los docentes que lo adopten como texto en sus cursos. Para mayor información comuníquese a las oficinas de nuestros representantes o a las siguientes direcciones de correo electrónico:

Cengage Learning México y Centroamérica
clientes.mexicoca@cengage.com

Cengage Learning Caribe
clientes.caribe@cengage.com

Cengage Learning Conosur
clientes.conosur@cengage.com

Cengage Learning Pactoandino
clientes.pactoandino@cengage.com

REVISORES QUE COLABORARON EN ESTA EDICIÓN

MARC C. ALBRECHT
University of Nebraska at Kearney

ELLEN BAKER
Santa Monica College

SARAH FOLLIS BARLOW
Middle Tennessee State University

MICHAEL C. BELL
Richland College

LOIS BREWER BOREK
Georgia State University

ROBERT S. BOYD
Auburn University

URIEL ANGEL BUITRAGO-SUAREZ
Harper College

MATTHEW REX BURNHAM
Jones County Junior College

P.V. CHERIAN
Saginaw Valley State University

WARREN COFFEEN
Linn Benton

LUIGIA COLLO
Università' Degli Studi Di Brescia

DAVID T. COREY
Midlands Technical College

DAVID F. COX
Lincoln Land Community College

KATHRYN STEPHENSON CRAVEN
Armstrong Atlantic State University

SONDRA DUBOWSKY
Allen County Community College

PETER EKECHUKWU
Horry-Georgetown Technical College

DANIEL J. FAIRBANKS
Brigham Young University

MITCHELL A. FREYMILLER
University of Wisconsin - Eau Claire

RAUL GALVAN
South Texas College

NABARUN GHOSH
West Texas A&M University

JULIAN GRANIRER
URS Corporation

STEPHANIE G. HARVEY
Georgia Southwestern State University

JAMES A. HEWLETT
Finger lakes community College

JAMES HOLDEN
Tidewater Community College - Portsmouth

HELEN JAMES
Smithsonian Institution

DAVID LEONARD
Hawaii Department of Land and Natural Resources

STEVE MACKIE
Pima West Campus

CINDY MALONE
California State University - Northridge

KATHLEEN A. MARRS
Indiana University - Purdue University Indianapolis

EMILIO MERLO-PICH
GlaxoSmithKline

MICHAEL PLOTKIN
Mt. San Jacinto College

MICHAEL D. QUILLEN
Maysville Community and Technical College

WENDA RIBEIRO
Thomas Nelson Community College

MARGARET G. RICHEY
Centre College

JENNIFER CURRAN ROBERTS
Lewis University

FRANK A. ROMANO, III
Jacksonville State University

CAMERON RUSSELL
Tidewater Community College - Portsmouth

ROBIN V. SEARLES-ADENEGAN
Morgan State University

BRUCE SHMAEFSKY
Kingwood College

BRUCE STALLSMITH
University of Alabama - Huntsville

LINDA SMITH STATON
Pollissippi State Technical Community College

PETER SVENSSON
West Valley College

LISA WEASEL
Portland State University

DIANA C. WHEAT
Linn-Benton Community College

CLAUDIA M. WILLIAMS
Campbell University

MARTIN ZAHN
Thomas Nelson Community College

Biología

La unidad y la diversidad de la vida

12a. edición

Introducción

*Configuración actual
de los océanos y masas
continentales de la
Tierra —la etapa
geológica sobre la cual
continúa desarrollándose
el drama de la vida.
Esta imagen satelital
compuesta revela el uso
global de energía durante
la noche por parte
de la población humana.
Del mismo modo, las
ciencias biológicas te
invitan a reflexionar
profundamente sobre
el mundo de la vida y
nuestro impacto en él.*





Invitación a la biología

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Mundos perdidos y otras maravillas

En esta era de satélites, submarinos y sistemas de posicionamiento global, ¿será posible que aún haya lugares sobre la Tierra que no hayan sido explorados? Pues sí. En 2005, por ejemplo, un equipo de biólogos llegó en helicóptero a un pantano ubicado en medio de una vasta selva tropical de Nueva Guinea que de otra forma sería inaccesible. Más adelante, Bruce Beehler, miembro del equipo, recalcó, “Dondequiera que miráramos, observábamos cosas sorprendentes que nunca habíamos visto. Yo gritaba entusiasmado. Este fue uno de esos viajes únicos en la vida, pleno de experiencias impactantes.”

El equipo descubrió docenas de animales y plantas desconocidos para la ciencia, incluyendo una planta de género *Rhododendro* con flores del tamaño de platos. Encontró animales que estaban al borde de la extinción en otras partes del mundo y un ave que supuestamente ya estaba extinta.

Esta expedición hizo volar la imaginación de la gente de todo el mundo. No es que encontrar nuevos tipos de organismos sea un evento raro. Casi cada semana los biólogos descubren insectos y otros organismos pequeños. Sin embargo, los animales

de esta selva tropical en particular — en especial mamíferos y aves — parecen demasiado grandes para pasar inadvertidos. ¿Acaso nadie los vio? Tal vez. Ni senderos ni otras alteraciones causadas por humanos atravesaban por esa parte del bosque. Los animales no habían aprendido a sentir temor por los humanos, de modo que los miembros del equipo pudieron simplemente acercarse a ellos y tomarlos (figura 1.1).

En los últimos años se han descubierto muchos animales, incluyendo lémures en Madagascar, monos en India y Tanzania, animales cavernícolas de dos parques nacionales de California, esponjas carnívoras cerca de la Antártida, así como ballenas y medusas gigantes en los mares. La mayoría salió a la luz durante viajes de inventario similares a la expedición de Nueva Guinea, cuando los biólogos intentaban saber qué animales habitaban ahí.

Explorar y entender la naturaleza no es algo nuevo. Nosotros los humanos y nuestros ancestros inmediatos, nos hemos dedicado a esto durante miles de años. Observamos, proponemos hipótesis acerca del posible significado de aquellas observaciones y después las ponemos a prueba. Irónicamente, mientras más sabemos acerca de la naturaleza, más comprendemos que aún nos falta mucho por aprender.

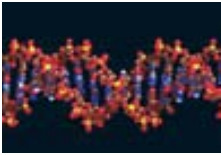
Podrías dejar que otros te digan qué pensar sobre el mundo a tu alrededor o crear tu propia concepción. Quizá, como los exploradores de Nueva Guinea, te interesen los animales y el sitio donde habitan. Tal vez estés interesado en aspectos que afectan tu salud, los alimentos que consumes, o tu hogar y tu familia. Sin importar cuál sea tu enfoque, el estudio científico de la vida —biología— puede profundizar tu perspectiva del mundo.

En todo este libro, encontrarás ejemplos de cómo es la estructura de los organismos, en dónde habitan y lo que hacen. Estos ejemplos apoyan conceptos que, en su conjunto, nos transmiten lo que es la “vida”. Este capítulo te ofrece un repaso de los conceptos básicos; establece el escenario para posteriores descripciones de las observaciones y aplicaciones científicas que te ayudarán a refinar tu comprensión de la vida.



¡Mira el video! Figura 1.1 El biólogo Kris Helgen y un extraño canguro arborícola de manto dorado (*Dendrolagus pulcherrimus*) en una selva tropical de las Montañas Foja de Nueva Guinea. Aquí, en 2005, los exploradores descubrieron 40 especies desconocidas.

Conceptos básicos



Niveles de organización

Estudiamos el mundo de la vida en distintos niveles de organización, los cuales abarcan desde átomos y moléculas hasta la biosfera. Los atributos que caracterizan la “vida” emergen de las células. [Sección 1.1](#)



La unidad subyacente de los seres vivos

Todos los organismos constan de una o más células, las cuales permanecen vivas a través de fuentes de energía y materia prima. Todas ellas perciben cambios y responden a ellos. Todas heredaron ADN, un tipo de molécula que codifica la información necesaria para el crecimiento, el desarrollo y la reproducción. [Sección 1.2](#)



La diversidad de la vida

Millones de tipos de organismos o especies han aparecido y desaparecido con el transcurso del tiempo. Cada uno es único en ciertos aspectos de su forma corporal o de su comportamiento. [Sección 1.3](#)



Explicación de la unidad en la diversidad

Las teorías acerca de la evolución, en particular la teoría de la evolución por selección natural, ayudan a explicar por qué la vida muestra unidad y diversidad. Las teorías evolutivas dirigen las investigaciones en todos los campos de la biología. [Sección 1.4](#)



Cómo sabemos

Los biólogos realizan observaciones sistemáticas, predicciones y pruebas de laboratorio y de campo. Ellos reportan sus resultados para que otros puedan repetir sus investigaciones y verificar sus razonamientos. [Secciones 1.5-1.8](#)

Conexiones a conceptos anteriores

■ Este libro emula los niveles de organización de la naturaleza, desde los átomos hasta la biosfera. Aprender sobre la estructura y función de los átomos y las moléculas te preparará para entender la estructura de las células vivas. Aprender sobre los procesos que mantienen viva una célula, te ayudará a entender cómo sobreviven los organismos multicelulares, ya que sus numerosas células vivas emplean los mismos procesos. Saber lo que los organismos requieren para sobrevivir, te ayudará a ver por qué y cómo interactúan entre ellos y en su entorno.

Al comienzo de cada capítulo, utilizaremos este espacio para recordarte tales conexiones. Dentro de los capítulos, las referencias cruzadas te llevarán a las secciones relevantes de capítulos previos.

¿Por qué opción votarías? El descubridor de una nueva especie generalmente es quien le da su nombre científico. En 2005, un casino canadiense adquirió el derecho de nombrar a una especie de mono. ¿Debe venderse los derechos de nombrar a las especies? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- Entendemos la vida pensando acerca de la naturaleza en diferentes niveles de organización.
- La organización de la naturaleza inicia en el nivel de los átomos y se extiende hasta la biosfera.
- Los atributos que caracterizan “la vida” emergen de la célula.

Entendiendo el mundo

La mayoría de nosotros comprende de manera intuitiva lo que significa la naturaleza, pero ¿podrías dar una definición de ésta? La **naturaleza** es todo en el universo, con excepción de lo que los humanos han fabricado. Abarca cada sustancia, evento, fuerza y energía —luz solar, flores, animales, bacterias, rocas, truenos, seres humanos, etc.—. Excluye todo lo artificial.

Tanto investigadores como clérigos, granjeros, astronautas, niños y cualquiera que esté interesado, intentan entender la naturaleza. Las interpretaciones difieren, ya que nadie puede ser experto en todo lo que se ha descubierto hasta el momento, ni puede adelantar conocimientos sobre todo lo que aún se haya oculto. Al comenzar a leer este libro, estás comenzando a explorar cómo un subconjunto de científicos, los biólogos, piensa acerca de las cosas, lo que han investigado y a lo que se dedican en la actualidad.

Un patrón en la organización de la vida

Los biólogos examinan todos los aspectos de la vida, tanto pasada como actual. Su enfoque los lleva a examinar internándose hacia los átomos o expandiéndose hacia las relaciones globales entre los organismos y su entorno. Por medio de su trabajo, podemos echar un vistazo al gran patrón de organización en la naturaleza.

Ese patrón se inicia en el nivel de los **átomos**, los cuales son los bloques constitutivos fundamentales de todas las sustancias vivas o inanimadas (figura 1.2a).

En el siguiente nivel de organización, los átomos se unen con otros átomos y forman **moléculas** (figura 1.2b). Entre las moléculas se encuentran carbohidratos y lípidos complejos, proteínas y ácidos nucleicos. Hoy en día, sólo las células vivas fabrican estas “biomoléculas” en la naturaleza.

El patrón de organización cruza el umbral a la vida cuando muchas moléculas son organizadas como células (figura 1.2c). Una **célula** es la unidad más pequeña con vida que puede sobrevivir y reproducirse por sí misma, dadas la información contenida en el ADN, las fuentes de energía y de materia prima, así como las condiciones ambientales adecuadas.

Un **organismo** es un individuo que consta de una o más células. En los organismos multicelulares de gran tamaño,



B molécula

Dos o más átomos unidos por enlaces químicos. En la naturaleza, sólo las células vivas sintetizan las moléculas de la vida: carbohidratos y lípidos complejos, proteínas y ácidos nucleicos.



C célula

Unidad más pequeña que puede vivir y reproducirse por sí sola o como parte de un organismo multicelular. Una célula tiene ADN, una membrana externa y otros componentes.



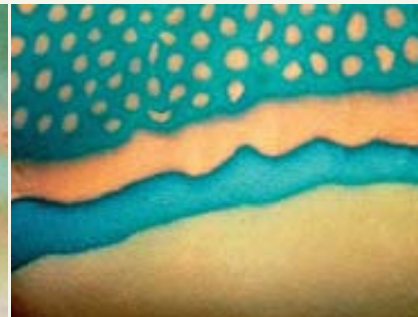
D tejido

Conjunto organizado de células y sustancias que interactúan en alguna tarea. El tejido óseo consta de secreciones (color marrón) de células como la que se muestra (blanco).



E órgano

Unidad estructural de dos o más tejidos que interactúan en una o más tareas. Por ejemplo, el ojo de un pez papagayo (*Cetoscarus bicolor*) es un órgano sensorial que se emplea en la visión.



F sistema de órganos

Órganos que interactúan en una o más tareas. La piel de este pez papagayo (*Cetoscarus bicolor*) es un sistema de órganos que consta de capas de tejidos, de órganos como las glándulas y de otras partes.



A átomo

Los átomos son las unidades fundamentales de todas las sustancias. Esta imagen muestra un modelo de un solo átomo de hidrógeno.

los organismos unicelulares pueden formar poblaciones

Figura 1.2 Animada Niveles de organización en la naturaleza.

trillones de células se organizan en tejidos, órganos y sistemas de órganos, interactuando en tareas que mantienen vivo al cuerpo entero. En la figura 1.2d-g se definen estas partes del cuerpo.

Las poblaciones se encuentran en un nivel de organización mayor. Cada **población** es un grupo de individuos de la misma especie que vive en un área determinada (figura 1.2h). Por ejemplo, los peces papagayo (*Scarus sp.*) que habitan en el Arrecife Tiburón del Mar Rojo o todas las amapolas californianas (*Eschscholzia californica*) de la Reserva de Amapolas del Valle Antilope en California.

Las comunidades se encuentran en el siguiente nivel. Una **comunidad** consta de un conjunto de poblaciones de especies dentro de un área determinada. Por ejemplo, la figura 1.2i muestra algunas de las especies del Arrecife Tiburón. Esta comunidad submarina incluye muchos tipos de algas, peces, corales, anémonas de mar, camarones y otros organismos que habitan dentro o encima del arrecife. Las comunidades pueden ser grandes o pequeñas, dependiendo del área definida.

El siguiente nivel de organización es el **ecosistema**: una comunidad que interactúa con su entorno físico y químico. El nivel más inclusivo, la **biosfera**, abarca todas las regiones de la corteza, las aguas y la atmósfera de la Tierra en donde viven los organismos.

Ten presente que la vida es algo más que la suma de sus partes individuales. En otras palabras, algunas propiedades emergentes surgen en cada nivel sucesivo de organización de la vida. Una **propiedad emergente** es la característica de un sistema que no aparece en ninguna de las partes que lo componen. Por ejemplo, las moléculas de vida por sí mismas no están vivas. Al considerarlas por separado, nadie podría predecir que una cantidad particular y ordenada de moléculas formará una célula viva. La vida —una propiedad emergente— aparece por primera vez en el nivel de la célula y en ningún otro nivel de organización más bajo en la naturaleza.

Para repasar en casa

¿En qué difiere la “vida” de lo “inanimado”?

- Los bloques constitutivos —los átomos— que constituyen a todos los seres vivos son los mismos que conforman todas las cosas inanimadas.
- Los átomos se unen formando moléculas. Las propiedades singulares de la vida emergen a medida que ciertos tipos de moléculas se organizan como células.
- Los niveles superiores de organización incluyen organismos multicelulares, poblaciones, comunidades, ecosistemas y la biosfera.



G organismo multicelular

Individuo compuesto por diferentes tipos de células. Las células de la mayoría de los organismos multicelulares, como este pez papagayo de pico ancho (*Scarus gibbus*), forman tejidos, órganos y sistemas de órganos.



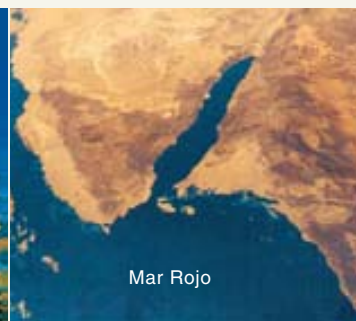
H población

Grupo de individuos unicelulares o multicelulares de una especie en un área determinada. Ésta es la población de una especie de peces del Mar Rojo.



I comunidad

Las poblaciones de todas las especies en un área determinada. Estas poblaciones pertenecen a la comunidad de un arrecife coralino en el golfo del Mar Rojo.



J ecosistema

Comunidad que interactúa con su entorno físico a través de entradas y salidas de energía y materiales. Los ecosistemas de los arrecifes florecen en aguas marinas tibias y transparentes en el Medio Oriente.

K biosfera

Todas las áreas de agua, corteza y atmósfera de la Tierra contienen organismos. La Tierra es un planeta poco común. La vida tal cual la conocemos, sería imposible sin abundancia de agua corriente.



- La entrada continua de energía y el reciclaje de materiales mantienen la compleja organización de la vida.
- Los organismos son sensibles y responden al cambio.
- El ADN heredado de los padres es la base para el crecimiento y la reproducción en todos los organismos.

La energía y la organización de la vida

La alimentación provee a tu cuerpo de energía y nutrientes que lo mantienen organizado y en funcionamiento. La **energía** es la capacidad para realizar un trabajo. Un **nutriente** es un tipo de átomo o de molécula que tiene un papel esencial en el crecimiento y la supervivencia y que un organismo no puede elaborar por sí mismo.

Todos los organismos pasan gran cantidad de tiempo adquiriendo energía y nutrientes, a pesar de que las distintas clases toman esos insumos de diferentes fuentes. Estas diferencias nos permiten clasificar a los organismos en una de dos amplias categorías: productores o consumidores.

Los **productores** adquieren la energía y la materia prima de fuentes ambientales y construyen su propio alimento. Las plantas son productores. Por medio del proceso de la **fotosíntesis**, usan la energía de la luz solar para elaborar azúcares a partir del dióxido de carbono y del agua.

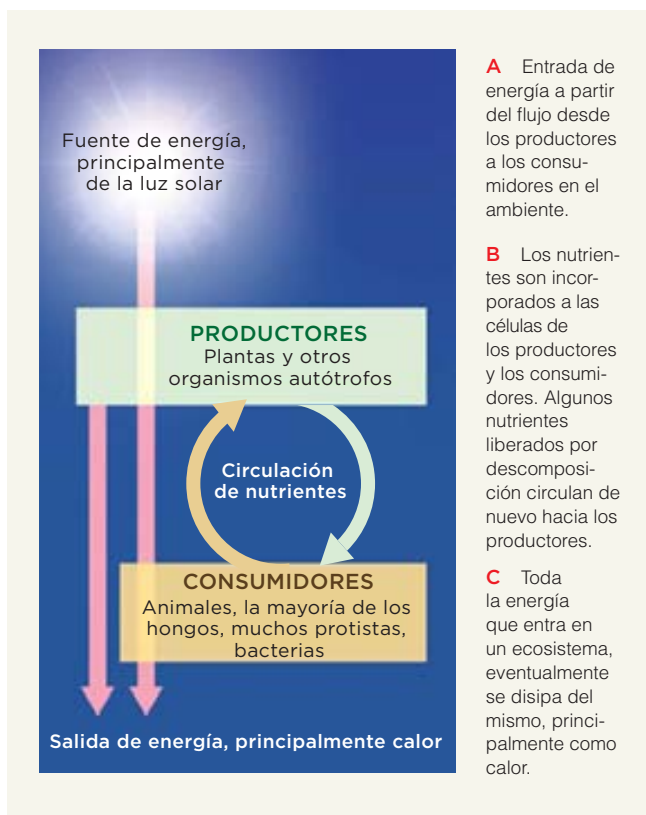


Figura 1.3 Animada Flujo unidireccional de la energía y el reciclaje de materiales en un ecosistema.

Los **consumidores** no pueden elaborar su propio alimento; adquieren la energía y los nutrientes de manera indirecta alimentándose de los productores y de otros organismos. Los animales pertenecen a la categoría de los consumidores, al igual que los descomponedores los cuales se alimentan de desechos o de restos de organismos. Encontramos las sobras de sus comidas en el ambiente. Los productores incorporan las sobras como fuentes de nutrientes. Dicho de otra manera, los nutrientes circulan entre los productores y los consumidores.

La energía, sin embargo, no circula. Fluye a través del mundo de la vida en una sola dirección, desde el ambiente, pasando por los productores y luego por los consumidores. Este flujo mantiene la estructura de los organismos individuales y es la base de la organización de la vida dentro de la biosfera (figura 1.3). Es un flujo unidireccional porque en cada transferencia, parte de la energía se escapa como calor. Las células no pueden usar el calor para realizar trabajo. Por ende, la energía que entra al mundo vivo lo abandona permanentemente.

Los organismos perciben y responden al cambio

Los organismos perciben el cambio y responden a él, tanto dentro como fuera del cuerpo, por medio de receptores. Un **receptor** es una estructura molecular o celular que responde a una forma específica de estimulación, tal como la energía de la luz o la energía mecánica de una mordida (figura 1.4).

Los receptores estimulados desencadenan cambios en las actividades de los organismos. Por ejemplo, después de que comes, los azúcares de tu alimento entran al torrente sanguíneo y entonces se eleva el contenido de azúcar en la sangre. Estos azúcares se unen a los receptores de las células del



Figura 1.4 Rugiente respuesta a las señales generadas por los receptores de dolor activadas por un cachorro de león (*Panthera leo*) que flirtea con el desastre.

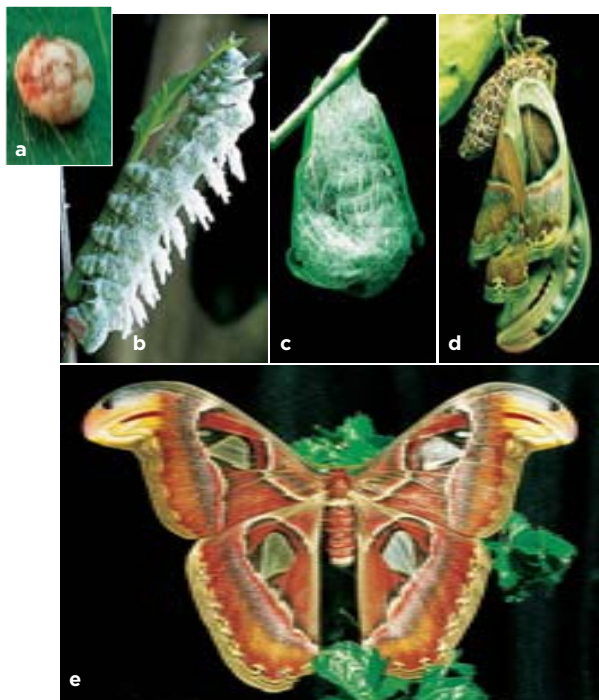


Figura 1.5 Desarrollo de la palomilla Atlas (*Attacus atlas*). Las instrucciones en el ADN guían el desarrollo de este insecto a través de una serie de etapas, desde el huevo fertilizado (a), a una etapa larvaria llamada oruga (b), a la etapa de pupa (c), a la forma alada del adulto (d, e).

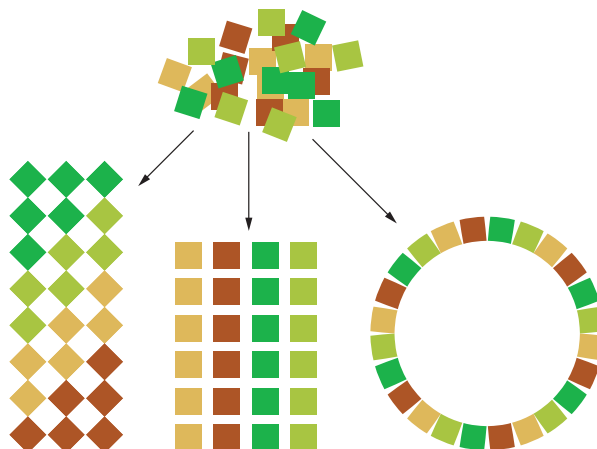


Figura 1.6 Animada Tres ejemplos de objetos ensamblados de diferentes maneras a partir de los mismos materiales.

páncreas (un órgano). Tal unión pone en movimiento una serie de eventos ocasionando que a través de todo tu cuerpo las células ingieran azúcar más rápidamente, de modo que el nivel de azúcar en tu sangre vuelva a la normalidad.

En organismos multicelulares, dentro del cuerpo pero fuera de las células, el estado interno es líquido. Salvo que la composición de este ambiente se mantenga dentro de ciertos límites, las células del cuerpo mueren. Al detectar el cambio y ajustarse a él, los organismos mantienen las condiciones de su ambiente interno dentro de los límites que favorecen la supervivencia de las células. Este proceso es llamado **homeostasis** y se trata de un atributo que define a la vida. Todos los organismos, ya sean unicelulares o multicelulares, llevan a cabo homeostasis.

Los organismos crecen y se reproducen

El **ADN**, un ácido nucleico, es la molécula primordial de la vida. Un trozo de roca no la posee. ¿Por qué el ADN es tan importante? Porque es la base del crecimiento, supervivencia y reproducción en todos los organismos. También es lo que determina cada uno de los rasgos distintivos de un individuo o sus **caracteres**.

En la naturaleza, un organismo hereda su ADN —la base de sus atributos— de sus padres. La **herencia** es la transmisión de ADN de los padres a los hijos. Las palomillas se ven como palomillas y no como pollos porque heredaron el ADN de las palomillas, el cual difiere del de los pollos. La **reproducción** se refiere al propio mecanismo por el cual los padres transmiten el ADN a sus hijos. Para todos los individuos multicelulares, el ADN tiene la información que guía el crecimiento y el **desarrollo** —trans-

formación ordenada de la primera célula de un nuevo individuo hasta convertirse en adulto (figura 1.5).

El ADN contiene instrucciones. Las células usan algunas de esas instrucciones para elaborar proteínas, que son largas cadenas de aminoácidos. Sólo hay 20 tipos de aminoácidos, pero las células los enlazan juntos en diferentes secuencias para elaborar una tremenda variedad de proteínas. Tal y como, por analogía, distintos tipos de mosaicos pueden ser organizados en diversos patrones (figura 1.6).

Las proteínas tienen diferentes papeles estructurales o funcionales. Por ejemplo, ciertas proteínas son enzimas —moléculas funcionales que hacen que las actividades celulares ocurran mucho más rápido de lo que lo harían por sí solas. Sin las enzimas, tales actividades no se llevarían a cabo a la velocidad necesaria para que sobreviva la célula. No habría más células ni vida.

Para repasar en casa

¿En qué se parecen todos los seres vivos?

- Un flujo unidireccional de energía y el reciclaje de nutrientes entre los organismos y el ambiente sostienen la vida y la organización de la misma.
- Los organismos mantienen la homeostasis al percibir y responder al cambio. Ellos hacen los ajustes que mantienen las condiciones en su ambiente interno dentro de una gama que favorece la supervivencia de la célula.
- Los organismos crecen, se desarrollan y se reproducen con base en la información codificada en su ADN, el cual heredan de sus padres.

■ De aproximadamente 100 mil millones de clases de organismos que han vivido sobre la Tierra, tantos como 100 millones están con nosotros hoy en día.

Cada vez que descubrimos una nueva **especie**, o un tipo de organismo, le asignamos un nombre formado por dos palabras. La primera indica el **género**, el cual es un grupo de especies que comparten un conjunto único de atributos. Al combinarse con la segunda palabra, el nombre designa una especie. Los individuos de una especie comparten uno o más rasgos hereditarios y pueden cruzarse con éxito si la especie se reproduce sexualmente.

Los nombres de los géneros y especies siempre se indican en cursivas. Por ejemplo, *Scarus* es un género de pez papagayo. El pez papagayo de gran pico en la figura 1.2g se llama *Scarus gibbus*. Una especie diferente en el mismo género, el pez papagayo nocturno, es el *S. coelestinus*. Observa que el nombre del género puede abreviarse después de haber sido escrito una vez.

Usamos varios sistemas de clasificación para organizar y recuperar información acerca de las especies. La mayor parte de los sistemas agrupan a estas últimas con base en sus características o rasgos observables. La tabla 1.1 y la figura 1.7 muestran un sistema común en el que los agrupamientos más inclusivos por encima del nivel del género son el *phylum* (*phyla* en plural), el reino y el dominio. Aquí, todas las especies están agrupadas dentro de los dominios Bacteria, Archaea y Eukarya. Los protistas, plantas, hongos y animales constituyen el dominio de los Eukarya.

Todas las **bacterias** y las **arqueas** son organismos unicelulares. Todos ellos son procariontes, lo cual significa que carecen de núcleo. En otros organismos, este compartimento delimitado por una cubierta de membrana contiene y protege el ADN de la célula. Como grupo, los procariontes tienen los métodos más diversos para procurarse energía y nutrientes. Son productores y consumidores en casi toda la biosfera, incluyendo entornos extremos como las rocas congeladas del desierto, hirvientes lagos saturados de azufre y desechos de reactores nucleares. Las primeras células sobre la Tierra quizá hayan afrontado retos similarmente hostiles para sobrevivir.

Las células de los **eucariontes** comienzan la vida con un núcleo. Estructuralmente, los **protistas** son el tipo más sencillo de eucariontes. Diferentes especies de protistas son productoras o consumidoras. Muchas son células únicas más grandes y más complejas que los procariontes. Algu-



A Bacteria Estos procariontes emplean los recursos de energía y nutrientes más diversos que todos los demás organismos. En el sentido de las manecillas del reloj desde la figura superior a la izquierda, una bacteria magnetotáctica tiene una hilera de cristales de hierro que actúan como una brújula diminuta; las bacterias que viven sobre la piel; cianobacterias espiriformes y células de *Lactobacillus* en el yogur.



B Archaea Aunque a menudo tienen apariencia similar a la de las bacterias, estos procariontes están evolutivamente más emparentados a los eucariontes. Izquierda, colonia de células productoras de metano. Derecha, dos especies procedentes de una fisura hidrotermica en el fondo marino.

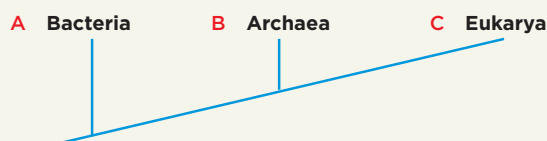


Figura 1.7 Animada Representantes de la diversidad de las tres ramificaciones más inclusivas del árbol de la vida.

nos son algas marinas multicelulares del tamaño de árboles. Los protistas son tan diversos que actualmente se reclasifican en un número de linajes principales, basados en evidencia bioquímica emergente.

Las células de hongos, plantas y animales son eucariontes. La mayoría de los **hongos**, como los champiñones, son multicelulares. Muchos son descomponedores y todos ellos secretan enzimas que digieren los alimentos fuera del cuerpo, luego de lo cual sus células absorben los nutrientes liberados.

Tabla 1.1 Comparación de los tres dominios de la vida

Bacteria	Células únicas, procariontes (sin núcleo). Son el linaje más antiguo.
Archaea	Células únicas, procariotes. Evolutivamente están más emparentados a los eucariontes.
Eukarya	Células eucariontes (con núcleos). Especies unicelulares y multicelulares categorizadas como protistas, plantas, hongos y animales.

C Eukarya



Los **protistas** son especies eucariontes unicelulares y multicelulares que abarcan desde algas microscópicas hasta gigantes. Actualmente, muchos biólogos consideran a los "protistas" como formados por numerosos linajes principales.



Las **plantas** son eucariontes multicelulares, la mayoría de ellos fotosintéticos. Casi todas tienen raíces, tallos y hojas. Las plantas son los productores primarios en los ecosistemas terrestres. Las secuías (*Sequoiadendron giganteum*) y las plantas con flor (angiospermas) son algunos ejemplos.



Los **hongos** son eucariontes. La mayoría son multicelulares. Diversos tipos son parásitos, patógenos o descomponedores. Sin descomponedores como los hongos, las comunidades quedarían enterradas en sus propios desechos.



Los **animales** son eucariontes multicelulares que ingieren tejidos o jugos de otros organismos. Igual que esta lagartija basilisco marrón (*Basiliscus vittatus*), se desplazan activamente por lo menos durante parte de su ciclo de vida.

Las **plantas** son especies multicelulares. La mayoría de ellas vive sobre la tierra o en ambientes de agua dulce. Casi todas las plantas son fotosintéticas: capturan la energía de la luz solar para dirigir la síntesis de azúcares a partir de dióxido de carbono y agua. Además de alimentarse a sí mismos, los fotosintetizadores también alimentan a gran parte de la biosfera.

Los **animales** son consumidores multicelulares que ingieren tejidos o jugos de otros organismos. Los herbívoros pastan, los carnívoros consumen carne, los carroñeros consumen restos de otros organismos y los parásitos retiran nutrientes de los tejidos del huésped. Los animales crecen y se desarrollan a través de una serie de etapas que conducen

a la forma adulta. La mayoría de ellos se desplaza activamente, al menos durante parte de su vida.

A partir de este panorama general, ¿puedes darte una idea de la tremenda gama de variedad de la vida, de su diversidad?

Para repasar en casa

¿Cómo difieren los seres vivos entre sí?

- Los organismos difieren en sus detalles; muestran una variación considerable en características o caracteres observables.
- Diversos sistemas de clasificación agrupan a las especies sobre la base de atributos compartidos.

■ La teoría de la evolución por medio de selección natural constituye una explicación para la diversidad de los seres vivos.

Los individuos de una población se asemejan en ciertos aspectos de su forma corporal, funcionamiento y conducta, pero los detalles de dichos rasgos difieren de un individuo a otro. Por ejemplo, los humanos (*Homo sapiens*) característicamente tienen dos ojos, pero éstos son de colores diversos entre los individuos.

Muchos de los rasgos o caracteres son resultado de información codificada en el ADN de manera que pueden transmitirse a los descendientes. Las variaciones en los caracteres se deben a **mutaciones**, que son pequeños cambios en el ADN. La mayoría de las mutaciones tiene efectos positivos o negativos, pero algunas ocasionan que un carácter cambie de manera que permita al individuo adaptarse mejor a su entorno. Quien porta ese **carácter adaptativo** tiene más probabilidad de sobrevivir y de transmitir su ADN a sus descendientes que los otros individuos de esa población. El naturalista Charles Darwin expresó el concepto de la “supervivencia del más apto” como sigue:

Primero, una población natural tiende a aumentar de tamaño. A medida que lo hace, los individuos de la población compiten más por alimento, refugio y por otros recursos limitados.

Segundo, los individuos de una población difieren entre sí en los detalles de los caracteres compartidos (en sus estados de carácter). Tales caracteres tienen base hereditaria.

Tercero, las formas adaptativas de los caracteres hacen más competitivos a sus portadores, de modo que estas formas se hacen más comunes con el transcurso de generaciones. La supervivencia y reproducción de los individuos en una población como consecuencia de las diferencias en los detalles de sus caracteres hereditarios, se llama **selección natural**.

Considera de qué manera las palomas difieren en el color de su plumaje y en otros rasgos (figura 1.8a). Imagina que una avicultora de pichones prefiere las plumas negras de punta rizada. Ella selecciona a las aves con las plumas más oscuras y con punta más



Paloma silvestre de las rocas (*Columba livia*)



a

Figura 1.8 (a) Resultado de la selección artificial: algunos de los cientos de variedades de palomas domésticas descendieron de poblaciones cautivas de palomas silvestres de las rocas (*Columba livia*). (b) Un halcón peregrino (izquierda) que depreda una paloma (derecha) actúa como un agente silvestre de selección natural.

rizada y sólo permite que éstas se reproduzcan. Al cabo del tiempo, más y más palomas en la población cautiva de la avicultora presentarán plumas negras de punta rizada.

La cruce de palomas es un caso de selección artificial. Un carácter es favorecido sobre otros bajo condiciones premeditadas y manipuladas en un entorno artificial. Darwin vio que las prácticas de cruce artificial podían ser un modelo de fácil comprensión para la selección natural; favorecer algunas formas de cierto carácter, respecto a otras en la naturaleza.

Del mismo modo que los avicultores de palomas son “agentes selectivos” que promueven la reproducción de ciertos tipos de pichones, los agentes de selección actúan sobre la gama de la variación silvestre. Entre ellos se encuentran los halcones peregrinos que se alimentan de palomas (figura 1.8b). Las palomas más veloces o mejor camufladas tienen más probabilidades de evitar a estos halcones y vivir lo suficiente para reproducirse en comparación con las palomas no tan rápidas o de coloración llamativa.

Cuando las diferentes formas de un carácter (estados de carácter) se hacen cada vez más o menos comunes en el transcurso de generaciones sucesivas, la evolución está en proceso. En biología, **evolución** simplemente significa un cambio en una línea de descendencia.

Para repasar en casa

¿Cómo se hizo tan diversa la vida?

- Los individuos de una población muestran una variación en sus rasgos hereditarios compartidos. Dicha variación surge debido a mutaciones en el ADN.
- Los caracteres adaptativos mejoran la oportunidad de un individuo para sobrevivir y reproducirse, de modo que se hacen más comunes en una población con el transcurso de generaciones sucesivas.
- La selección natural es la supervivencia y reproducción entre los individuos de una población que varían en los detalles de sus caracteres hereditarios compartidos. Ésta y otros procesos evolutivos ocasionan la diversidad de la vida.



b

- El pensamiento crítico significa juzgar la calidad de la información.
- La ciencia se limita a aquello que es observable.

Pensando sobre pensar

La mayoría de nosotros asume que piensa por sí mismo, ¿pero en realidad es así? Podría sorprenderte con cuánta frecuencia permitimos que otros piensen por nosotros. Por ejemplo, una de las tareas de la escuela, la cual es impartir el máximo de información posible a los estudiantes, se imbrica con el trabajo del estudiante, que consiste en adquirir tantos conocimientos como sea posible. En este rápido intercambio de información, es fácil olvidar la calidad de lo que se está intercambiando. Si aceptas la información sin cuestionarla, estás permitiendo que alguien más piense por ti.

El **pensamiento crítico** significa juzgar la información antes de aceptarla. La palabra “crítico” deriva del griego *kritikos* (juicio con discernimiento). Cuando piensas así, te mueves más allá del contenido de la información. Buscas las suposiciones subyacentes, evalúas los enunciados de apoyo y piensas en las alternativas posibles (tabla 1.2).

¿Cómo puede lograr esto un atareado estudiante? Date cuenta de lo que intentas aprender a partir de nueva información. Sé consciente de los sesgos o de las ideas subyacentes en libros, discursos, o en línea. Considera tus propios sesgos —lo que deseas creer— y comprende que éstos influyen en tu aprendizaje. Cuestiona a las figuras de autoridad con respeto. Decide qué ideas están basadas en opiniones o en evidencia. Tales prácticas te ayudarán a aceptar o a rechazar información.

El enfoque y los límites de la ciencia

Como cada uno de nosotros es único, hay tantas maneras de pensar acerca del mundo natural como personas. La **ciencia**, el estudio sistemático de la naturaleza, es una de ellas. Nos ayuda a ser objetivos acerca de nuestras observaciones sobre la naturaleza, en parte debido a sus limitaciones. Limitamos la ciencia a un subconjunto del mundo, únicamente aquello que es observable.

La ciencia no aborda interrogantes, como “¿Por qué existo?”. Muchas de las respuestas a esta pregunta son subjetivas; provienen del interior como una integración de las experiencias personales y de las conexiones mentales que forman nuestra conciencia. Esto no implica que las respuestas subjetivas carezcan de valor. Ninguna sociedad humana funciona por mucho tiempo, a menos que sus individuos compartan estándares para realizar juicios, aunque sean subjetivos. Los estándares morales, estéticos y filosóficos varían de una sociedad a otra, pero todos ayudan a las personas a decidir lo que es importante y bueno. Todas dan significado a lo que hacemos.

Además, la ciencia no considera lo sobrenatural ni nada que se encuentre “más allá de la naturaleza”. La ciencia no asume o niega que ocurran esos fenómenos sobrenaturales, pero aun así, los científicos pueden causar controversia cuando descubren una explicación natural para algo que

Tabla 1.2 Una guía para el pensamiento crítico

- ¿Qué mensaje se me pide que acepte?
- ¿Qué evidencia apoya este mensaje? ¿Es válida la evidencia?
- ¿Hay otra forma de interpretar la evidencia?
- ¿Qué otra evidencia me ayudaría a evaluar las alternativas?
- ¿Es este el mensaje más razonable que puede derivarse de esas evidencias?

se creía inexplicable. Esta controversia surge a menudo cuando los estándares morales de una sociedad se han entretelado con las interpretaciones tradicionales acerca de la naturaleza.

Por ejemplo, Nicolás Copérnico estudió los planetas hace varios siglos en Europa y llegó a la conclusión de que la Tierra gira en torno al Sol. En la actualidad esta conclusión parece obvia, pero en su época fue una herejía. La creencia prevalente era que el Creador hizo la Tierra —y por extensión a los humanos— como centro del universo. Galileo Galilei, otro estudioso, encontró evidencia sobre el modelo de Copérnico para el Sistema Solar y publicó sus observaciones. Fue forzado a retractarse en público y a ubicar nuevamente a la Tierra en el centro del universo.

Explorar el punto de vista tradicional acerca del mundo natural desde la perspectiva científica podría malinterpretarse como si se cuestionara la moralidad, aunque ninguna de las dos cosas sea lo mismo. Como grupo, los científicos no son menos morales, legales o compasivos que cualquier otro. No obstante, como verás en la siguiente sección, sus trabajos siguen un estándar particular: las explicaciones propuestas deben poder comprobarse en el mundo natural de manera que otros las puedan repetir.

La ciencia nos ayuda a transmitir experiencias sin sesgos, lo cual puede ser lo más cercano a encontrar un idioma universal. Por ejemplo, estamos bastante seguros de que las leyes de la gravedad son aplicables en todos los sitios del universo, de manera que los seres inteligentes de un planeta distante probablemente serán capaces de entender el concepto de gravedad. En consecuencia, nosotros bien podríamos usar estos conceptos para comunicarnos con ellos, o con cualquiera en cualquier parte. Sin embargo, el objetivo de la ciencia no es comunicarse con extraterrestres, es encontrar bases comunes aquí sobre la Tierra.

Para repasar en casa

¿Qué es la ciencia?

- La ciencia es el estudio de lo observable; es decir, aquellos objetos o eventos para los cuales se puede recopilar evidencia válida. No aborda lo sobrenatural.

■ Los científicos hacen y prueban predicciones potencialmente falseables sobre cómo funciona el mundo natural.

Observaciones, hipótesis y pruebas

Para tener una idea de cómo trabaja la ciencia, considera la tabla 1.3 y esta lista de prácticas comunes para la investigación:

1. Observa algún aspecto de la naturaleza.
2. Plantea una pregunta relacionada con tus observaciones.
3. Lee acerca de lo que otros han descubierto respecto al tema y entonces propón una **hipótesis**, una respuesta a tu pregunta que pueda probarse.
4. Usando la hipótesis como guía, realiza una **predicción**: una propuesta sobre alguna condición que deba existir si la hipótesis no está equivocada. Realizar predicciones es el llamado proceso del “si... entonces”: “si” es la hipótesis y “entonces” es la predicción.
5. Diseña formas para probar la exactitud de la predicción, realizando experimentos u obteniendo información. Los experimentos pueden realizarse sobre un **modelo**, o sistema análogo, cuando es imposible experimentar directamente con un objeto o evento.
6. Evalúa los resultados de las pruebas. Los resultados que confirman la predicción constituyen evidencia —datos— en apoyo de la hipótesis. Los resultados que refutan la predicción, constituyen evidencia de que la hipótesis quizá tenga fallas.
7. Informa todos los pasos de tu trabajo a la comunidad científica, junto con las conclusiones a las que llegaste.

Quizá hayas escuchado que alguien se refiere a estas prácticas como “el método científico” como si todos los científicos marcharan al ritmo del tambor para un procedimiento fijo. Pero no ocurre así. Hay distintos métodos para realizar investigaciones, particularmente en biología (figura 1.9). Hay biólogos que realizan únicamente observaciones sin proponer hipótesis. Algunos proponen hipótesis y dejan que otros las prueben. Algunos más tropiezan con información valiosa que ni siquiera estaban buscando. Por supuesto, no se trata sólo de suerte. El azar favorece a una mente que ya está preparada por la educación y la experiencia para reconocer lo que podría significar la nueva información.

Sin importar la variación, una cosa es constante: los científicos no aceptan información simplemente porque alguien diga que es la verdad. Ellos evalúan la evidencia de apoyo y encuentran explicaciones alternas. ¿Esto te resulta familiar? Debería serlo, pues es el pensamiento crítico.

Acerca de la palabra “teoría”

La mayoría de los científicos evitan la palabra “verdad” cuando discuten de ciencia. En vez de ello, tienden a hablar acerca de la evidencia que apoya o no una hipótesis.

Supongamos que una hipótesis no ha sido refutada aun después de años de pruebas. Es consistente con toda la evidencia recopilada hasta la fecha y nos ha ayudado a realizar predicciones exitosas sobre otros fenómenos. Cuando cualquier hipótesis cumple con estos criterios, se le considera una **teoría científica**.

Para dar un ejemplo, las observaciones en toda la historia registrada apoyan la hipótesis de que la gravedad atrae los objetos hacia la Tierra. Los científicos ya no dedican tiempo a probar esa hipótesis por la simple razón de que, tras miles de años de observación, nadie ha visto lo contrario. Esta hipótesis constituye ahora una teoría científica, pero no es una “verdad absoluta”. ¿Por qué no? Sería necesario realizar un número infinito de pruebas para confirmar que es válida en todas las circunstancias posibles.

Una sola observación o resultado que *no* sea consistente con una teoría, hace que ésta quede sujeta a revisión. Por ejemplo, si la gravedad atrae los objetos hacia la Tierra, sería lógico predecir que una manzana caerá si se suelta desde arriba. Sin embargo, un científico bien podría considerar tal prueba como una oportunidad de que la predicción falle. Pensemos al respecto. Si tan solo una manzana cayera hacia arriba, en vez de hacia abajo, la teoría de la gravedad quedaría bajo escrutinio. Como cualquier otra teoría, ésta continúa abierta a la revisión.

Una teoría bien comprobada está tan cercana de la “verdad” como los científicos consideren. En la tabla 1.4 se enlistan algunas teorías científicas. Una de ellas, la de la selección natural, se ha mantenido durante más de un siglo de pruebas. Como todas las demás, no podemos estar seguros de que será válida en todas las condiciones posibles, pero podemos decir que hay una probabilidad muy alta de que no sea errónea. Si surge cualquier evidencia incongruente con la teoría de la selección natural, entonces los biólogos la revisarán. Dicha disposición a modificar o a

Tabla 1.3 Ejemplo de un enfoque científico

1. Observación	Las personas contraen cáncer.
2. Pregunta	¿Por qué las personas contraen cáncer?
3. Hipótesis	Fumar cigarrillos puede ocasionar cáncer.
4. Predicción	Si el tabaquismo provoca cáncer, entonces los individuos que fuman contraerán cáncer con mayor frecuencia que aquellos que no fuman.
5. Reunir información	Realizar una inspección entre individuos fumadores e individuos que no fuman. Determinar qué grupo tiene mayor incidencia de cáncer.
Experimento de laboratorio	Establecer grupos idénticos de ratas de laboratorio (sistema de muestra). Exponer a un grupo al humo de cigarrillo. Comparar la incidencia de nuevos cánceres en cada uno de los grupos.
6. Evaluar resultados	Recopilar los resultados de la prueba y llegar a conclusiones a partir de ellos.
7. Informe	Someter los resultados y las conclusiones a la comunidad científica para su revisión y publicación.

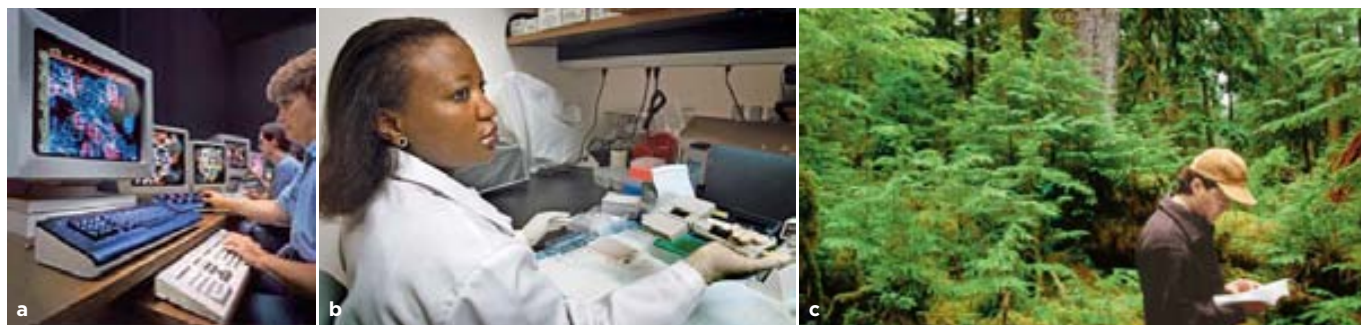


Figura 1.9 Científicos realizando investigación en el laboratorio y en el campo. (a) Analizando datos por computadora. (b) María Ari examina una muestra para detectar la presencia de bacterias peligrosas en los Centros para el Control y Prevención de Enfermedades. (c) Haciendo observaciones de campo en un bosque antiguo.

descartar inclusive una teoría arraigada, es una de las fortalezas de la ciencia.

Quizá hayas escuchado a la gente aplicar la palabra “teoría” a una idea especulativa, como en la frase “Eso es sólo una teoría”. La especulación es una opinión o creencia, una convicción personal que no necesariamente está apoyada en evidencia. Una teoría científica no es una opinión: por definición, debe estar soportada por un amplio cuerpo de evidencia.

A diferencia de las teorías, muchas creencias y opiniones no pueden ser sometidas a prueba. Si no es posible probar algo, entonces tampoco hay manera de refutarlo. Aunque una convicción personal tiene un valor considerable en nuestra vida, no debe confundirse con una teoría científica.

Tabla 1.4 Ejemplo de teorías científicas

Teoría atómica	Todas las sustancias están formadas por átomos.
Gravitación	Los objetos se atraen mutuamente con una fuerza que depende de su masa y de su cercanía.
Teoría celular	Todos los organismos constan de una o más células; la célula es la unidad fundamental de la vida y todas las células derivan de células preexistentes.
Teoría de los gérmenes	Los microorganismos provocan muchas enfermedades.
Tectónica de placas	La corteza terrestre está fragmentada en piezas que se mueven en relación de unas a otras.
Evolución	El cambio ocurre en las líneas de descendencia.
Selección natural	La variación en los rasgos hereditarios influye sobre la supervivencia y reproducción de los individuos de una población.

Algunos términos empleados en los experimentos

Las observaciones cuidadosas son una manera de probar las predicciones que derivan de una hipótesis, así también los experimentos. Encontrarás ejemplos de experimentos en la siguiente sección. Por ahora bastará que te familiarices con algunos términos importantes que emplean los investigadores.

1. Los **experimentos** son pruebas que apoyan o rechazan una hipótesis.
2. Los experimentos suelen estar diseñados para probar los efectos de una sola variable. Una **variable** es una característica que difiere entre individuos o eventos.
3. Los sistemas biológicos son una integración de tantas variables interactuantes, que puede ser difícil estudiar una variable por separado de las demás. Los experimentadores a menudo realizan pruebas en dos grupos de individuos al mismo tiempo. Un **grupo experimental** es un conjunto de individuos que tiene ciertas características o que recibe determinado tratamiento. Este grupo se somete a prueba junto con un **grupo de control** de manera simultánea, el cual es idéntico al grupo experimental, excepto por la variable; es decir, la característica o el tratamiento que está siendo probado. Idealmente, los dos grupos tienen el mismo conjunto de variables, con la excepción de la que está siendo sometida a prueba. De este modo, cualquier diferencia en los resultados experimentales entre los grupos será un efecto de la variable cambiante.

Para repasar en casa

¿Cómo trabaja la ciencia?

- La investigación científica implica formular preguntas acerca de algún aspecto de la naturaleza, plantear hipótesis, realizar y probar predicciones, así como reportar los resultados.
- Los investigadores diseñan experimentos para probar los efectos de una variable a la vez.
- La teoría científica es un concepto de causa y efecto que ha sido extensamente probado, que es congruente con toda evidencia y que se ha mantenido por largo tiempo, el cual se emplea para realizar predicciones acerca de otros fenómenos.

■ Los investigadores desentrañan las causas y efectos en los complejos procesos naturales al modificar una variable a la vez.

Las papas fritas y el dolor estomacal

En 1996 la Administración de Alimentos y Fármacos de Estados Unidos (FDA, por sus siglas en inglés) aprobó el Olestra®, un sustituto sintético de grasas, elaborado a partir de azúcar y aceite vegetal, como aditivo alimenticio. Las papas fritas fueron el primer producto preparado con Olestra en el mercado de Estados Unidos. Al poco tiempo surgió una acalorada controversia. Algunas personas se quejaron de sufrir calambres intestinales después de comer las papas, por lo que concluyeron que la causa era el Olestra.

Dos años más tarde, cuatro investigadores de la Escuela de Medicina de la Universidad de John Hopkins diseñaron un experimento para probar la hipótesis de que ese aditivo alimenticio provocaba calambres. Ellos predijeron que si el Olestra provocaba calambres, *entonces* quienes consumieran Olestra tendrían más probabilidades de padecerlos, que las personas que no lo hicieran.

Para comprobar la predicción, emplearon como “laboratorio” un teatro de Chicago. Pidieron a más de 1,100 per-

sonas de 13 a 38 años de edad, que acudieran a ver una película y comieran una porción de papas fritas. Cada persona recibió una bolsa sin marca que contenía 13 onzas de producto. Los individuos que recibieron las que contenían Olestra fueron el grupo experimental y quienes recibieron una bolsa de papas fritas normales integraron el grupo control.

Posteriormente, los investigadores contactaron a todas las personas y tabularon los reportes de calambres gastrointestinales. De las 563 personas que constituyeron el grupo experimental, 89 (15.8%) se quejaron de problemas. Sin embargo, también 93 de las 529 personas (17.6%) que constituyeron el grupo control ¡que había ingerido papas fritas normales! Este sencillo experimento refutó la predicción de que comer papas fritas con Olestra provocaba calambres intestinales (figura 1.10).

Mariposas y aves

Consideremos a la mariposa pavorreal (*Inachis io*), un insecto alado que recibió ese nombre debido a las enormes y coloridas manchas en sus alas. En 2005 los investigadores publicaron un informe sobre sus pruebas para identificar los factores que ayudan a las mariposas pavorreal a defenderse en contra de los pájaros insectívoros. Los investigadores hicieron dos observaciones. Primero, cuando la mariposa pavorreal está en reposo, dobla sus alas de bordes rasgados para que sólo se vea el oscuro reverso (figura 1.11a). Segundo, cuando una mariposa ve que se aproxima un depredador, aletea repetidamente sus alas delanteras y traseras. Al mismo tiempo, cada ala delantera se desliza sobre la trasera produciendo un sonido sibilante y una serie de chasquidos.

Los investigadores se formularon la pregunta, “¿Por qué la mariposa pavorreal aletea rápidamente?”. Después de revisar estudios previos, formularon tres hipótesis que podrían explicar el comportamiento de abrir y cerrar las alas.

1. Cuando están plegadas, las alas de la mariposa aparentan una hoja muerta. Esto puede camuflar a la mariposa o ayudarle a esconderse de los depredadores en su hábitat forestal.
2. Aunque el aleteo probablemente atraiga a las aves depredadoras, también expone las manchas brillantes de la mariposa y que asemejan los ojos de un búho (figura 1.11b). Se sabe que cualquier cosa parecida a los ojos de un búho asusta a las avcillas comedoras de mariposas, de modo que al exponer las manchas de sus alas, la mariposa puede desanimar a los depredadores.
3. Los sonidos sibilantes y los chasquidos que se producen cuando la mariposa pavorreal frota una contra otra las secciones de sus alas, quizá ahuyenten a los depredadores.

Los investigadores decidieron probar las hipótesis 2 y 3, haciendo las siguientes predicciones:

1. Si las manchas brillantes en las alas de las mariposas pavorreal desalientan a las aves depredadoras, *entonces*, los

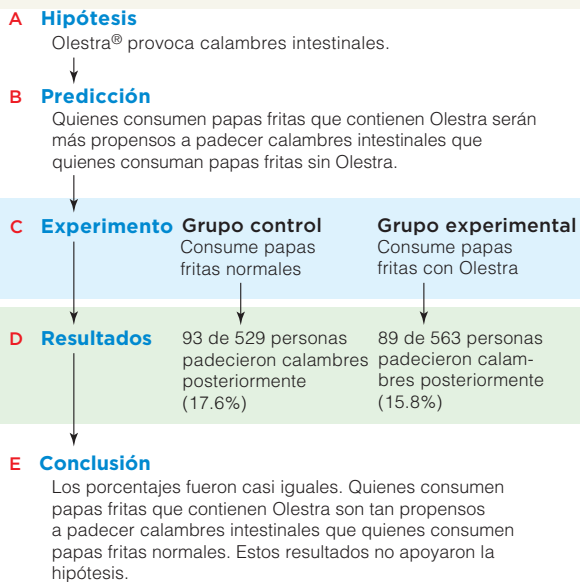


Figura 1.10 Animada Los pasos en un experimento científico para determinar si el Olestra provoca calambres. Un informe de este estudio fue publicado en el *Journal of the American Medical Association* en enero de 1998.



a



b



c

Tabla 1.5 Resultados del experimento de la mariposa pavorreal*

Manchas en las alas	Sonido de las alas	Número total de mariposas	Número consumido	Número de sobrevivientes
Con manchas	Con sonido	9	0	9 (100%)
Sin manchas	Con sonido	10	5	5 (50%)
Con manchas	Sin sonido	8	0	8 (100%)
Sin manchas	Sin sonido	10	8	2 (20%)

*Proceedings of the Royal Society of London, Serie B (2005) 272: 1203–1207.

Figura 1.11 Defensas de la mariposa pavorreal (*Inachis io*) contra las aves depredadoras. (a) Con las alas plegadas, una mariposa pavorreal en reposo semeja una hoja seca. (b) Cuando se aproxima un ave, la mariposa aletea repetidamente. Ese comportamiento de defensa expone las brillantes manchas de sus alas y también produce sibilantes sonidos y chasquidos. Los investigadores probaron si el comportamiento desalienta a los paros azules (*Parus caeruleus*) (c) Taparon con pintura las manchas de las alas de algunas mariposas, cortaron la parte de las alas que producía sonido en otras mariposas e hicieron ambas cosas en un tercer grupo de mariposas. Posteriormente, los biólogos expusieron cada mariposa a un pájaro hambriento. Los resultados se enlistan en la tabla 1.5. **Adivina:** ¿Qué defensa, las manchas o los sonidos de las alas, desalienta de modo más eficaz a los paros azules?

Respuesta: las manchas de las alas

individuos sin manchas en las alas serán más propensos a ser atacados por las aves depredadoras que los individuos que sí las presentan.

2. Si los sonidos que producen las mariposas pavorreal desalientan a las aves depredadoras, entonces los individuos que no produzcan sonidos tendrán más probabilidades de ser consumidos por las aves depredadoras que los individuos que sí los produzcan.

El siguiente paso fue realizar el experimento. Los investigadores pintaron de negro las manchas de las alas de algunas mariposas, cortaron la parte que produce sonido en las alas traseras de otras e hicieron ambas cosas a un tercer grupo de mariposas. Colocaron a cada mariposa en una jaula grande con un paro azul hambriento (figura 1.11c) y después observaron a la pareja durante 30 minutos.

La tabla 1.5 enlista los resultados del experimento. Todas las mariposas con manchas no modificadas en las alas sobrevivieron, sin importar que produjeran sonido o no. En contraste, sólo la mitad de las mariposas con las manchas cubiertas, pero que podían producir sonidos con las alas, sobrevivieron. La mayoría de las mariposas que no tenían manchas ni estructuras para emitir sonidos, fueron rápidamente devoradas.

Los resultados de la prueba confirmaron ambas predicciones, de modo que apoyaron las hipótesis. Las aves son desalentadas por los sonidos de las alas de las mariposas pavorreal, pero lo son aún más por las manchas de sus alas.

Formular preguntas útiles

Los investigadores intentan diseñar experimentos de una sola variable para obtener resultados cuantitativos como son los conteos o algún otro tipo de datos susceptibles de medición o que fueron recopilados objetivamente. Aún así, se arriesgan a diseñar experimentos y a interpretar los resultados en términos de lo que quieren encontrar. En particular, al estudiar seres humanos, no siempre es posible aislar una sola variable. Por ejemplo, al aplicar el pensamiento crítico nos daríamos cuenta de que las personas que participaron en el experimento del Olestra fueron elegidas al azar. Eso significa que el estudio no fue controlado para el género, edad, peso, medicamentos consumidos, entre otros. Tales variables bien podrían haber influido en los resultados.

Los científicos esperan que entre ellos, los prejuicios se hagan a un lado. Si algún individuo no lo hace así, otros lo harán porque la ciencia funciona mejor cuando es cooperativa y competitiva.

Para repasar en casa

¿Por qué realizan experimentos los biólogos?

- Los procesos naturales a menudo se ven influenciados por muchas variables que interactúan entre sí.
- Los experimentos ayudan a los investigadores a desentrañar las causas de dichos procesos naturales al enfocarse en los efectos de modificar una sola variable.



A Natalia, con los ojos vendados, toma al azar un frijol de dulce de un tarro. Hay 120 frijoles de dulce verdes y 280 de color negro, de modo que 30% de los dulces del tarro son verdes y 70% son negros.



B El tarro se oculta de la vista de Natalia antes de que ella se quite la venda. Como ella ve un solo frijol de dulce de color verde en su mano, asume que el tarro sólo contiene frijoles verdes.



C Con los ojos vendados de nuevo, Natalia saca 50 frijoles de dulce del tarro y termina con 10 de color verde y 40 de color negro.



D La muestra más grande le lleva asumir a Natalia que la quinta parte de los frijoles de dulce del tarro son de color verde (20%) y las cuatro quintas partes son de color negro (80%). La muestra se aproxima a la proporción real de 30% de frijoles verdes contra 70% de frijoles negros en el tarro. Mientras más veces repita el muestreo, más cerca estará Natalia de conocer la proporción real.

- Los investigadores de biología experimentan con subconjuntos de un grupo.
- Los resultados de tal experimento podrían diferir de los resultados al realizar ese mismo experimento con todo el grupo.

Rara vez los investigadores pueden observar a todos los individuos de un grupo. Por ejemplo, ¿recuerdas a los exploradores mencionados en la introducción del capítulo? Ellos no examinaron toda la selva que cubría más de dos millones de acres en las Montañas Foja de Nueva Guinea. Aun si eso hubiera sido posible, habría requerido gran cantidad de tiempo y esfuerzo. Además, hasta irrumpir en un área pequeña puede dañar los delicados ecosistemas del bosque.

Teniendo en cuenta estas restricciones, los investigadores suelen experimentar con subconjuntos de la población, evento o algún otro aspecto de la naturaleza que elijan para representar el todo. Ellos prueban los subconjuntos y después usan los resultados para realizar generalizaciones acerca de toda la población.

Supongamos que los investigadores diseñan un experimento para identificar las variables que influyen en el crecimiento de la población de canguros arborícolas de manto dorado (*Dendrolagus pulcherrimus*). Quizá sólo se enfoquen en la población que vive en un acre de las Montañas Foja. Si sólo identifican cinco canguros arborícolas de manto dorado en el acre especificado, podrían extrapolar que hay 50 por cada 10 acres, 100 por cada 20 acres y así sucesivamente.

Sin embargo, es riesgoso generalizar a partir de un subconjunto porque quizá éste no sea representativo del todo. Si por casualidad, la única población de canguros arborícolas de manto dorado vive en el acre estudiado de la selva, entonces las suposiciones de los investigadores sobre el número de canguros en el resto de la selva serán incorrectas.

El **error de muestreo** es la diferencia entre los resultados para un subconjunto y los resultados para el todo. Ocurre con mayor frecuencia cuando el tamaño de la muestra es pequeño. Comenzar con una muestra grande o repetir el experimento, ayuda muchas veces a minimizar el error de muestreo (figura 1.12). Para entender por qué, imagina que lanzas una moneda al aire. Hay dos resultados posibles: cara o cruz. Quizá predigas que la moneda caerá en cara con la misma frecuencia que en cruz. Cuando en realidad lanzas la moneda al aire, observas que con frecuencia cae en cara, o en cruz, varias veces seguidas. Si lanzas la moneda sólo unas cuantas veces, los resultados pueden diferir considerablemente de tu predicción. Lánzala muchas veces y quizá obtengas un número igual de caras que de cruces.

El error de muestreo es una consideración importante en el diseño de la mayoría de los experimentos. La posibilidad de que ocurra debe formar parte del proceso de pensamiento crítico a medida que los lees. Recuerda preguntarte: si los experimentadores emplearon un subconjunto del todo, ¿eligieron una muestra suficientemente grande? ¿Repetieron el experimento varias veces? Tener en cuenta estas posibilidades, te ayudará a evaluar mejor los resultados y las conclusiones alcanzados.

Figura 1.12 Animada Demostración del error de muestreo.

Casi cada semana otra nueva especie es descubierta, lo que nos hace recordar que aún no conocemos a todos los organismos sobre nuestro planeta. Ni siquiera sabemos cuántos buscar. La amplia información acerca de los 1.8 millones de especies de las que sabemos, cambia con tal rapidez que ha sido imposible cotejarla, hasta ahora. Un nuevo sitio en la red, mantenido mediante esfuerzos de colaboración, llamado *Encyclopedia of Life* (La enciclopedia de la vida), pretende constituir una fuente de referencia en línea y una base de datos con información sobre especies. Visítala en www.eol.org

¿Por qué opción votarías? Descubierto en Madagascar en 2005, este diminuto lémur ratón recibió el nombre de *Microcebus lehilahytsara* en honor al primatólogo Steve Goodman (lehilahytsara es una combinación de las palabras malgaches para "bien" y "hombre"). ¿Deben venderse los derechos para nombrar especies? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea.



Resumen

Sección 1.1 Hay **propiedades emergentes** a cada nivel de organización en la **naturaleza**. Toda la materia está formada por **átomos**, los cuales se combinan como **moléculas**. Los **organismos** son una o más **células**, las unidades más pequeñas de la vida. Una **población** es un grupo de individuos de una especie en determinada área; una **comunidad** son todas las poblaciones de todas las especies en determinada área. Un **ecosistema** es una comunidad que interacciona con su entorno. La **biosfera** incluye todas las regiones de la Tierra en donde hay vida.

■ Explora los niveles de organización biológica con la interacción en CengageNOW.

Sección 1.2 Todos los seres vivos tienen características similares (tabla 1.6). Todos los organismos requieren aportes de **energía** y **nutrientes** para mantenerse. Los **productores** elaboran su propio alimento mediante procesos como la **fotosíntesis**; los **consumidores** se comen a los productores o a otros consumidores. A través de la **homeostasis** los organismos usan moléculas y estructuras tales como los **receptores** para ayudar a mantener las condiciones de su ambiente interno dentro de la gama que sus células toleren. Los organismos crecen, se **desarrollan** y se **reproducen**, usando la información en su **ADN**, un ácido nucleico **heredado** de los padres. La información codificada en el ADN es la fuente de los **caracteres** de un individuo.

■ Usa las instrucciones de la animación en CengageNOW para ver cómo se ensamblan diferentes objetos a partir de los mismos materiales. Observa también el flujo de energía y la recirculación de materiales.

Sección 1.3 Cada tipo de organismo recibe un nombre que incluye los nombres del **género** y la **especie**. Los sistemas de clasificación agrupan las especies conforme a sus rasgos hereditarios compartidos. Todos los organismos pueden clasificarse como **bacterias**, **archaeas** o **eucariontes**. Las **plantas**, **protistas**, **hongos** y **animales** son eucariontes.

■ Usa la interacción en CengageNOW para explorar las características de los tres dominios de la vida.

Sección 1.4 La información codificada en el ADN es la base de los rasgos que un organismo comparte con otros de su especie. Las **mutaciones** constituyen la fuente original de variación de los caracteres.

Algunos estados de carácter son más adaptativos que otros, de modo que sus portadores tienen más probabilidades de sobrevivir y reproducirse. Con el transcurso de las generaciones, tales **caracteres adaptativos** se hacen más comunes en una población; los menos adaptativos se vuelven menos comunes o se pierden.

Por ende, los caracteres diagnósticos de una especie pueden cambiar de una generación a otra en poblaciones que están evolucionando. La **evolución** es el cambio en una línea de des-

cendencia. La supervivencia y reproducción diferenciales entre individuos que varían en los detalles de sus rasgos hereditarios compartidos, constituyen un proceso evolutivo llamado **selección natural**.

Sección 1.5 El **pensamiento crítico** es juzgar la calidad de la información mientras se aprende. La **ciencia** es una forma de mirar el mundo natural. Nos ayuda a minimizar los sesgos de razonamiento al enfocarse únicamente en ideas comprobables acerca de aspectos observables de la naturaleza.

Sección 1.6 Los investigadores generalmente realizan observaciones, plantean **hipótesis** (suposiciones comprobables) acerca de ellas, después proponen **predicciones** sobre lo que ocurriría si la hipótesis es correcta. Prueban las predicciones mediante **experimentos**, usando **modelos**, **variables**, **grupos experimentales** y **grupos control**. Una hipótesis que no es consistente con los resultados de las pruebas científicas (evidencias) se modifica o se desecha. Una **teoría científica** es una hipótesis perdurable que se emplea para realizar predicciones útiles.

Sección 1.7 Los experimentos científicos simplifican interpretaciones sobre sistemas biológicos complejos al enfocarse sobre el efecto de una variable a la vez.

Sección 1.8 El tamaño pequeño de muestra aumenta la probabilidad de que se produzca un **error de muestreo** en los experimentos. En cuyo caso, podría estarse probando un subconjunto que no es representativo del todo.

Tabla 1.6 Resumen de las características de la vida

Características compartidas que fundamentan la unidad de la vida

Los organismos crecen, se desarrollan y se reproducen basándose en información codificada en el ADN, el cual se hereda de los padres.
El aporte continuo de energía y nutrientes sostiene a todos los organismos, así como a la organización general de la naturaleza.
Los organismos mantienen la homeostasis al percibir y responder a los cambios dentro y fuera de su cuerpo.

La base de la diversidad de la vida

Las mutaciones (cambios heredables en el ADN) dan lugar a la variación en los detalles de la forma del cuerpo, el funcionamiento de las partes corporales y en la conducta.
La diversidad es la suma total de variaciones que se han acumulado, desde el origen de la vida, en diferentes líneas de descendencia.
Es un resultado de la selección natural y de otros procesos evolutivos.

Ejercicio de análisis de datos

Las fotografías de la *derecha* representan los grupos experimental y control empleados en el experimento de la mariposa pavorreal de la sección 1.7.

Intenta encontrar cada grupo experimental y relacionalo con el o los grupos control pertinentes. *Sugerencia:* Identifica la variable que está siendo probada en cada grupo (cada variable tiene un control).



a Manchas de las alas cubiertas con pintura



b Manchas de las alas visibles; alas silenciadas



c Manchas de las alas cubiertas con pintura; alas silenciadas



d Alas pintadas, pero con manchas visibles



e Alas cortadas, pero no silenciadas



f Alas pintadas, pero con manchas visibles; alas cortadas, pero no silenciadas

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

- _____ son bloques constitutivos fundamentales de toda la materia.
- La unidad más pequeña de vida es _____.
- _____ se desplazan por lo menos parte de su vida.
- Los organismos requieren _____ y _____ para mantenerse, crecer y reproducirse.
- _____ es un proceso que mantiene las condiciones del ambiente interno dentro una gama tolerable para las células.
- Bacteria, Archaea y Eukarya son tres _____.
- El ADN _____
 - contiene instrucciones para síntesis de proteínas
 - experimenta mutación
 - se transmite de padres a hijos
 - todos los anteriores
- _____ es la transmisión de ADN a los descendientes
 - La reproducción
 - El desarrollo
 - La homeostasis
 - La herencia
- _____ es el proceso por el cual un organismo produce descendientes.
- La ciencia sólo toma en cuenta lo que es _____.
- _____ constituyen la fuente original de variación en los caracteres.
- Un carácter es _____ si mejora las probabilidades del organismo para sobrevivir y reproducirse en su entorno.
- Un grupo control es _____.
 - un conjunto de individuos con ciertas características o que recibe cierto tratamiento
 - el estándar contra el cual se pueden comparar los grupos experimentales
 - el experimento que arroja resultados concluyentes.
- Relaciona los términos con la descripción más adecuada.

_____ Propiedad emergente	a. Declaración de lo que la hipótesis te lleva a esperar ver
_____ Selección natural	b. Tipo de organismo
_____ Teoría científica	c. Ocurre un nivel organizacional superior en la naturaleza, no en niveles inferiores
_____ Hipótesis	d. Hipótesis comprobada a lo largo del tiempo
_____ Predicción	e. Supervivencia y reproducción diferencial entre individuos de una población que varía en los detalles de los caracteres compartidos
_____ Especie	f. Explicación comprobable

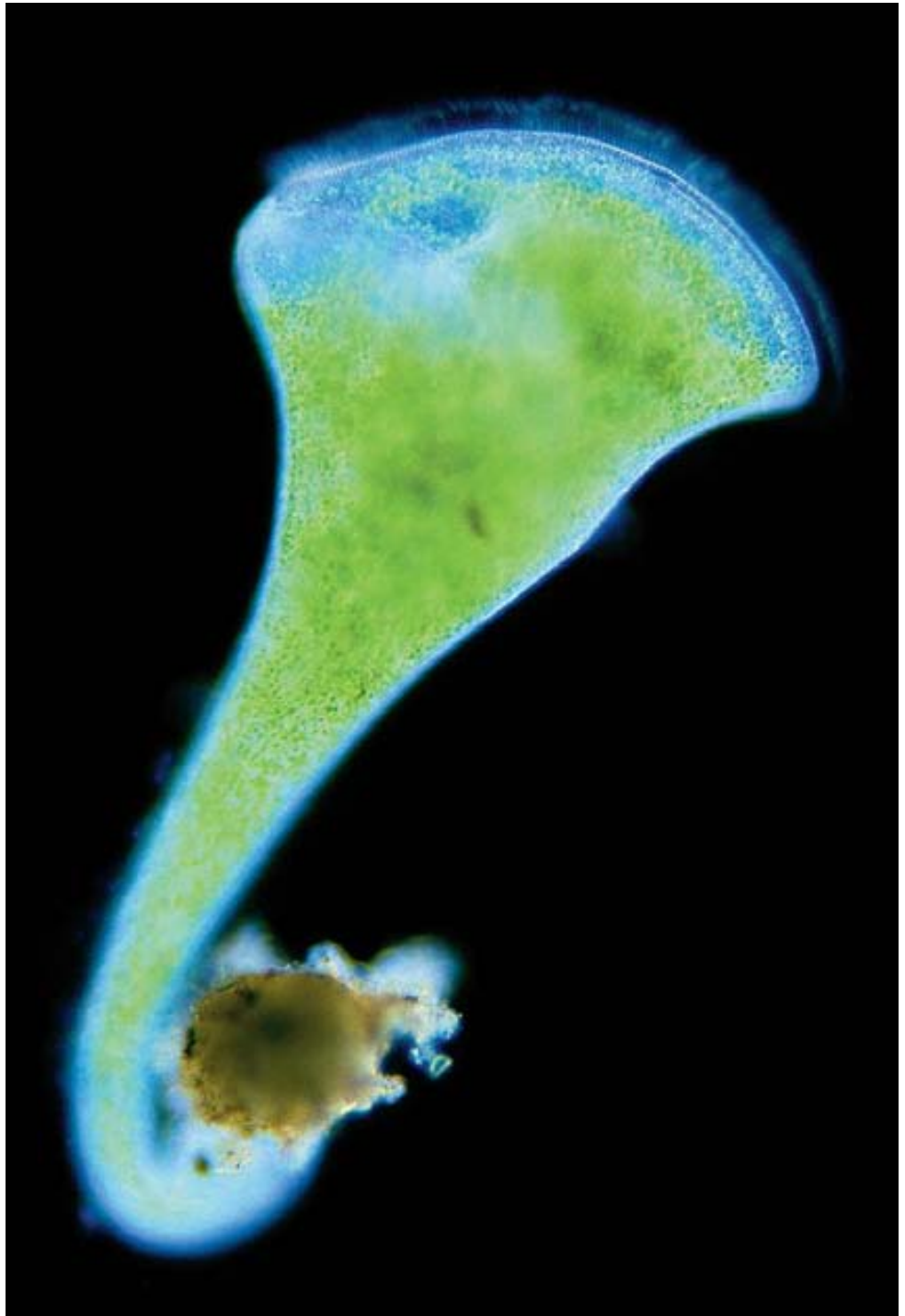
■ Visita CengageNOW para encontrar preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

- ¿Por qué pensarías dos veces para ordenar de un menú de cafetería que sólo indica la segunda parte del nombre de la especie (sin el género) de lo que ofrece? *Sugerencia:* Busca *Ursus americanus*, *Ceanothus americanus*, *Bufo americanus*, *Homarus americanus*, *Lepus americanus* y *Nicrophorus americanus*.
- ¿En qué difieren los procariontes y los eucariontes?
- Explica la relación entre el ADN y la selección natural.
- Procter & Gamble fabrica Olestra y financió el estudio descrito en la sección 1.7. El investigador principal era consultor de Procter & Gamble durante el estudio. ¿Qué piensas sobre la información científica que proviene de pruebas financiadas por compañías con intereses comprometidos en los resultados?
- Había una vez un pavo muy inteligente que no tenía nada más que hacer, salvo reflexionar acerca de las regularidades del mundo. La mañana siempre comenzaba con el cielo iluminándose, seguida de los pasos de su amo, los cuales siempre iban seguidos de la aparición del alimento. Otras cosas variaban, pero el alimento siempre seguía después de los pasos. La secuencia de eventos era tan predecible, que eventualmente constituyó la base de la teoría del pavo sobre la bondad en el mundo. Una mañana, después de más de 100 confirmaciones sobre la teoría de la bondad, el pavo escuchó los pasos del amo; escucharlos y ser decapitado fueron la misma cosa.
Cualquier teoría científica es modificada o desechada cuando se dispone de evidencia contradictoria al respecto. La ausencia de una certidumbre absoluta ha conducido a algunos a concluir que “los hechos son irrelevantes, los hechos cambian”. Si eso fuera así, ¿sería conveniente dejar de realizar investigaciones científicas? Justifica tu respuesta.
- En 2005 un científico sudcoreano, Woo-suk Hwang, reportó que había hecho células madre inmortales a partir de 11 pacientes humanos. Sus investigaciones fueron proclamadas como la salvación para las personas afectadas por enfermedades degenerativas consideradas incurables en ese momento, pues las células madre podrían emplearse para reparar los tejidos dañados de una persona. Hwang publicó sus resultados en una respetada revista científica. En 2006, la revista se retractó de ese artículo cuando otros científicos descubrieron que Hwang y sus colaboradores habían falseado los resultados. ¿Este incidente demuestra que los resultados de estudios científicos no pueden ser confiables? ¿O más bien, confirma la utilidad del enfoque científico, puesto que otros científicos rápidamente descubrieron y expusieron el fraude?

I LOS PRINCIPIOS DE LA VIDA CELULAR

Permanecer vivo significa utilizar energía y valerse de la materia prima que proporciona el entorno. Aquí se muestra una célula viva del género *Stentor*. Este protista tiene proyecciones similares a vellosidades en torno a una cavidad de su cuerpo, la cual mide aproximadamente 2 milímetros de largo. Las "vellosidades" de cilios fusionados, baten el agua circundante formando una corriente que conduce alimento hacia dicha cavidad.



2

La base química de la vida

IMPACTOS Y PROBLEMAS ¿Cuánto vale una persona?

Hollywood considera que el trabajo actuarial de Keanu Reeves tiene un valor aproximado de \$30 millones de dólares por película. Los Yankees creen que el parador en corto, Alex Rodríguez, vale \$252 millones de dólares por una década de trabajo y, en Estados Unidos se considera que el trabajo de un profesor normal de escuela pública vale \$46,597 dólares al año, pero ¿cuánto vale en realidad el cuerpo humano? Todo el conjunto de partes que forman el cuerpo de una persona promedio de 70 kilos (154 libras) se podría comprar en aproximadamente \$118.63 dólares (figura 2.1). Pero basta con ver a Keanu, a Alex o a cualquier profesor, para saber que el cuerpo humano es mucho más que un conjunto de órganos, ¿qué nos hace más valiosos que la suma de nuestras partes?

Las 58 sustancias puras listadas en la figura 2.1 se llaman elementos. Podemos encontrar los mismos elementos que forman al cuerpo humano en, por ejemplo, el lodo o el agua de mar. Sin embargo, las proporciones varían entre los seres vivos y los seres inanimados. Por ejemplo, el cuerpo humano contiene una significativa cantidad de carbono, mientras que el agua de mar, y la mayoría de las rocas, no tienen trazas de éste.

Apenas se están comenzando a explicar los procesos por los que un conjunto de elementos se ensamblan para formar un cuerpo vivo. Sabemos que la organización singular de la vida inicia con las propiedades de los átomos que constituyen a los elementos. Y son precisamente las propiedades químicas del organismo humano lo que hace del cuerpo algo más que la suma de sus partes; algo más que un manojito de sustancias químicas inanimadas.



¡Mira el video! Figura 2.1 Composición del cuerpo de un humano adulto de tamaño y peso promedio. Los fabricantes con frecuencia agregan fluoruro a la pasta dental. El fluoruro es una forma de flúor, uno de los diversos elementos con funciones vitales, pero sólo se encuentra en pequeñas cantidades en el cuerpo humano ya que en altas cantidades puede resultar tóxico.

Elementos del cuerpo humano		
Elemento	Número de átomos (x 10 ¹⁵)	Costo de venta al público
Hidrógeno	41,808,044,129,611	\$ 0.028315
Oxígeno	16,179,356,725,877	0.021739
Carbono	8,019,515,931,628	6.400000
Nitrógeno	773,627,553,592	9.706929
Fósforo	151,599,284,310	68.198594
Calcio	150,207,096,162	15.500000
Azufre	26,283,290,713	0.011623
Sodio	26,185,559,925	2.287748
Potasio	21,555,924,426	4.098737
Cloro	16,301,156,188	1.409496
Magnesio	4,706,027,566	0.444909
Flúor	823,858,713	7.917263
Hierro	452,753,156	0.054600
Silicio	214,345,481	0.370000
Zinc	211,744,915	0.088090
Rubidio	47,896,401	1.087153
Estroncio	21,985,848	0.177237
Bromo	19,588,506	0.012858
Boro	10,023,125	0.002172
Cobre	6,820,886	0.012961
Litio	6,071,171	0.024233
Plomo	3,486,486	0.003960
Cadmio	2,677,674	0.010136
Titanio	2,515,303	0.010920
Cerio	1,718,576	0.043120
Cromo	1,620,894	0.003402
Níquel	1,538,503	0.031320
Manganeso	1,314,936	0.001526
Selenio	1,143,617	0.037949
Estaño	1,014,236	0.005387
Yodo	948,745	0.094184
Arsénico	562,455	0.023576
Germanio	414,543	0.130435
Molibdeno	313,738	0.001260
Cobalto	306,449	0.001509
Cesio	271,772	0.000016
Mercurio	180,069	0.004718
Plata	111,618	0.013600
Antimonio	98,883	0.000243
Niobio	97,195	0.000624
Bario	96,441	0.028776
Galio	60,439	0.003367
Itrio	40,627	0.005232
Lantano	34,671	0.000566
Telurio	33,025	0.000722
Escandio	26,782	0.058160
Berilio	24,047	0.000218
Indio	20,972	0.000600
Talio	14,727	0.000894
Bismuto	14,403	0.000119
Vanadio	12,999	0.000322
Tantalio	6,654	0.001631
Circonio	6,599	0.000830
Oro	6,113	0.001975
Samario	2,002	0.000118
Tungsteno	655	0.000007
Torio	3	0.004948
Uranio	3	0.000103
Total	67,179,218,505,055 x 10¹⁵	\$118.63

Conceptos básicos



Átomos y elementos

Los átomos son las partículas que forman los bloques constitutivos de toda materia. Pueden diferir en el número de protones, de electrones y de neutrones que los componen. Los elementos son sustancias duras, y cada uno está formado por átomos que a su vez tienen un mismo número de protones. [Secciones 2.1, 2.2](#)



Por qué son importantes los electrones

El hecho de que un átomo se enlace con otro depende del elemento, del número y ordenamiento de sus electrones. [Sección 2.3](#)



Los átomos se enlazan

Los átomos de muchos elementos interactúan adquiriendo, compartiendo y cediendo electrones. Los enlaces iónicos- covalentes y los puentes de hidrógeno son las principales formas de interacción entre los átomos de las biomoléculas. [Sección 2.4](#)



El agua de la vida

Las propiedades de la vida se originaron en el agua y gracias a ésta hay vida en la Tierra. El agua regula la temperatura, da cohesión y actúa como disolvente de una gran cantidad de sustancias. [Sección 2.5](#)



El poder del hidrógeno

La vida responde a los cambios en las cantidades de iones hidrógeno y otras sustancias disueltas en el agua. [Sección 2.6](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo examinamos el primer nivel de organización de la vida: los átomos y la energía. Dedica un momento a repasar la sección 1.1.
- La organización de los seres vivos requiere de un suministro continuo de energía (1.2). Los organismos la almacenan como enlaces químicos entre átomos.
- Encontrarás un ejemplo sencillo de la manera en que los mecanismos internos del cuerpo preservan la homeostasis (1.2).

¿Por qué opción votarías? El fluoruro ayuda a evitar las caries, pero en cantidades excesivas afecta a los huesos, a los dientes, provoca defectos de natalidad y, en grandes cantidades puede ocasionar la muerte. Muchas comunidades estadounidenses agregan fluoruro al agua potable, ¿Deseas que se trate con fluoruro el agua de tu localidad? Encuentra más detalles en CengageNOW y vota en línea. Sólo disponible en inglés.

2.1

- El comportamiento de los elementos que constituyen a todos los seres vivos inicia con la estructura de los átomos individuales.

Características de los átomos

Los **átomos** son las partículas que constituyen los bloques que forman todas las sustancias. Aunque son aproximadamente mil millones de veces más pequeños que una pelota de basketbol, los átomos están formados de partículas subatómicas aún más pequeñas llamadas **protones** (p^+), de carga positiva, **neutrones**, de carga neutra, y **electrones** (e^-), de carga negativa. La **carga** es una propiedad eléctrica que genera atracción o repulsión entre las partículas subatómicas. Los protones y neutrones se agrupan en el **núcleo** del átomo. Los electrones se mueven en torno a dicho núcleo (figura 2.2).

Los átomos difieren en el número de partículas subatómicas que los componen; el número de protones, o **número atómico**, determina el tipo de elemento. Los **elementos** son sustancias puras formadas de átomos que tienen el mismo número de protones. Por ejemplo, un pedazo de carbón contiene únicamente átomos de carbono, y cada uno de éstos tiene seis protones en el núcleo. El número atómico del carbono es seis. Todos los átomos que tienen seis protones en el núcleo son de carbono, sin importar cuántos electrones o neutrones tengan. Cada elemento se representa por un símbolo, que es una abreviatura de su nombre en latín. El símbolo del carbono, C, se deriva de *carbo*, la palabra en latín para carbón; y éste es principalmente carbono.

Todos los elementos ocurren en diferentes formas llamadas **isótopos**. Los átomos de los isótopos tienen el mismo

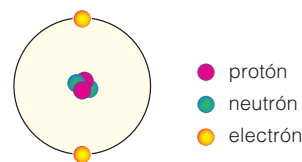


Figura 2.2 Átomos. Los electrones se desplazan en torno a un núcleo formado por protones y neutrones. Los modelos de este tipo no muestran la verdadera apariencia de un átomo. Una ilustración más precisa mostraría a los electrones ocupando formas nebulares tridimensionales aproximadamente 10,000 veces más grandes que el núcleo.

número de protones que el elemento, pero diferente número de neutrones. Los isótopos se conocen por su **número de masa**, que es el número total de protones y neutrones en el núcleo. El número de masa de un isótopo se indica como un superíndice a la izquierda del símbolo de un elemento. Por ejemplo, el isótopo más común del carbono es ^{12}C (seis protones, seis neutrones). Otro de ellos es ^{13}C (seis protones, siete neutrones).

La tabla periódica

En la actualidad, sabemos que el número de electrones, protones y neutrones determina el comportamiento del elemento, pero los científicos ya clasificaban a los elementos por su comportamiento químico mucho antes de conocer las partículas subatómicas. En 1869, el químico Dmitry Mendeleev ordenó todos los elementos conocidos en una tabla basándose en sus propiedades químicas, construyó así la primera **tabla periódica de los elementos**.

En la tabla periódica, los elementos están ordenados por número atómico (figura 2.3). Los de la columna vertical se comportan de manera semejante. Por ejemplo, todos los elementos en la columna de la derecha de la tabla son gases nobles; sus átomos no interactúan con otros átomos. En la naturaleza, estos elementos sólo existen como átomos solitarios.

Los primeros 94 elementos se encuentran en la naturaleza, pero los restantes son inestables y se consideran sumamente raros. Sabemos de su existencia porque se han sintetizado en átomos por fracciones de segundo. Los físicos nucleares se dedican a estudiar el núcleo del átomo y sus propiedades, ya que éste no puede ser alterado por el calor u otros métodos ordinarios.

[illegible]

Figura 2.3 Tabla periódica de los elementos y el científico que la ideó, Dmitry Mendeleev. Hasta que propuso la tabla, Mendeleev, era conocido principalmente por su cabello extravagante, ya que sólo lo cortaba una vez al año.

Encima de los símbolos de los elementos se indica su número atómico. Algunos de los símbolos son abreviaturas de los nombres en latín. Por ejemplo, Pb (plomo) es la abreviatura de *plumbum*, y la palabra “plomaría” está relacionada con éste; los antiguos romanos fabricaban sus tuberías de plomo. En el apéndice IV se incluye una tabla más detallada.

Para repasar en casa

¿Cuáles son los bloques constitutivos fundamentales de toda materia?

- Los átomos son partículas diminutas que funcionan como los bloques constitutivos de todas las sustancias.
- Los átomos constan de electrones que se desplazan en torno a un núcleo que contiene protones y (con excepción del hidrógeno) neutrones.
- Un elemento es una sustancia pura. Cada tipo de elemento consta de átomos que tienen el mismo número de protones.

2.2 Aplicaciones de los radioisótopos

■ Algunos isótopos radioactivos, llamados radioisótopos, se emplean en investigaciones y tienen aplicaciones en medicina.

En 1896, Henri Becquerel realizó un descubrimiento por casualidad; dejó algunos cristales de una sal de uranio en el cajón de un escritorio, encima de una malla metálica. Debajo de la malla había una película expuesta guardada herméticamente en papel negro. Becquerel reveló la película pocos días después y se sorprendió al ver una imagen negativa en la pantalla. Comprendió que “radiaciones invisibles”, provenientes de las sales de uranio, atravesaron el papel exponiendo la película en la pantalla.

Las imágenes de Becquerel fueron evidencia de que el uranio desprende **radioisótopos**, o sea, isótopos radioactivos, este fenómeno ocurre con muchos otros elementos. Los átomos de los radioisótopos emiten espontáneamente partículas subatómicas o energía cuando su núcleo se descompone. Este proceso, llamado decaimiento radioactivo o **desintegración radioactiva**, puede transformar un elemento en otro. Por ejemplo, ^{14}C es un radioisótopo del carbono. Se desintegra cuando uno de sus neutrones espontáneamente se divide en un protón y un electrón. Su núcleo emite el electrón y por lo tanto un átomo de ^{14}C (con ocho neutrones y seis protones) se transforma en un átomo de ^{14}N (nitrógeno 14, con siete neutrones y siete protones).

La desintegración radioactiva ocurre independientemente de factores externos como temperatura, presión, o que los átomos sean parte de moléculas. Un radioisótopo se desintegra a velocidad constante dando productos predecibles. Por ejemplo, transcurridos 5,730 años, podemos anticipar que aproximadamente la mitad de los átomos de cualquier muestra de ^{14}C serán átomos de ^{14}N . Esta previsibilidad nos permite estimar la antigüedad de rocas y fósiles basándonos en su contenido de radioisótopos. Examinaremos de nuevo este tema en la sección 17.6.

Los investigadores y clínicos también introducen radioisótopos a organismos vivos. Recuerda que los isótopos

son átomos de un mismo elemento. Todos los isótopos de un elemento generalmente tienen las mismas propiedades químicas sin importar el número de neutrones en el átomo. Este comportamiento químico consistente implica que los organismos usan átomos de un isótopo (como el ^{14}C , del mismo modo que los átomos de otro (como el ^{12}C). De este modo, los radioisótopos pueden ser usados como marcadores.

Un **marcador** es cualquier molécula que tiene unida a ella una sustancia detectable. De manera típica, el marcador radioactivo es una molécula en la que se han cambiado radioisótopos por uno o más átomos. Los investigadores utilizan los marcadores radioactivos en un sistema biológico, una célula o un cuerpo multicelular y, mediante instrumentos, detectan la radioactividad siguiendo el marcador al desplazarse por el sistema.

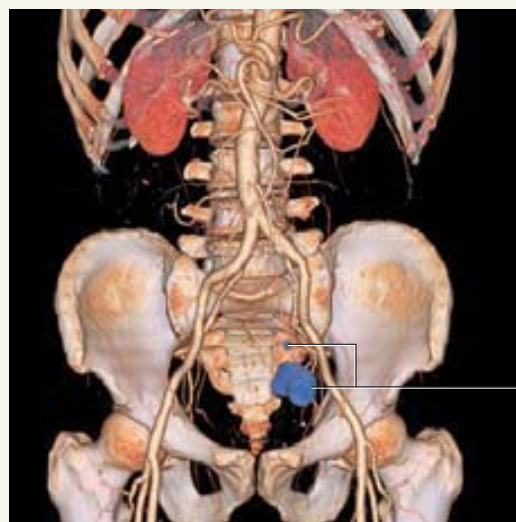
Por ejemplo, Melvin Calvin y sus colaboradores emplearon un marcador radioactivo para identificar pasos específicos de las reacciones en la fotosíntesis. El equipo de investigadores fabricó dióxido de carbono con ^{14}C y después permitió que algas verdes (organismos acuáticos simples) captaran el gas radioactivo. Empleando instrumentos para detectar la desintegración radioactiva de ^{14}C , siguieron al carbono a través de los pasos en los que las algas (y todas las plantas) sintetizan azúcares.

Los radioisótopos también tienen aplicaciones médicas. La *Tomografía por Emisión de Positrones* (por sus siglas en inglés PET) nos permite “ver” la actividad celular. En este procedimiento, un azúcar radioactivo u otro marcador, es inyectado al paciente, y después es colocado en un escáner PET (figura 2.4a). Dentro del cuerpo del paciente, las células con tasas distintas de actividad captan el marcador a diferente velocidad. El escáner detecta la desintegración radioactiva en los sitios donde se encuentra el marcador y traduce los datos en imagen. Estas imágenes revelan la actividad celular anormal (figura 2.4b).

A Al paciente se le inyecta un marcador radioactivo y se le coloca en un escáner como el de la figura. Los detectores que interceptan la desintegración radioactiva del marcador rodean la parte de interés del cuerpo del paciente.



B La desintegración radioactiva detectada por el escáner es transformada en imágenes digitales del interior del cuerpo. Dos tumores (azul) cerca de la vejiga del paciente son visibles en este escaneo PET.



tumores

Figura 2.4 **Animada:** escaneo PET.

- Los átomos adquieren, comparten y donan electrones.
- El hecho de que un átomo pueda interactuar con otros depende del número de electrones que tenga.

Los electrones y los niveles de energía

Los electrones son diminutos; si fueran del tamaño de manzanas, una persona sería 3.5 veces más alta que el ancho del sistema solar. La física simple explica el movimiento de, por ejemplo, una manzana que cae de un árbol, pero no ha logrado explicar el comportamiento de la base de la interacción atómica: los electrones, ya que son sumamente pequeños.

Un átomo típico tiene aproximadamente el mismo número de electrones que de protones, de modo que puede haber muchos electrones en torno al núcleo. Estos electrones nunca chocan, a pesar de moverse a una velocidad cercana a la de la luz (300,000 kilómetros por segundo o 670 millones de millas por hora). ¿Por qué no chocan? Porque viajan en órbitas distintas, o sea en volúmenes del espacio definidos en torno a su núcleo.

Imagina que un átomo es un edificio de departamentos con habitaciones disponibles para rentar a los electrones. El núcleo es el sótano y cada “habitación” es una órbita. Una habitación sólo puede ser compartida por dos electrones simul-



C Tercera capa Esta capa corresponde al tercer nivel energético. Tiene cuatro órbitas con espacio para ocho electrones. El sodio tiene un electrón en la tercera capa; el cloro tiene siete. Ambos tienen sitios vacíos, debido a lo cual pueden formar enlaces químicos. El argón no tiene sitios vacíos y no forma enlaces.

B Segunda capa Esta capa que corresponde al segundo nivel energético, contiene cuatro orbitales, es decir, tiene espacio para un total de ocho electrones. El carbono tiene seis electrones, dos en la primera capa y cuatro en la segunda; tiene cuatro sitios vacíos. El oxígeno tiene dos sitios vacíos. El carbono y el hidrógeno pueden formar enlaces químicos. El neón carece de sitios vacíos, por lo que no forma enlaces.

A Primera capa El nivel energético corresponde a una sola capa con un solo orbital que puede contener dos electrones. El hidrógeno sólo tiene un electrón en esta capa, de modo que tiene un sitio vacío. El átomo de helio tiene dos electrones (no tiene sitios vacíos), de modo que no forma enlaces.

táneamente. Una órbita ocupada por un electrón tiene un espacio vacío que puede ser ocupado por otro electrón.

Cada piso del edificio de departamentos corresponde a un nivel de energía. En el primer piso hay una sola habitación; una órbita en el nivel de energía más bajo y más cercano al núcleo, que es el que se llena primero. En el hidrógeno, el átomo más simple, un sólo electrón ocupa su habitación. El helio tiene dos electrones, de modo que carece de sitios vacíos en su nivel energético más bajo. En átomos más grandes hay más electrones que ocupan las habitaciones del segundo piso. Cuando el segundo piso se llena, otros electrones rentan las habitaciones del tercer piso y así sucesivamente. Los electrones llenan las órbitas ocupando niveles energéticos sucesivamente más altos.

A medida que el electrón está más lejos del sótano (del núcleo), su energía es mayor. Un electrón que ocupa una habitación del primer piso no puede pasar al segundo o tercer piso, ni al penthouse, a menos que reciba un aporte de energía. Supongamos que el electrón absorbe suficiente energía luminosa para excitarse y pasar a otro nivel; se desplaza a éste y, si no hay nada que llene la habitación inferior, regresa de inmediato a ésta emitiendo la energía adicional. En capítulos posteriores veremos cómo algunos tipos de células cosechan la energía liberada.

Por qué interactúan los átomos

Las capas y los electrones. Usamos un **modelo de capas** que permite verificar los espacios vacíos del átomo (figura 2.5). En este modelo, las “capas” anidadas corresponden a

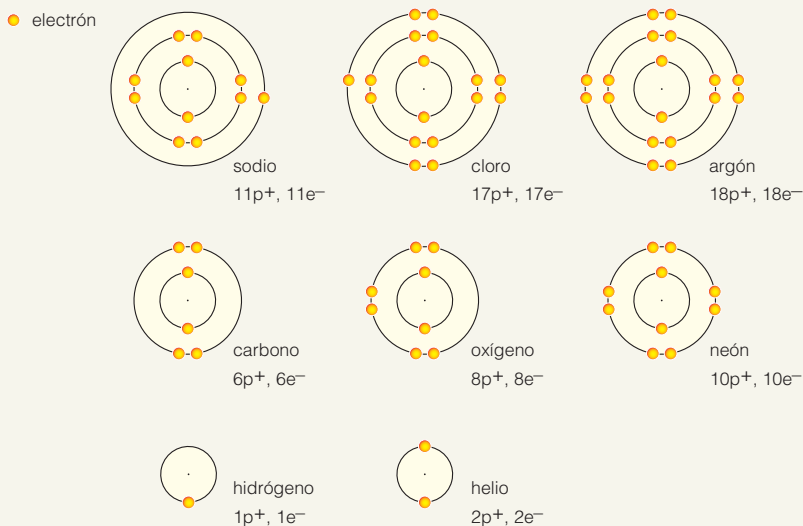


Figura 2.5 Animada Modelos de las capas internas que nos ayudan a determinar los sitios vacíos en los átomos. Cada círculo o capa representan todas las órbitas en determinado nivel energético. Los átomos con sitios vacíos en la capa más externa tienden a formar enlaces. Recuerda que los átomos son similares a estos diagramas planos.

niveles sucesivos de energía. Cada capa incluye todas las habitaciones de un piso del edificio de departamentos del átomo. Las capas del átomo se forman llenándose con electrones (que se representan como puntos o bolitas) desde la capa más interna hacia la más externa, hasta que haya el mismo número de electrones y de protones en el átomo.

Cuando la capa más externa del átomo está llena de electrones no presenta sitios vacíos. Los átomos de los elementos de este tipo son químicamente inactivos y más estables como átomos aislados. El helio, el neón y otros gases nobles de la columna de la derecha de la tabla periódica son de este tipo.

Si la capa más externa del átomo tiene espacio para un electrón adicional, tiene un sitio vacío. Los átomos con sitios vacíos tienden a interactuar con otros átomos cediendo, adquiriendo o compartiendo electrones hasta que no tengan sitios vacíos en su capa más externa. Todo átomo se encuentra en su estado más estable cuando no tiene sitios vacíos.

Átomos e iones La carga negativa de un electrón cancela la carga positiva de un protón, de modo que el átomo es neutro cuando tiene el mismo número de electrones que de protones. Un átomo con diferente número de electrones que de protones se llama **ion**, y puede adquirir una carga positiva perdiendo un electrón o adquirir una carga negativa, atrayendo al electrón de otro átomo.

La **electronegatividad** mide la capacidad del átomo para atraer electrones de los átomos vecinos. El hecho de que los atraiga con fuerza o debilidad depende del tamaño y de los sitios vacíos que tenga, no de la carga.

Por ejemplo, un átomo de cloro neutro no tiene carga y presenta 17 protones y 17 electrones. Hay siete electrones en su capa más externa (la tercera), pero puede contener ocho (figura 2.6) por lo tanto, tiene un sitio vacío. Un átomo de cloro sin carga es altamente electronegativo y puede jalar un electrón de otro átomo para llenar su tercera capa. Cuando esto ocurre, el átomo se transforma en el ion cloruro (Cl^-) que tiene 17 protones, 18 electrones y una carga negativa neta.

Otro ejemplo es el átomo neutro de sodio que tiene 11 protones y 11 electrones. Este átomo tiene un sólo electrón en su capa más externa (la tercera) la cual puede contener ocho de ellos. Por lo tanto, tiene siete sitios vacíos. Un átomo neutro de sodio es débilmente electronegativo, de modo que no puede retirar siete electrones de otros átomos para llenar su tercera capa. En vez de ello, tiende a perder el electrón único de su tercera capa. Al ocurrir eso, le quedan dos capas completas, sin sitios vacíos. El átomo se transforma así en el ion sodio (Na^+), que tiene 11 protones, 10 electrones y una carga positiva neta.

De átomos a moléculas Los átomos inestables intentan llenar sus espacios vacíos interactuando con otros átomos. Un **enlace químico** es la fuerza de atracción que surge entre dos átomos cuando sus electrones interactúan. Se forma una **molécula** cuando dos o más átomos de un mismo elemento, o de elementos distintos, se unen por

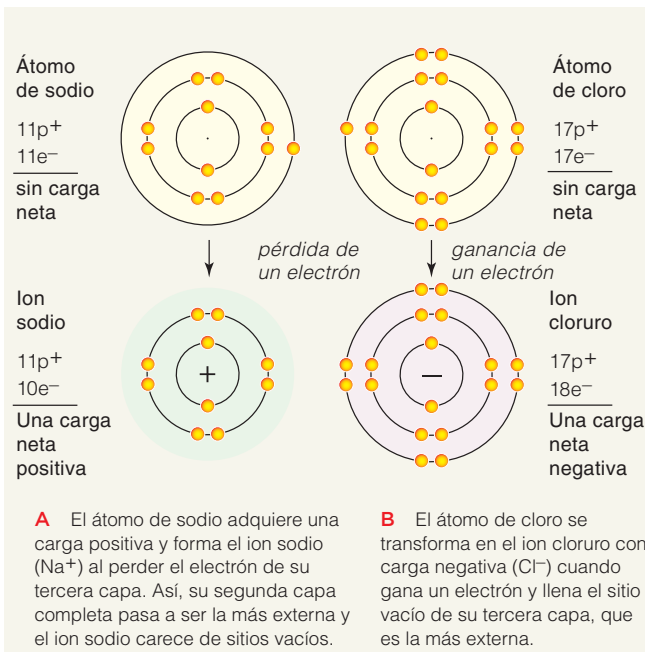


Figura 2.6 Animada Formación de iones.

enlace químico. En la siguiente sección se explican los principales tipos de enlaces en las biomoléculas.

Los **compuestos** son moléculas que constan de dos o más elementos distintos en proporciones invariables. Un ejemplo es el agua. Todas las moléculas de agua tienen un átomo de oxígeno unido a dos átomos de hidrógeno. Ya sea agua de mar, de una cascada, de un lago de Siberia o de cualquier otro sitio; sus moléculas siempre tienen el doble de hidrógeno que de átomos de oxígeno. En cambio, en una **mezcla**, dos o más sustancias se incorporan en una proporción variable y no están enlazadas una con la otra. Por ejemplo, podemos preparar una mezcla colocando azúcar en agua. El azúcar se disolverá, pero no se formarán enlaces químicos entre ésta y el agua.



Siempre hay dos átomos H por cada átomo O.

Para repasar en casa

¿Por qué interactúan los átomos?

- Los electrones en el átomo son la base de su comportamiento químico.
- Las capas representan todos los orbitales electrónicos de un átomo. Cuando la capa más externa no está llena de electrones, el átomo tiene un sitio vacío.
- Los átomos tienden a llenar los sitios vacíos ganando, perdiendo (transformándose así en iones), o compartiendo electrones con otros átomos.
- Los átomos con sitios vacíos pueden formar enlaces químicos formando así moléculas.

■ Las características de un enlace surgen en las propiedades de los átomos que lo forman.

Los mismos bloques atómicos constitutivos ordenados de distinto modo, dan lugar a moléculas diferentes. Por ejemplo, los átomos de carbono, al enlazarse de cierto modo, forman capas apiladas de un mineral resbaloso y suave llamado grafito. Los mismos átomos de carbono enlazados de distinto modo forman la red cristalina rígida del diamante, que es el mineral más duro. Al enlazarse los átomos de oxígeno e hidrógeno con los de carbono, se forma el azúcar.

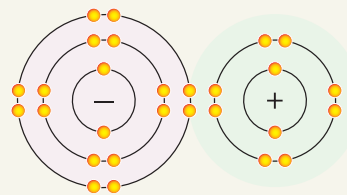
Aunque los enlaces se aplican a diversas interacciones entre los átomos, la mayoría de ellos pueden clasificarse en ciertos tipos basándose en sus diversas propiedades. Los tres tipos más comunes en la mayoría de las biomoléculas, son el iónico, el covalente y los puentes de hidrógeno. El tipo formado depende de los sitios vacíos y de la electronegatividad de los átomos que participan en ellos. En la tabla 2.1 se comparan diferentes maneras de representar las moléculas y sus enlaces.

Enlace iónico

Recordemos que en la figura 2.6, un átomo fuertemente electronegativo tiende a ganar electrones hasta que su capa más externa queda llena. Entonces se transforma en un ion de carga negativa. Un átomo débilmente electronegativo tiende a perder electrones hasta que su capa más externa queda completa. Así se transforma en un ion con carga positiva. Dos átomos con gran diferencia de electronegatividad pueden unirse formando un **enlace iónico**, el cual es el resultado de una fuerte atracción entre dos iones de carga opuesta. Este tipo de enlace no suele formarse por transferencia directa de un electrón de un átomo a otro; los átomos que se han transformado en iones se mantienen unidos debido a sus cargas opuestas.



A Un cristal de sal de mesa es una red cristalina cúbica formada por muchos iones sodio y cloruro.



Ion cloruro
17p⁺, 18e⁻

Ion sodio
11p⁺, 10e⁻

B La atracción de cargas opuestas mantiene unidos a los dos tipos de iones, formando así la red cristalina.

Figura 2.7 Animada Enlaces iónicos.

En la figura 2.7 se muestran cristales de sal de mesa (cloruro de sodio o NaCl). Los enlaces iónicos en este tipo de sólidos mantienen unidos a los iones sodio y cloruro en un ordenamiento cúbico.

Enlace covalente

En un **enlace covalente** dos átomos comparten un par de electrones. Estos enlaces se forman típicamente entre átomos de electronegatividad similar y con electrones desapareados. Al compartir sus electrones, el sitio vacío de cada átomo queda parcialmente lleno (figura 2.8). Los enlaces covalentes pueden ser más fuertes que los iónicos, aunque no siempre es así.

Examina la fórmula estructural de la tabla 2.1. Estas fórmulas muestran enlaces que conectan a los átomos. Una línea entre dos átomos representa un enlace covalente único, en el cual dos átomos comparten un par de electrones. Un ejemplo sencillo es el hidrógeno molecular (H₂), que tiene un enlace covalente entre átomos de hidrógeno (H—H). Dos líneas entre los átomos representan un enlace covalente doble, en el cual dos átomos comparten dos pares de electrones. El oxígeno molecular (O=O) tiene un enlace covalente doble que une dos átomos de oxígeno. Tres líneas indican un enlace covalente triple en el cual dos átomos comparten tres pares de electrones. Un enlace covalente triple une a dos átomos de nitrógeno para formar el nitrógeno molecular (N≡N).

Algunos enlaces covalentes son **no polares**, lo que significa que los átomos que participan en el enlace comparten los electrones equitativamente. No hay diferencia de carga entre los dos extremos de un enlace de este tipo. Los

Tabla 2.1 Diferentes maneras de representar la misma molécula

Nombre común	Agua	Término familiar.
Nombre químico	Óxido de hidrógeno	Describe sistemáticamente la composición química.
Fórmula química	H ₂ O	Indica proporciones no variables de elementos. Los subíndices indican el número de átomos de un elemento por molécula. La ausencia de subíndice significa un átomo.
Fórmula estructural		Representa cada enlace covalente como una línea entre átomos. Los ángulos de enlace también pueden representarse.
Modelo estructural		Indica las posiciones del tamaño relativo de los átomos.
Modelo de capa		Muestra cómo se comparten pares de electrones en enlaces covalentes.

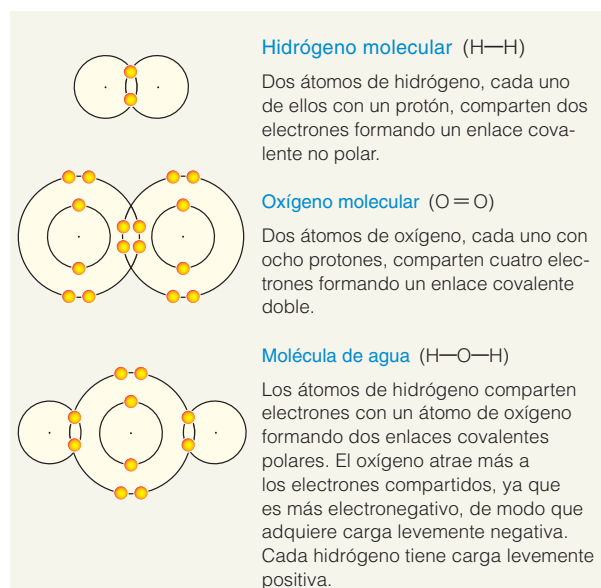


Figura 2.8 Animada Enlaces covalentes en los que los átomos con electrones desapareados en su capa más externa se estabilizan compartiendo electrones. En cada enlace covalente se comparten dos electrones. Cuando se comparten equitativamente, el enlace es no polar. Si un átomo atrae con mayor fuerza a los electrones, el enlace es polar.

enlaces covalentes no polares se forman entre átomos con electronegatividad idéntica. El hidrógeno molecular (H_2), el oxígeno (O_2) y el nitrógeno (N_2) mencionado antes, son algunos ejemplos. Estas moléculas son algunos de los gases que constituyen la atmósfera.

Los átomos que participan en enlaces covalentes **polares** no comparten los electrones equitativamente. Este tipo de enlaces se forma cuando átomos con pequeña diferencia electronegativa se unen. El de mayor electronegatividad atrae a los electrones hacia el “extremo” de su enlace, de modo que ese átomo adquiere una carga ligeramente negativa. El átomo del otro extremo del enlace adquiere una carga ligeramente positiva.

Por ejemplo, la molécula de agua que se muestra en la tabla 2.1 tiene dos enlaces covalentes polares ($\text{H}-\text{O}-\text{H}$). El átomo de oxígeno lleva una carga levemente negativa, y cada uno de los átomos de hidrógeno tiene carga ligeramente positiva. La separación de cargas de este tipo, en regiones positivas y negativas, se llama **polaridad**. Como veremos en la siguiente sección, la polaridad de la molécula de agua es muy importante en el mundo de los seres vivos.

Puentes de hidrógeno

Los puentes de hidrógeno se forman entre regiones polares de dos moléculas distintas, o entre dos regiones de una misma molécula. Un **punto de hidrógeno** es el resultado de una atracción entre un átomo altamente electronegativo y un átomo de hidrógeno, que forma parte de un enlace covalente polar distinto.

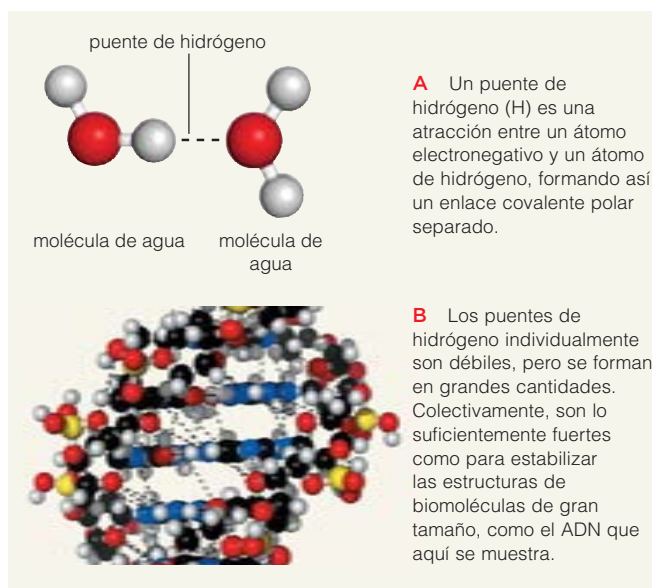


Figura 2.9 Animada Puentes de hidrógeno. Los puentes de hidrógeno se forman cuando el átomo de hidrógeno participa en un enlace covalente polar. La carga, ligeramente positiva del átomo de hidrógeno, atrae débilmente a un átomo electronegativo. Como aquí se muestra, se pueden formar puentes de hidrógeno (H) entre las moléculas o entre las diferentes partes de una misma molécula.

Igual que los enlaces iónicos, los puentes de hidrógeno se forman por atracción de cargas opuestas: el átomo de hidrógeno tiene una carga positiva baja y el otro tiene una carga negativa baja. Sin embargo, a diferencia de los enlaces iónicos, los puentes de hidrógeno no dan lugar a moléculas, de modo que no constituyen un enlace químico.

Los puentes de hidrógeno son débiles; se forman y rompen mucho más fácil que los enlaces covalentes o iónicos. Aún así, se forman muchos de ellos entre las moléculas o entre diferentes partes de una molécula de gran tamaño. Colectivamente, son lo suficientemente fuertes como para estabilizar las estructuras características de grandes biomoléculas (figura 2.9).

Para repasar en casa

¿Cómo interactúan los átomos?

- Se forma un enlace químico cuando interactúan los electrones de dos átomos. Dependiendo del tipo de átomos que lo forman, el enlace puede ser iónico o covalente.
- Un enlace iónico es el resultado de una fuerte atracción entre iones de carga opuesta.
- Los átomos comparten un par de electrones en un enlace covalente. Cuando los átomos comparten equitativamente los electrones, el enlace es no polar; si los comparten de manera no equitativa, el enlace es polar.
- Un puente de hidrógeno es una atracción entre un átomo muy electronegativo y un átomo de hidrógeno que participa en un enlace covalente polar distinto.
- Los puentes de hidrógeno individualmente son débiles, pero colectivamente son fuertes, si se forman muchos de ellos.

- El agua es fundamental para la vida debido a sus propiedades singulares.
- Las propiedades singulares del agua son el resultado de los extensos puentes de hidrógeno entre sus moléculas.

La vida evolucionó en el agua. En gran parte, todos los seres vivos están formados en gran parte de agua, muchos de ellos aún viven en ella y todas las reacciones químicas de la vida se efectúan en agua, ¿Por qué es tan especial esta sustancia?

Polaridad de la molécula de agua

Las propiedades especiales del agua inician en sus moléculas individuales. Cada molécula de agua presenta enlaces covalentes polares que unen a un átomo de oxígeno con dos átomos de hidrógeno. En general, la molécula es neutra, pero el oxígeno atrae a los electrones compartidos con un poco más de fuerza que a los átomos de hidrógeno. De este modo, cada átomo de la molécula de agua tiene una carga leve; el átomo de oxígeno es ligeramente negativo y los átomos de hidrógeno son levemente positivos (figura 2.10a). Esta separación de cargas implica que la molécula de agua es polar.

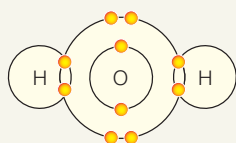
La polaridad de cada molécula de agua atrae a otras moléculas vecinas formando así puentes de hidrógeno en cantidades muy altas (figura 2.10b). Los extensos puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua imparten propiedades singulares que hacen posible la vida.

Propiedades del agua como disolvente

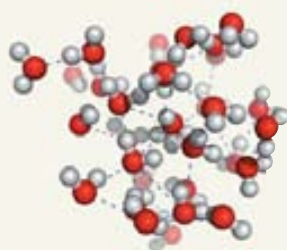
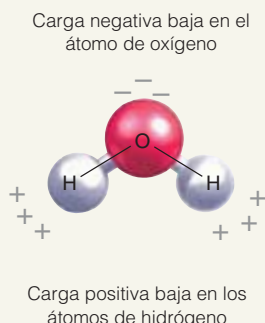
Un **disolvente** es una sustancia generalmente líquida que puede diluir otras sustancias; dichas sustancias se llaman **solutos**. Las moléculas de disolvente se agrupan en torno a los iones o moléculas del soluto dispersándolos y manteniéndolos separados.

El agua es un disolvente. Se forman grupos de moléculas de agua en torno a los solutos en los líquidos celulares, la savia de los árboles, la sangre, el líquido intestinal y la mayoría de los líquidos asociados con los seres vivos. Al verter sal de mesa (NaCl) en una taza con agua, los cristales del sólido iónico se separan en iones sodio (Na^+) y iones cloruro (Cl^-). La sal se disuelve en el agua porque los átomos de oxígeno con carga negativa de muchas moléculas de agua, rodean cada Na^+ y los átomos de hidrógeno con carga positiva de otras moléculas de agua, rodean cada Cl^- (figura 2.11). La fuerza colectiva de muchos puentes de hidrógeno separa a los iones y los mantiene disueltos.

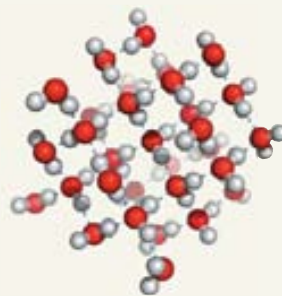
También se forman puentes de hidrógeno entre moléculas de agua y moléculas polares como el azúcar, de modo que el agua disuelve fácilmente las moléculas polares. Por lo tanto, las moléculas polares son sustancias **hidrofílicas** ("que aman al agua"). No se forman puentes de hidrógeno entre moléculas de agua y moléculas no polares como los aceites, por lo que se dice que son sustancias **hidrofóbicas** ("que temen al agua"). Si agitas un frasco con agua y aceite para ensalada y lo colocas sobre la mesa, observarás que el agua vuelve a unirse y el aceite se agrupa en la superficie de manera que nuevos puentes de hidrógeno reemplazan a los que se rompieron por la agitación. El mismo tipo de interacción ocurre en la delgada membrana lipídica que separa al agua del interior de la célula del agua del exterior.



A La polaridad de una molécula de agua se debe a la distribución de sus electrones. Los átomos de hidrógeno tienen carga positiva baja y el átomo de oxígeno tiene carga negativa baja.



B Los múltiples puentes de hidrógeno (líneas punteadas) que se forman y rompen con rapidez, mantienen a las moléculas de agua unidas formando el líquido.



C A menos de 0°C , los puentes de hidrógeno mantienen las moléculas de agua en una red tridimensional rígida de hielo. Las moléculas tienen empaquetamiento menos denso en el hielo que en el agua, por esto el hielo flota sobre el agua.



La capa de hielo en el Ártico se está derritiendo debido al calentamiento global, los osos polares cada año tienen que nadar distancias más largas de un témpano a otro, muchos se ahogan. En cincuenta años es probable que el Ártico desaparezca y con éste, los osos polares.

Figura 2.10 Animada El agua, una sustancia esencial para la vida.

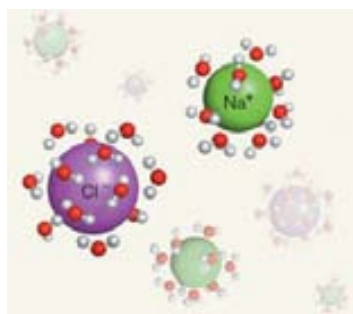


Figura 2.11 Animada Las moléculas de agua que rodean un sólido iónico separan a los iones que lo forman, disolviéndolos.

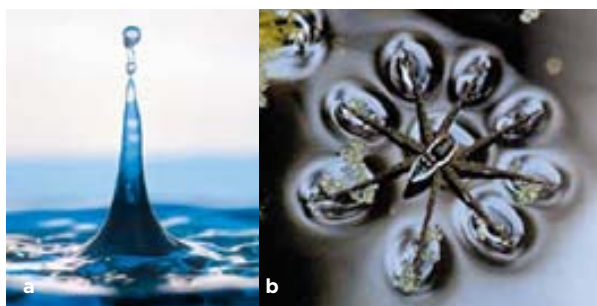
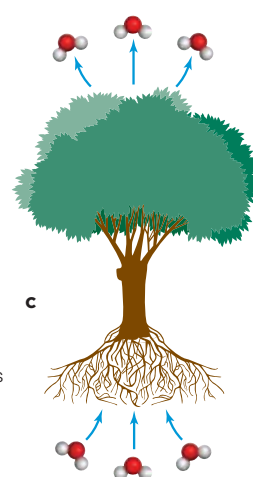


Figura 2.12 Cohesión del agua **(a)** Cuando una piedra choca contra el agua no se separan de ella moléculas individuales, ya que incontables puentes de hidrógeno las mantienen unidas. **(b)** La cohesión impide que las arañas pescadoras se hundan. **(c)** El agua sube a la parte superior de las plantas porque la evaporación que se produce en las hojas atrae columnas cohesivas de moléculas de agua desde la raíz.



La organización de las membranas de los seres vivos se inicia con este tipo de interacción. Describiremos más a fondo las membranas en el capítulo 5.

Efecto estabilizador de la temperatura del agua

Todas las moléculas vibran sin cesar y se desplazan más rápido al absorber calor. La **temperatura** es una de las maneras para medir la energía del movimiento molecular. Los extensos puentes de hidrógeno en el agua restringen el movimiento de las moléculas. Así, en comparación con otros líquidos, el agua absorbe más calor porque se calienta más. Esta propiedad implica que la temperatura del agua (y del aire que la rodea) permanece relativamente estable.

Cuando la temperatura del agua es inferior a su punto de ebullición, los puentes de hidrógeno entre sus moléculas se forman tan rápido como se rompen. A medida que el agua se calienta, las moléculas se mueven más rápido y las moléculas individuales, en la superficie del agua, comienzan a escapar a la atmósfera. Mediante este proceso (**evaporación**) la energía calorífica transforma el agua líquida en gas. El incremento en la energía supera la fuerza de atracción entre las moléculas de agua, y éstas se separan.

Se necesita calor para transformar el agua líquida en gas, de modo que la temperatura de la superficie del agua disminuye durante la evaporación. La pérdida de agua por evaporación ayuda al hombre, y a otros mamíferos, a enfriarse al sudar en climas cálidos y secos. El sudor, que es aproximadamente 99% agua, enfría la piel al evaporarse.

A menos de 0 °C, las moléculas de agua no vibran lo suficiente como para romper los puentes de hidrógeno que las unen, por lo que forman un patrón de enlace rígido de red cristalina, que es el hielo (figura 2.10c). Las moléculas de agua individuales tienen empaquetamientos menos densos que las del hielo por esta razón éste flota. Este fenómeno se puede observar en los inviernos fríos cuando se forman capas de hielo cerca de la superficie de estanques, lagos y arroyos. Este hielo “cubre” y aísla al agua protegiendo de

la congelación a los peces y otros organismos acuáticos que viven bajo el agua.

Cohesión del agua

Otra propiedad del agua importante para la vida es la **cohesión**, que ocurre cuando sus moléculas resisten separarse una de otra. Su efecto se observa como tensión superficial. Por ejemplo, al tirar un guijarro a un estanque (figura 2.12a) se forman ondas en el agua y salpicaduras, pero los puentes de hidrógeno ejercen colectivamente una atracción continua sobre las moléculas individuales del agua de tal manera que éstas permanecen unidas y generan una película delgada, como ocurre en otros líquidos. Muchos organismos aprovechan esta singular propiedad (figura 2.12b).

La cohesión también tiene lugar dentro de los organismos. Por ejemplo, las plantas absorben continuamente agua al crecer, cuando se evaporan moléculas de agua de sus hojas jalan agua desde la raíz (figura 2.12c). La cohesión hace posible que columnas de agua líquida asciendan desde las raíces hasta las hojas por los delgados conductos del tejido vascular. En la sección 29.3 examinaremos este tema más a fondo.

Para repasar en casa

¿Por qué es fundamental el agua para los seres vivos?

- Los extensos puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua generan propiedades singulares en el líquido vital.
- Las moléculas de agua forman puentes de hidrógeno con sustancias polares (hidrofílicas), disolviéndolas con facilidad. No se enlazan con sustancias no polares (hidrofóbicas).
- La temperatura del agua es más estable que la de otros líquidos. El agua también estabiliza la temperatura de la atmósfera circundante.
- La cohesión mantiene unidas a las moléculas individuales del agua.

■ Los iones hidrógeno producen efectos importantes ya que son químicamente activos y abundantes.

■ Conexión con Homeostasis 1.2

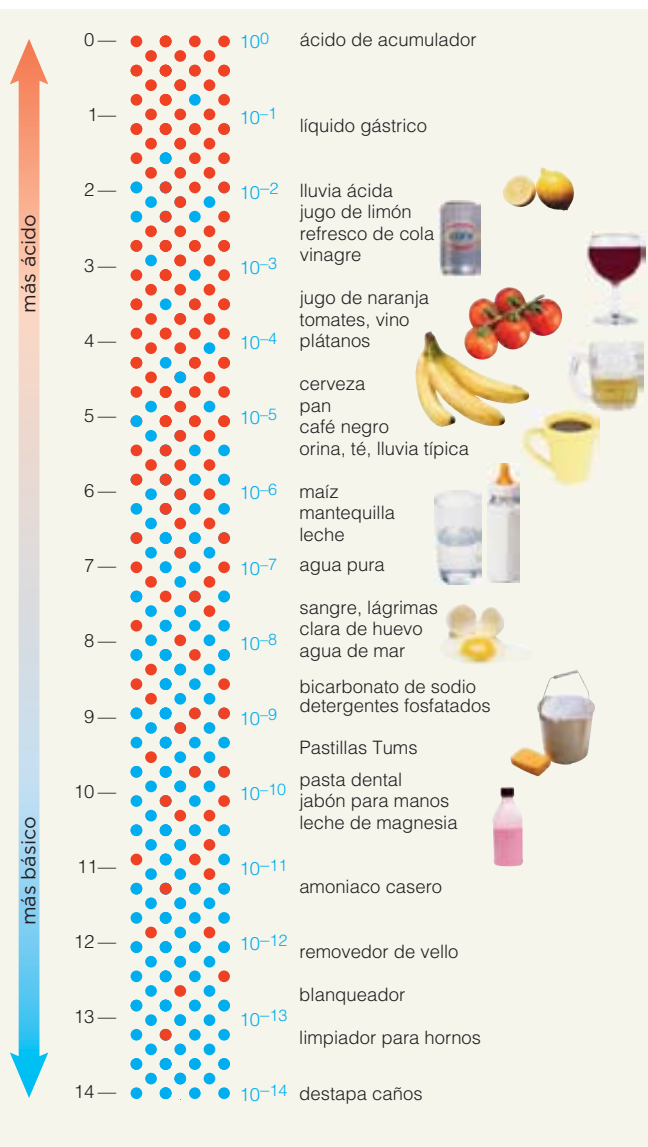


Figura 2.13 Animada. Escala de pH. Aquí, los puntos *rojos* indican iones hidrógeno (H^+) y los puntos *azules* indican iones hidroxilo (OH^-). También se muestran valores aproximados de pH para algunas soluciones comunes.

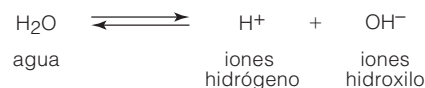
Esta escala de pH abarca de 0 (lo más ácido) a 14 (lo más básico). Un cambio de una unidad en la escala corresponde a un cambio de 10 veces en la cantidad de iones H^+ (números de color azul).

Investiga: ¿Cuál es el pH aproximado de un refresco de cola?

Respuesta: 2.5

La escala de pH

En cualquier instante, en el agua algunas de las moléculas se separan en iones hidrógeno (H^+) e iones hidróxido (OH^-):



En ecuaciones químicas de este tipo, las flechas indican el sentido de la reacción.

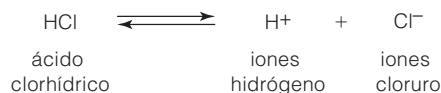
El **pH** mide el número de iones hidrógeno en una solución. Cuando el número de iones H^+ es el mismo que el de iones OH^- , el pH de la solución es 7, o neutro, como ocurre con el pH del agua pura (no el agua de lluvia, ni el agua de la llave). A medida que hay más iones hidrógeno, el pH es más bajo. Una reducción de una unidad de pH corresponde a un incremento de 10 veces en la cantidad de iones H^+ y un aumento de una unidad corresponde a una disminución de 10 veces en la cantidad de iones H^+ . Una manera de entender esta diferencia es probando bicarbonato de sodio disuelto (pH 9), agua destilada (pH 7) y jugo de limón (pH 2). Una escala de pH que abarca de 0 a 14 se muestra en la figura 2.13.

Casi toda la química de los seres vivos ocurre cerca del pH 7. La mayor parte del ambiente interno del cuerpo humano (líquidos tisulares y sangre) se encuentra entre pH 7.3 y 7.5.

¿En qué se diferencian ácidos y bases?

Las sustancias llamadas **ácidos** aportan iones hidrógeno al disolverse en agua. Las **bases** aceptan iones hidrógenos. Las soluciones ácidas, como jugo de limón y café contienen más H^+ que OH^- , por lo que su pH es inferior a 7. Las soluciones básicas o alcalinas como el agua de mar y el jabón de manos, contienen más OH^- que H^+ y tienen un pH mayor a 7.

Los ácidos y bases pueden ser débiles o fuertes. Los ácidos débiles, como el carbónico (H_2CO_3) donan poco H^+ , mientras que los ácidos fuertes ceden más iones H^+ . Un ejemplo es el ácido clorhídrico (HCl), que se separa en H^+ y Cl^- fácilmente en el agua.



En el estómago humano, el H^+ del HCl genera el jugo gástrico (pH 1–2). La acidez activa las enzimas que digieren las proteínas de los alimentos.

Los ácidos o bases que se acumulan en los ecosistemas pueden matar organismos. Por ejemplo, las emisiones de combustibles fósiles y fertilizantes nitrogenados liberan ácidos fuertes a la atmósfera. Los ácidos reducen el pH de la lluvia (figura 2.14). Algunos ecosistemas se dañan por la lluvia ácida, ya que ésta modifica la composición del agua y el suelo. Los organismos en estas regiones son afectados por

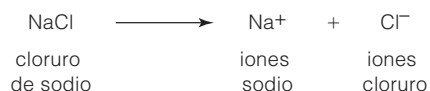
Figura 2.14 Emisiones de dióxido de azufre en una planta de energía que quema carbón. Los contaminantes atmosféricos, como el dióxido de azufre, se disuelven en el vapor de agua formando soluciones ácidas, éstos son componentes de la lluvia ácida. La fotografía de la derecha muestra cómo la lluvia ácida corroe esculturas de piedra.



dichos cambios. Examinaremos de nuevo este tema en la sección 48.2.

Sales y agua

Una **sal** es un compuesto que se disuelve fácilmente en agua y libera iones distintos de H^+ y OH^- . Por ejemplo, cuando se disuelve la sal cloruro de sodio en agua se separa en iones sodio e iones cloruro.



Muchos iones son componentes importantes de los procesos celulares. Por ejemplo, los iones sodio, potasio y calcio son críticos para el funcionamiento de los nervios y las células musculares. Otro ejemplo son los iones potasio, que ayudan a las plantas a minimizar la pérdida de agua en días cálidos y secos.

Amortiguadores que impiden el cambio de pH

Las células deben responder con rapidez a cambios leves de pH porque la mayoría de las enzimas y otras biomoléculas sólo funcionan correctamente en un rango poco amplio de pH. Una leve desviación de dicho rango puede detener un proceso celular.

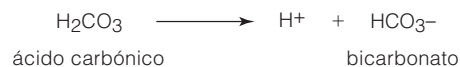
Los líquidos corporales permanecen en un pH constante porque están amortiguados. Un **sistema amortiguador** es un conjunto de productos químicos, a menudo un ácido o base débil y su sal, que pueden mantener el pH de una solución estable. Funciona porque los dos productos químicos donan y aceptan iones que contribuyen al pH.

Por ejemplo, cuando se agrega una base a un líquido no amortiguado, el número de iones OH^- aumenta de modo que el pH se eleva. Sin embargo, cuando la base se agrega a un líquido amortiguado, el componente ácido del amortiguador libera iones H^+ que se combinan con los iones OH^- adicionales, formando así el agua, la cual no afecta el pH. De este modo, el pH del líquido amortiguado permanece igual aunque se le agregue una base.

El dióxido de carbono, un gas que se forma en muchas reacciones, participa en un sistema de amortiguación importante. Se transforma en ácido carbónico al disolverse en el componente acuoso de la sangre humana.



El ácido carbónico puede separarse en dos iones hidrógeno e iones bicarbonato



Esta reacción, fácilmente reversible, constituye un sistema de amortiguación. Cualquier exceso de OH^- se combina con el ion H^+ formando agua, la cual no contribuye al pH. Cualquier exceso de H^+ se combina con el bicarbonato y al enlazarse el hidrógeno, deja de afectar al pH:



En conjunto, estas reacciones mantienen el pH sanguíneo entre 7.3 y 7.5, pero sólo hasta cierto punto. Un sistema amortiguador puede neutralizar sólo determinada cantidad de iones. Cuando se rebasa este límite, aunque sea poco, el pH cambia considerablemente.

Un fallo en la amortiguación de un sistema biológico puede ser catastrófico. En la acidosis respiratoria aguda se acumula dióxido de carbono y se forma exceso de ácido carbónico en la sangre. La reducción resultante del pH sanguíneo puede provocar que el individuo entre en estado de coma, un nivel de inconsciencia peligroso que puede resultar fatal. La alcalosis, una elevación potencialmente mortal del pH sanguíneo, también puede producir coma. Un aumento a 7.8 puede dar lugar a tetania, que es un espasmo muscular prolongado.

Para repasar en casa

¿Por qué son importantes los iones hidrógeno en biología?

- Los iones hidrógeno contribuyen al pH. Los ácidos liberan iones hidrógeno en el agua y las bases los aceptan. Las sales liberan iones distintos de H^+ y OH^- .
- Los sistemas amortiguadores mantienen estable el pH de los líquidos corporales. Forman parte de la homeostasis.

¿Contaminante o nutriente? El cuerpo humano contiene elementos altamente tóxicos como plomo, arsénico, mercurio, selenio, níquel e incluso átomos de uranio. La presencia de estos elementos en el cuerpo generalmente se debe a los contaminantes ambientales, pero de vez en cuando descubrimos que alguno de ellos tiene una función vital. Por ejemplo, recientemente se descubrió que las cantidades muy bajas de selenio provocan problemas cardíacos y trastornos de la tiroides; quizá este elemento forma parte de algún mecanismo biológico aún no descubierto.

El cuerpo humano promedio contiene cantidades sustanciales de flúor, pero hasta el momento desconocemos una ruta metabólica natural para este elemento. El flúor puede sustituir a otros elementos en las

¿Por qué opción votarías?

Cuando el flúor reemplaza al calcio de huesos y dientes modifica sus propiedades estructurales; un efecto es que se forme menos caries. Muchas comunidades agregan flúor al agua potable. ¿Desearías que el agua de tu localidad contenga flúor? Consulta más detalles en CengageNOW, después vota en línea.

biomoléculas, pero esta sustitución suele hacerlas tóxicas. Diversos tipos de toxinas vegetales que combaten depredadores, son biomoléculas sencillas en las que el flúor ha sustituido a otro elemento.

Resumen

Sección 2.1 La mayoría de los **átomos** tiene **electrones**, los cuales tienen carga **negativa**. Los electrones se desplazan en torno a un **núcleo** formado por **protones** con carga positiva y, excepto en el caso del hidrógeno, **neutrones** sin carga. Los átomos de un **elemento** tienen el mismo número de protones (**número atómico**) (tabla 2.2). La **tabla periódica** es una compilación de todos los elementos. Los **isótopos** de un elemento se conocen por su **número de masa**.

Tabla 2.2 Resumen de aspectos clave en la química de la vida

Átomo	Partículas que son bloques constitutivos fundamentales de toda la materia; la unidad más pequeña de un elemento que aún conserva sus propiedades.
Elemento	Sustancia pura que consta exclusivamente de átomos que tienen el mismo número característico de protones.
Protón (p^+)	Partícula con carga positiva en el núcleo del átomo.
Electrón (e^-)	Partícula con carga negativa que puede ocupar un volumen espacial (orbital) en torno al núcleo del átomo.
Neutrón	Partícula sin carga en el núcleo del átomo.
Isótopo	Una de dos o más formas de un elemento cuyos átomos difieren en el número de neutrones.
Radioisótopo	Isótopo inestable que emite partículas y energía cuando su núcleo se desintegra.
Marcador	Molécula que tiene una sustancia detectable (como un radioisótopo) unida a ésta.
Ion	Átomo que lleva carga después de haber ganado o perdido uno o más electrones.
Molécula	Dos o más átomos unidos en un enlace químico.
Compuesto	Molécula de dos o más elementos distintos en proporciones invariables (por ejemplo, el agua).
Mezcla	Mezcla de dos o más elementos, o compuestos, en proporciones variables.
Soluto	Molécula o ion disuelto en un disolvente.
Ácido	Sustancia que libera H^+ al disolverse en agua.
Base	Sustancia que acepta H^+ al disolverse en agua.
Sal	Sustancia que libera iones distintos de H^+ u OH^- al disolverse en agua.

Sección 2.2 Los investigadores fabrican **marcadores** con sustancias detectables como los **radioisótopos**, que emiten partículas y energía al **desintegrarse** espontáneamente.

■ Usa la interacción de CengageNOW para aprender cómo se emplean radioisótopos para obtener escaneos PET.

Sección 2.3 Empleamos **modelos de capas** para describir la estructura electrónica del átomo. Los átomos que tienen diferentes números de electrones y protones son **iones**. Los átomos con sitios vacíos tienden a interactuar con otros, donando, aceptando o compartiendo electrones. Forman diversos **enlaces químicos** dependiendo de su **electronegatividad**. Un **compuesto** es una **molécula** formada por diferentes elementos. Las **mezclas** son sustancias combinadas.

■ Usa la interacción de CengageNOW para estudiar la distribución electrónica y el modelo de capas.

Sección 2.4 Un **enlace iónico** es una asociación muy fuerte entre iones de carga opuesta. Dos átomos comparten un par de electrones en un **enlace covalente**, el cual puede ser **no polar** o **polar** (la **polaridad** es una separación de cargas). Los **puentes de hidrógeno** son más débiles que los enlaces iónicos o covalentes.

■ Usa la interacción de CengageNOW para comparar los tipos de enlaces químicos en las biomoléculas.

Sección 2.5 La **evaporación** es el proceso por el cual el agua estabiliza su **temperatura**. Las sustancias **hidrofílicas** se disuelven con facilidad en el agua; las sustancias **hidrofóbicas** no se disuelven. Los **solutos** son sustancias disueltas en agua u otro **disolvente**. La **cohesión** mantiene unidas las moléculas del agua.

■ Usa la interacción de CengageNOW para ver la estructura de la molécula de agua y las propiedades del agua líquida.

Sección 2.6 El **pH** refleja el número de iones hidrógeno (H^+) en una solución. Las escalas típicas de pH van de 0 (más ácido) a 14 (más básico o alcalino). En el pH neutro (7) las cantidades de iones H^+ y OH^- son iguales.

Las **sales** son compuestos que liberan iones distintos de H^+ y OH^- al agua. Los **ácidos** liberan H^+ y las **bases** aceptan H^+ . Un **sistema amortiguador** mantiene la solución dentro de un rango constante de pH. La mayoría de los procesos biológicos están amortiguados; sólo funcionan dentro de un rango poco amplio de pH, en general cercano al pH 7.

■ Usa la interacción de CengageNOW para investigar el pH de solutos comunes.

Ejercicio de análisis de datos

Los seres vivos y los inertes están constituidos por los mismos tipos de átomos y moléculas, pero difieren en la proporción y el ordenamiento de los átomos en los elementos. En el tercer diagrama de la figura 2.15 se comparan las proporciones de algunos elementos en el cuerpo humano con la corteza terrestre y el agua de mar.

1. ¿Cuál es el elemento más abundante en el lodo? ¿En el cuerpo humano? ¿En el agua de mar?
2. ¿Qué porcentaje del agua de mar corresponde al oxígeno? ¿Y al hidrógeno? ¿Cuántos átomos de hidrógeno hay por cada átomo de oxígeno en el agua de mar? ¿En qué moléculas el oxígeno y el hidrógeno se encuentran en esa proporción exacta?
3. ¿Cuántos átomos de cloro hay por cada átomo de sodio en el agua de mar? ¿Qué molécula común tiene un átomo de cloro por cada átomo de sodio?

Humano		Tierra		Agua de mar	
Hidrógeno	62.0%	Hidrógeno	3.1%	Hidrógeno	66.0%
Oxígeno	24.0	Oxígeno	60.0	Oxígeno	33.0
Carbono	12.0	Carbono	0.3	Carbono	< 0.1
Nitrógeno	1.2	Nitrógeno	< 0.1	Nitrógeno	< 0.1
Fósforo	0.2	Fósforo	< 0.1	Fósforo	< 0.1
Calcio	0.2	Calcio	2.6	Calcio	< 0.1
Sodio	< 0.1	Sodio	< 0.1	Sodio	0.3
Potasio	< 0.1	Potasio	0.8	Potasio	< 0.1
Cloro	< 0.1	Cloro	< 0.1	Cloro	0.3

Figura 2.15 Comparación de la abundancia de algunos elementos en el ser humano, la corteza terrestre y el agua de mar típica. Cada cifra es el porcentaje del número total de átomos de cada fuente. Por ejemplo, 120 de cada 1,000 átomos del cuerpo humano son de carbono, en comparación con sólo 3 átomos de carbono por cada 1,000 átomos en el lodo.

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

1. _____ es una molécula a la que se le ha incorporado un radioisótopo.
2. Un ion es un átomo que tiene _____.
 - a. el mismo número de electrones que de protones
 - b. un número distinto de electrones que de protones
 - c. a y b son correctas
3. _____ se forma cuando átomos de dos o más elementos se enlazan covalentemente.
4. La medida de la capacidad del átomo para atraer electrones de otro átomo se llama _____.
5. Los átomos comparten electrones de manera desigual en un enlace _____.
6. Los símbolos de los elementos están ordenados según _____ en la tabla periódica.
7. El agua líquida tiene _____.
 - a. marcadores
 - b. abundantes puentes de hidrógeno
 - c. cohesión
 - d. resistencia al aumento de temperatura
 - e. de b a d
 - f. todos los anteriores
8. Una sustancia _____ repele el agua.
9. Los iones de hidrógeno son (H^+) _____.
 - a. indicados por el pH
 - b. protones
 - c. disueltos en sangre
 - d. todos los anteriores
10. _____ está disuelto en un disolvente.
11. Cuando está disuelto en agua _____ dona H^+ .
12. Una sal libera iones distintos de _____ en agua.
13. _____ es una sociedad química entre un ácido base débil y su sal.
14. Relaciona los términos de la izquierda con su descripción más adecuada.

_____ hidrofílico	a. medida del movimiento molecular
_____ número atómico	b. número de protones en el núcleo
_____ número de masa	c. polar; se disuelve fácilmente en agua
_____ temperatura	d. número de protones y neutrones en el núcleo

■ Visita [CengageNOW](https://www.cengage.com) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Los alquimistas eran los estudiosos y filósofos de la era medieval, precursores de los químicos modernos. Muchos pasaron sus vidas intentando transformar el plomo (número atómico 82) en oro (número atómico 79). Explica por qué nunca lo lograron.
2. La carne a menudo se “cura”, sala, seca, ahúma, se conserva en vinagre o se trata con productos que previenen su descomposición. Sin embargo, desde mediados del siglo XIX, el nitrito de sodio ($NaNO_2$) ha sido empleado en productos procesados de carne, como salchichas de diversos tipos, carnes frías, tocino y jamón, los nitritos impiden el desarrollo de *Clostridium botulinum*, pero la ingesta de esta bacteria provoca un tipo de intoxicación alimenticia llamada botulismo.

En el agua, el nitrito de sodio se separa en iones sodio (Na^+) e iones nitrito (NO_2^-), llamados nitritos, éstos se transforman en óxido nítrico (NO), compuesto que elimina en los nitritos su calidad de conservador. Sabemos que al consumir carnes procesadas, aumenta el riesgo de padecer cáncer, pero esto no se debe a los nitritos, ya que el ácido nítrico tiene funciones importantes, como la dilatación de los vasos sanguíneos (por ejemplo, dentro del pene durante la erección), la señalización intercelular y las actividades antimicrobianas del sistema inmune. Dibuja un modelo de capas para el óxido nítrico y empléalo para explicar por qué esta molécula es tan reactiva.
3. El ozono es una forma químicamente activa de oxígeno gaseoso. A gran altitud en la atmósfera terrestre forma una capa que absorbe alrededor de 98% de los rayos solares dañinos. El oxígeno gaseoso consta de dos átomos de oxígeno enlazados covalentemente, $O=O$. El ozono tiene tres átomos de oxígeno enlazados covalentemente, $O=O-O$. El ozono reacciona fácilmente con muchas sustancias, cediendo un átomo de oxígeno y liberando oxígeno gaseoso ($O=O$). Aplicando tus conocimientos de química, ¿por qué crees que el ozono es tan reactivo?
4. David es un niño de tres años muy curioso, un día metió los dedos en agua tibia que se encontraba en un sartén de metal que se calentaba sobre la estufa, pero no sintió la temperatura de agua. Después, tocó el sartén y se quemó la mano. Explica por qué el agua del sartén se calienta con más lentitud que el sartén.
5. Algunos ácidos no diluidos son más corrosivos al disolverse en agua. Por esta razón se pide, a quienes trabajan en el laboratorio, que limpien todas las salpicaduras con una toalla antes de lavar la mesa. Explica el motivo.

3

Las moléculas de la vida

IMPACTOS Y PROBLEMAS

El temor a freír

El cuerpo humano requiere de no más de una cucharada de grasa diaria para permanecer saludable, pero la mayoría consume mucho más. Un estadounidense promedio consume el equivalente a una barra de mantequilla al día (100 libras de grasa al año); éste podría ser el motivo del sobrepeso en la población.

El sobrepeso aumenta el riesgo a padecer enfermedades y afecciones cardíacas. Sin embargo, el tipo de grasas ingeridas son más importantes que la cantidad consumida. Las grasas son moléculas inertes que se acumulan en áreas estratégicas del cuerpo cuando se ingieren en exceso. Son constituyentes principales celulares y como tales, ejercen poderosos efectos sobre el funcionamiento celular.

La molécula típica de grasa tiene tres colas de largas cadenas de carbono llamadas ácidos grasos. Diferentes grasas tienen distintos componentes de ácidos grasos. Las que tienen cierto tipo de doble enlace, en uno o más de sus ácidos grasos, se conocen como grasas *trans* (figura 3.1). Hay cantidades pequeñas de grasas *trans* en la carne roja y los productos lácteos, pero la mayoría de las grasas *trans* que los humanos consumen provienen de los aceites vegetales parcialmente hidrogenados, un producto alimenticio artificial.

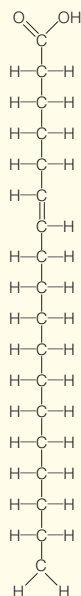
La hidrogenación es un proceso de manufactura en el que se agregan átomos de hidrógeno a los átomos de carbono, modificando los aceites vegetales líquidos para formar grasas sólidas. Procter & Gamble Co., en 1908, desarrolló aceite vegetal parcialmente hidrogenado como sustituto para las grasas animales sólidas más costosas que se usaban para fabricar velas. Empero, la demanda de velas comenzó a disminuir a medida que los hogares estadounidenses contaron con electricidad, por lo que P & G comenzó a buscar otro método para vender sus grasas de patente. El aceite vegetal parcialmente hidrogenado se asemeja mucho a la manteca, de modo que en 1911 la compañía comenzó a venderlo como un nuevo alimento revolucionario; una grasa sólida para cocinar, de larga vida en anaquel, sabor suave y costo inferior al de la manteca o la mantequilla.

A mediados de 1950, el aceite vegetal hidrogenado ya formaba parte importante de la dieta estadounidense. Se encuentra (aún en la actualidad) en una variedad muy amplia de alimentos procesados o rápidos: sustitutos de la mantequilla (margarinas), galletas dulces y saladas, pasteles y panecillos, mantequilla de maní, tartas, donas, mantecadas, papas fritas, barritas de granola, barritas para el desayuno, chocolate, palomitas para microondas, pizzas, burritos, papas fritas, nuggets de pollo, palitos de pescado y otros similares.

Durante décadas se consideró que el aceite vegetal hidrogenado constituía una alternativa más saludable a las grasas animales. Ahora se sabe que las grasas *trans* de los aceites vegetales hidrogenados aumentan el nivel de colesterol en la sangre más que cualquier otra grasa, afectando directamente el funcionamiento de nuestras arterias y venas.

El efecto de estos cambios es grave. Consumir sólo 2 g al día de aceites vegetales hidrogenados aumenta el riesgo de aterosclerosis (endurecimiento de las arterias), ataques cardíacos y diabetes. Una sola porción de papas fritas preparadas con aceite vegetal hidrogenado contiene aproximadamente 5 g de grasas *trans*.

En este capítulo estudiaremos la química de los seres vivos. Aunque todo ser vivo consta del mismo tipo de moléculas fundamentales (carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos), las pequeñas diferencias en la manera en cómo estas moléculas se encuentran ensambladas a menudo producen resultados importantes.



ácido graso *trans*

¡Mira el video! **Figura 3.1** Grasas *trans*. El ordenamiento de átomos de hidrógeno en torno al doble enlace carbono-carbono en la parte media de un ácido graso *trans*, lo hace un alimento muy poco saludable. Es recomendable evitar las papas fritas.

Conceptos básicos



La estructura dicta la función

Las células se definen en parte por su capacidad para sintetizar carbohidratos complejos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos. Todos estos compuestos orgánicos tienen grupos funcionales unidos a un esqueleto de átomos de carbono. [Secciones 3.1, 3.2](#)



Carbohidratos

Los carbohidratos son las moléculas biológicas más abundantes. Funcionan como reservas de energía y materiales estructurales. Diferentes tipos de carbohidratos complejos están constituidos por las mismas subunidades que los azúcares simples, pero enlazadas en patrones distintos. [Sección 3.3](#)



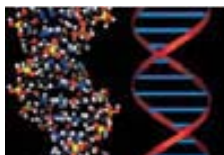
Lípidos

Los lípidos funcionan como reservorio de energía, impermeabilización o sustancias lubricantes. Algunos se remodelan para dar otras moléculas. Los lípidos son los principales componentes estructurales de todas las membranas celulares. [Sección 3.4](#)



Proteínas

Desde el punto de vista estructural y funcional, las proteínas son las moléculas más diversas de los seres vivos. Incluyen enzimas, materiales estructurales, moléculas señalizadoras y transportadores. La función de las proteínas se deriva directamente de su estructura. [Secciones 3.5, 3.6](#)



Nucleótidos y ácidos nucleicos

Los nucleótidos desempeñan papeles metabólicos importantes y son bloques constitutivos de los ácidos nucleicos. Dos tipos de ácidos nucleicos, el ADN y el ARN, interactúan como el sistema celular de almacenamiento, recuperación y traducción de información sobre la síntesis de proteínas. [Sección 3.7](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Tras describir los átomos, vamos a entrar al siguiente nivel de la organización en la naturaleza: las moléculas de la vida. Ten presente el cuadro general repasando la sección 1.1.
- Aumentarás tu comprensión de cómo se encuentran ordenados los electrones en los átomos (2.3) y también la naturaleza del enlace covalente y los puentes de hidrógeno (2.4).
- Después evaluaremos las consecuencias de la mutación del ADN (1.4), esta vez empleando como ejemplo la anemia falciforme.

¿Por qué opción votarías? Todos los elementos empacados estadounidenses ahora indican el contenido de grasas *trans*, pero algunos indican "0 g de grasas *trans*", aunque una porción contiene hasta medio gramo de ella. ¿Se debería prohibir el uso de aceites vegetales hidrogenados en todos los alimentos? Consulta más detalles en CengageNOW y vota en línea. Sólo disponible en inglés.

3.1 Moléculas orgánicas

- Todas las moléculas orgánicas de la vida están constituidas por átomos de carbono.
- Podemos emplear diferentes modelos para ilustrar diversos aspectos de una misma molécula.
- Conexiones con Elementos 2.1, Enlaces covalentes 2.4.

El carbono, la molécula de la vida

Los seres vivos están constituidos principalmente por oxígeno, hidrógeno y carbono. La mayoría del oxígeno y el hidrógeno se encuentra en forma de agua. Haciendo a un lado el agua, el carbono constituye un poco más de la mitad de lo restante.

El carbono de los organismos vivos forma parte de las moléculas de la vida: carbohidratos complejos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos. Estas moléculas consisten principalmente de átomos de carbono e hidrógeno, de modo que son **orgánicos**. Este término se acuñó en una época en la que se creía que dichas moléculas sólo eran fabricadas por seres vivos, en contraste con las moléculas “inorgánicas” que se sintetizaban por procesos no vivos. El término ha persistido, aunque ahora sabemos que los compuestos orgánicos estaban presentes sobre la Tierra mucho antes que los organismos, y que también pueden sintetizarse en el laboratorio.

La importancia del carbono para la vida inicia por el versátil comportamiento de su enlace. Cada átomo de carbono puede formar enlaces covalentes con uno, dos, tres o cuatro átomos adicionales. Dependiendo de los demás elementos en la molécula resultante, dichos enlaces pueden ser polares o no polares. Muchos compuestos orgánicos tienen una cadena principal de átomos de carbono a la cual están unidos otros átomos. Los extremos de la cadena pueden unirse de modo que formen estructuras de anillo (figura 3.2). Dicha versatilidad implica que los átomos de carbono pueden ensamblarse y remodelarse para dar lugar a una variedad de compuestos orgánicos.

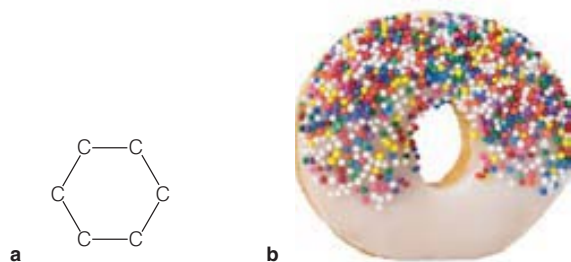
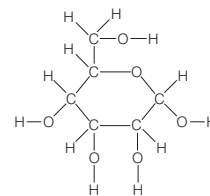


Figura 3.2 Anillos de carbono. (a) El comportamiento versátil del enlace de carbono le permite formar diversas estructuras, incluyendo anillos. (b) Los anillos de carbono forman el marco constitutivo de diversos azúcares, almidones y grasas, como las que se encuentran en las donas.

Representación de las estructuras de moléculas orgánicas

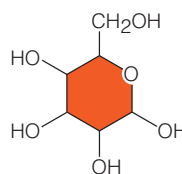
La estructura de cualquier molécula puede ilustrarse empleando diferentes tipos de modelos moleculares. Éstos nos permiten observar diferentes características de una misma molécula.

Por ejemplo, los modelos estructurales como el de la *derecha* muestran cómo están conectados los átomos de una molécula entre sí. En estos modelos, cada línea indica un enlace covalente. Una línea doble (=) indica un doble enlace, y una línea triple (≡) indica un triple enlace. Algunos de los átomos o enlaces en la molécula pueden ser implícitos y no se muestran. Los átomos de hidrógeno unidos a una cadena principal de carbono suelen omitirse y en ocasiones, también otros átomos.



glucosa

Las estructuras de anillos de carbono como los que ocurren en la glucosa y otros azúcares a menudo se representan mediante polígonos. Un átomo no indicado en el vértice o en el extremo de un enlace implica un átomo de carbono:



glucosa



glucosa

Los modelos de pelotas y varillas como el de la *derecha* muestran las posiciones de los átomos en tres dimensiones. Los enlaces covalentes simples, dobles y triples se muestran como una varilla que conecta a dos bolitas, que representan átomos. El tamaño de la pelota refleja el tamaño relativo del átomo. Los elementos suelen codificarse por colores:



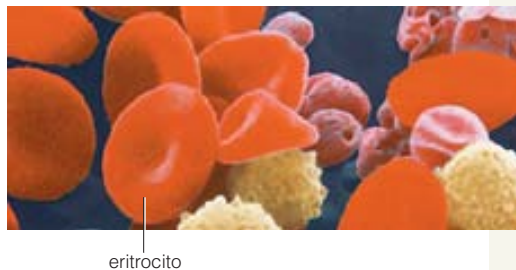
glucosa



Los modelos espaciales, como el de la *derecha*, muestra cómo se empalman los átomos que comparten electrones. Los elementos de los modelos espaciales se codifican siguiendo el mismo plan de colores que los modelos de pelotas y varillas.



glucosa



En la figura 3.3 se muestran tres formas distintas para representar una misma molécula, la hemoglobina, una proteína que imparte color rojo a la sangre. La hemoglobina transporta el oxígeno a los tejidos del cuerpo de todos los vertebrados (animales con columna vertebral). Un modelo de pelotas y varillas, o espacial de una molécula tan grande, tiene una apariencia muy compleja cuando se incluyen todos los átomos. Un ejemplo es el modelo espacial de la figura 3.3a.

Para reducir la complejidad visual en algunos tipos de modelos se omiten ciertos átomos. Los modelos superficiales de grandes moléculas permiten revelar características a gran escala, como pliegues o bolsas; que serían difíciles de observar al mostrar átomos individuales. Por ejemplo, en el modelo superficial de la hemoglobina de la figura 3.3b, se observan pliegues de la molécula que albergan a dos grupos hemo. Los grupos hemo son estructuras complejas de anillos de carbono que a menudo tienen un átomo de hierro en el centro y forman parte de muchas proteínas importantes que describiremos en el libro.

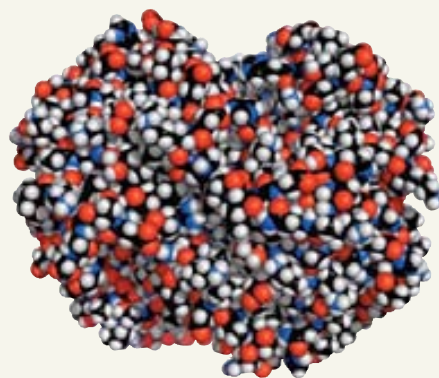
Las moléculas muy grandes, como la hemoglobina, a menudo se muestran mediante modelos de cinta. En estos modelos se ilustran diferentes características de la estructura, como hélices o láminas. En el modelo de listones de la hemoglobina (figura 3.3c) se ve que dicha proteína consta de cuatro hélices, cada una en torno a un grupo hemo.

Dichos detalles estructurales son clave sobre el funcionamiento de la molécula. Por ejemplo, la hemoglobina, que es el principal portador de oxígeno en la sangre de los vertebrados, tiene cuatro grupos hemo. El oxígeno se une a los grupos hemo, de modo que cada grupo hemo puede llevar hasta cuatro moléculas de oxígeno.

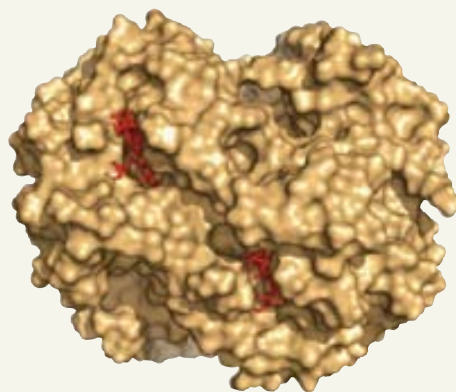
Para repasar en casa

¿En qué se asemejan todas las moléculas de los seres vivos?

- Los carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos son moléculas orgánicas formadas principalmente por átomos de carbono e hidrógeno.
- La estructura de toda molécula orgánica comienza con un esqueleto de carbono, el cual también puede tener forma de anillo.
- Se emplean diferentes modelos para representar las diversas características de la estructura molecular. Considerar las características estructurales de la molécula nos permite comprender su funcionamiento.



A Modelo espacial de la hemoglobina que muestra la complejidad de la molécula.



B Modelo superficial de la misma molécula que revela grietas y pliegues importantes para su función. Los grupos hemo de color rojo están anidados en pliegues dentro de la molécula.



C Modelo de listones de la hemoglobina que muestra los cuatro grupos hemo, también en rojo, mantenidos en su sitio por los pliegues de la molécula.

Figura 3.3 Visualización de la estructura de la hemoglobina, molécula que transporta el oxígeno en los eritrocitos (*superior izquierda*). Los modelos que muestran átomos individuales en general se ilustran mediante elementos codificados por colores. Otros modelos se muestran en diversos colores, dependiendo de las características que ilustren.

3.2 De estructura a función

- La función de las moléculas orgánicas en los sistemas biológicos comienza por su estructura.
- Conexiones con Iones 2.3, Polaridad 2.4, Ácidos y bases 2.6.

Todos los sistemas biológicos se basan en las mismas moléculas orgánicas (un legado del origen común de los seres vivos), aunque los detalles de esas moléculas difieren entre organismos. Recuerda que dependiendo de la manera en cómo los átomos de carbono se unan, formarán un diamante, el mineral más duro, o el grafito, uno de los más blandos (sección 2.4). De manera similar, los bloques constitutivos de carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos en distintos ordenamientos forman diversas moléculas.

Grupo	Caracter	Ubicación	Estructura
hidroxilo	polar	aminoácidos, azúcares y otros alcoholes	—OH
metilo	no polar	ácidos grasos, algunos aminoácidos	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{C} \\ \\ \text{H} \end{array}$
carbonilo	polar, reactivo	azúcares, aminoácidos, nucleótidos	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{C} - \text{H} \end{array}$ (aldehído) $\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{C} \end{array}$ (cetona)
carboxilo	ácido	aminoácidos, ácidos grasos, carbohidratos	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{C} - \text{OH} \end{array}$ $\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{C} - \text{O}^- \end{array}$ (ionizado)
amino	básico	aminoácidos, algunas bases de nucleótidos	$\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{N} - \text{H} \\ \\ \text{H} \end{array}$ $\begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{NH}^+ \\ \\ \text{H} \end{array}$ (ionizado)
fosfato	de alta energía, polar	nucleótidos (por ejemplo, ATP); ADN y ARN; muchas proteínas; fosfolípidos	$\begin{array}{c} \text{O}^- \\ \\ \text{O} - \text{P} - \text{O}^- \\ \\ \text{O} \end{array}$  icono
sulfhidrilo	forma puentes disulfuro	cisteína (un aminoácido)	—SH —S—S— (puente disulfuro)

Figura 3.4 Animada Los grupos funcionales comunes en las moléculas biológicas, con ejemplos de sitios donde se encuentran. Como éstos imparten características químicas específicas a los compuestos orgánicos, son parte importante de las funciones de las moléculas de los seres vivos.

Grupos funcionales

Una molécula orgánica que consta únicamente de átomos de hidrógeno y carbono se llama hidrocarburo. El metano, que es el hidrocarburo más sencillo, consta de un átomo de carbono unido con cuatro átomos de hidrógeno. La mayoría de las moléculas de la vida tienen por lo menos un **grupo funcional**: grupo de átomos enlazados covalentemente a un átomo de carbono de la molécula orgánica. Los grupos funcionales imparten propiedades químicas específicas a la molécula, como polaridad y acidez. En la figura 3.4 se da una lista de algunos grupos funcionales comunes en carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos.

Por ejemplo, los alcoholes son un tipo de compuestos orgánicos que tiene grupos hidroxilo (—OH). Estos grupos funcionales polares pueden formar puentes de hidrógeno, de modo que los alcoholes (por lo menos los más pequeños) se disuelven rápidamente en agua. Los alcoholes de mayor tamaño no se disuelven tan fácilmente porque sus largas cadenas no polares de hidrocarburos repelen al agua. Los ácidos grasos son similares; por este motivo, los lípidos que tienen colas de ácido graso no se disuelven fácilmente en agua.

Los grupos metilo imparten carácter no polar. Los grupos carbonilo reactivos (—C=O) forman parte de las grasas y los carbohidratos. Los grupos carboxilo (—COOH) hacen que los aminoácidos y los ácidos grasos sean ácidos. Los grupos amino son básicos. El ATP libera energía química al donar un grupo fosfato (PO₄) a otra molécula. El ADN y el ARN también contienen grupos fosfato. Los enlaces entre grupos sulfhidrilo (—SH) estabilizan la estructura

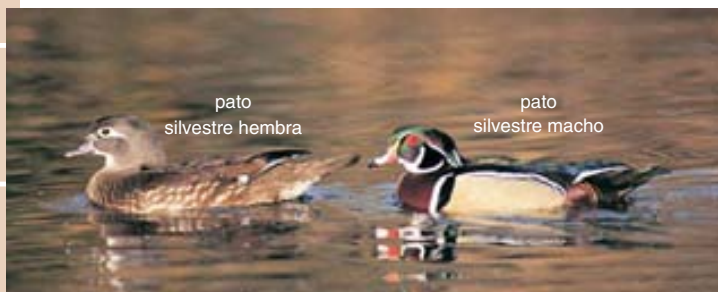
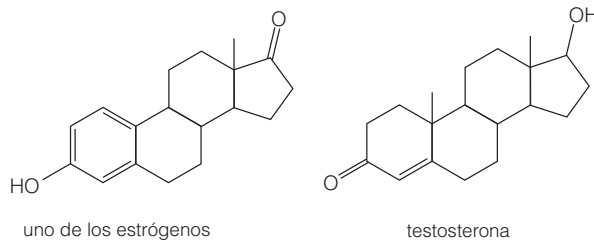


Figura 3.5 Estrógeno y testosterona, hormonas sexuales que provocan la diferencia de caracteres entre machos y hembras de muchas especies, como estos patos silvestres (*Aix sponsa*). **Investiga:** ¿Qué grupos funcionales difieren entre estas hormonas?

Respuesta: Los grupos hidroxilo y carbonilo difieren en posición y la testosterona tiene un grupo metilo adicional.

Tabla 3.1 Qué hacen las células con los compuestos orgánicos

Tipo de reacción	Lo que ocurre.
Condensación	Dos moléculas se unen covalentemente formando otra más grande.
Descomposición	Una molécula se divide en dos más pequeñas. Un ejemplo es la hidrólisis.
Transferencia de grupo funcional	Se transfiere un grupo funcional de una molécula a otra.
Transferencia de electrones	Se transfieren electrones de una molécula a otra.
Reordenamiento	El reacomodo de enlaces covalentes transforma un compuesto orgánico en otro.

de muchas proteínas. El calor y algunos tipos de productos químicos temporalmente rompen los enlaces sulfhidrido del cabello humano y por este motivo, el cabello lacio se puede rizar y el rizado se puede alaciar.

¿Qué tanto puede hacer un grupo funcional? Consideremos una diferencia aparentemente menor en grupos funcionales de dos hormonas sexuales estructuralmente semejantes (figura 3.5). En etapas tempranas el embrión de pato silvestre, humano o de cualquier otro vertebrado no es macho o hembra; cuando comienza a fabricar la hormona testosterona, un conjunto de túbulos y ductos se transforman en órganos sexuales y se desarrollan los caracteres masculinos. En ausencia de la testosterona, estos ductos y túbulos se transforman en órganos sexuales femeninos y las hormonas llamadas estrógenos dirigen el desarrollo de los caracteres femeninos.

Qué hacen las células con los compuestos orgánicos

El **metabolismo** se refiere a las actividades que permiten a las células obtener energía para construir, reordenar y descomponer los compuestos orgánicos. Estas actividades ayudan a que cada célula siga viva, crezca y se reproduzca. Para ello requiere de enzimas que son proteínas que permiten que las reacciones se realicen más rápido que por sí solas. Algunas de las reacciones metabólicas más comunes están listadas en la tabla 3.1 Repasaremos esas reacciones en el capítulo 6. Por el momento describiremos dos de ellas.

En la **condensación**, dos moléculas se enlazan covalentemente formando otra más grande. El agua suele formarse como producto de la condensación cuando las enzimas retiran un grupo —OH de una de las moléculas y un átomo

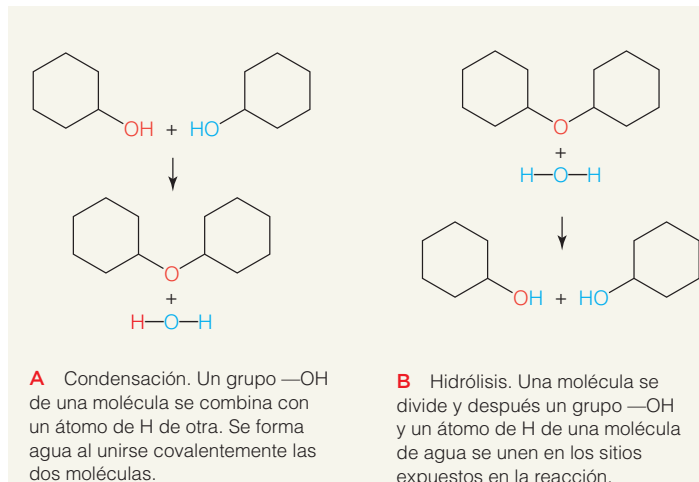


Figura 3.6 Animada Dos ejemplos de lo que ocurre con las moléculas orgánicas en las células. (a) En una condensación, dos moléculas se unen covalentemente para formar otra más grande. (b) En la hidrólisis, una reacción de descomposición que requiere agua, se divide una molécula de gran tamaño en dos más pequeñas.

de hidrógeno de la otra (figura 3.6a). Algunas moléculas de gran tamaño como el almidón se forman mediante reacciones de condensación repetida.

Las reacciones de descomposición dividen a las moléculas de gran tamaño en otras más pequeñas. Un tipo de reacción de descomposición, la **hidrólisis**, es el inverso de la condensación (figura 3.6b). Las enzimas rompen un enlace uniendo un grupo hidroxilo a un átomo y un hidrógeno al otro. El —OH y el —H se derivan de una molécula de agua.

Las células mantienen reservas de pequeñas moléculas orgánicas: azúcares simples, ácidos grasos, aminoácidos y nucleótidos. Algunas de estas moléculas son fuentes de energía y otras se emplean como subunidades o **monómeros** para sintetizar moléculas más grandes que son parte estructural y funcional de las células. Estas moléculas de mayor tamaño o **polímeros** son cadenas de monómeros. Cuando las células descomponen un polímero liberan monómeros que pueden emplearse para energía o pueden volver a entrar a las reservas celulares.

Para repasar en casa

¿Cómo funcionan las moléculas orgánicas en los sistemas vivos?

- La estructura de la molécula orgánica dicta su función en los sistemas biológicos.
- Los grupos funcionales imparten ciertas características químicas a las moléculas orgánicas. Estos grupos contribuyen a la función de las moléculas biológicas.
- Mediante reacciones como la condensación, las células ensamblan grandes moléculas a partir de subunidades más pequeñas de azúcares simples, ácidos grasos, aminoácidos y nucleótidos.
- Mediante reacciones como la hidrólisis, las células dividen moléculas orgánicas de gran tamaño en otras más pequeñas y transforman un tipo de molécula en otro.

- Los carbohidratos son las moléculas biológicas más abundantes en la biosfera.
- Las células usan algunos carbohidratos como material estructural y otros para energía almacenada e instantánea.
- Conexión con Puentes de hidrógeno 2.4.

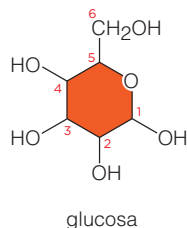
Los hidrocarburos de cadena larga como la gasolina constituyen una excelente fuente de energía, pero las células (formadas principalmente por agua) no pueden usar moléculas hidrofóbicas. En vez de ello, usan moléculas orgánicas con grupos funcionales polares; moléculas que se ensamblan con facilidad y se dividen en el interior acuoso de la célula.

Los **carbohidratos** son compuestos orgánicos que constan de carbono, hidrógeno y oxígeno en proporción 1:2:1. Las células usan distintos tipos de materiales estructurales como fuentes de energía instantánea. Los tres principales tipos de carbohidratos en los sistemas vivos son monosacáridos, oligosacáridos y polisacáridos.

Azúcares simples

La palabra “sacárido” proviene de la palabra en griego que significa azúcar. Los monosacáridos (una unidad de azúcar) son los carbohidratos más sencillos. Los monosacáridos comunes tienen una cadena principal de cinco o seis átomos de carbono, un grupo cetona o aldehído, y dos o más grupos hidroxilo. La mayoría de los monosacáridos son hidrosolubles, de modo que son transportados con facilidad por los entornos internos de todos los organismos.

Los azúcares que forman parte del ADN y el ARN son monosacáridos con cinco átomos de carbono. La glucosa (*izquierda*) tiene seis átomos de carbono. Las células emplean la glucosa como fuente de energía o material estructural. También es utilizada como un precursor o molécula original que



remodelan para formar otras moléculas. Por ejemplo, la vitamina C se deriva de la glucosa.

Carbohidratos de cadena corta

Un oligosacárido es una cadena corta de monosacáridos unidos covalentemente (*oligo-* significa unos cuantos). Por ejemplo, los disacáridos constan de dos monómeros de azúcar. La lactosa en la leche es un disacárido que tiene una unidad de glucosa y una unidad de galactosa. La sacarosa, el azúcar más abundante de la naturaleza, tiene una de glucosa y una de fructosa (figura 3.7). La sacarosa que se extrae del azúcar de caña o las remolachas es el azúcar de mesa. Los oligosacáridos con tres o más unidades de azúcar a menudo se encuentran unidos a lípidos o proteínas que tienen importantes funciones para la inmunidad.

Carbohidratos complejos

Los carbohidratos “complejos” o polisacáridos son cadenas rectas o ramificadas de muchos monómeros de azúcar, a menudo cientos o miles. Puede haber uno o varios tipos de monómeros en el polisacárido. Los polisacáridos más comunes son celulosa, glucógeno y almidón. Todos ellos constan de monómeros de glucosa, pero difieren en sus propiedades químicas. ¿Por qué? La respuesta comienza con diferencias en los patrones de enlaces covalentes que unen las unidades de glucosa (figura 3.8).

Por ejemplo, el patrón de enlace covalente del almidón hace que la molécula se enrolle como una escalera en espiral (figura 3.8b). El almidón no se disuelve fácilmente en agua, de modo que se resiste a la hidrólisis. Esta estabilidad es un motivo por el cual el almidón se emplea para almacenar energía química en el interior acuoso y lleno de enzimas de las células vegetales.

La mayoría de las plantas fabrica más glucosa de la que necesitan. Este exceso se almacena como almidón en las raíces, tallos y hojas. No obstante, por ser insoluble, el almidón no puede ser transportado fuera de las células y

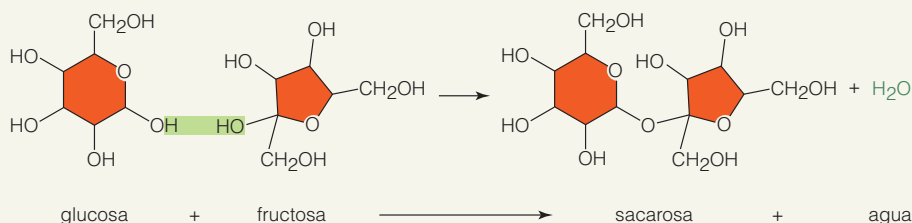
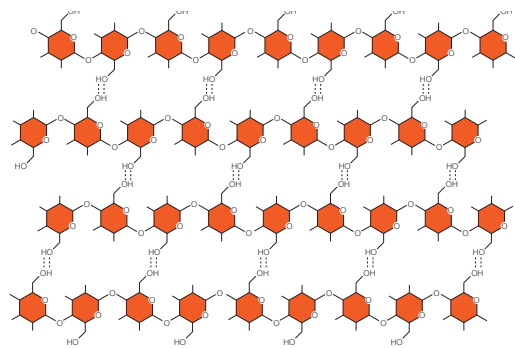
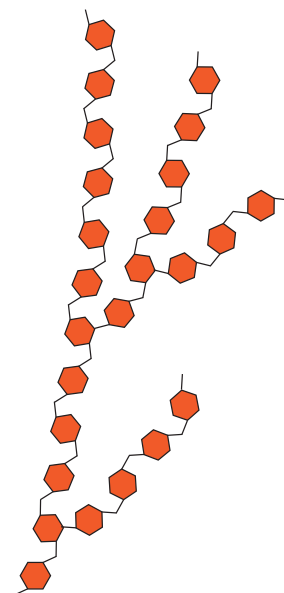
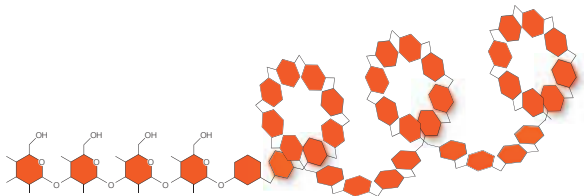


Figura 3.7 Animada La síntesis de una molécula de sacarosa es un ejemplo de reacción de condensación. El lector ya conoce la sacarosa: es el azúcar de mesa común.



a La celulosa es el componente estructural de las plantas. Hay cadenas de unidades de glucosa unidas entre sí por puentes de hidrógeno y muchos grupos —OH. Los puentes de hidrógeno estabilizan las cadenas en haces apretados que forman largas fibras. Muy pocos tipos de organismos pueden digerir este material resistente e insoluble.

b En la amilosa, un tipo de almidón, una serie de unidades de glucosa forman una cadena enrollada. El almidón es la principal reserva energética en las plantas que la almacenan en sus raíces, tallos, hojas, frutos y semillas (como el coco).



c El glucógeno. Este polisacárido, en los animales, tiene funciones de reservorio de energía. Es particularmente abundante en hígado y músculos de animales activos, incluyendo los seres humanos.

Figura 3.8 Estructura de (a) celulosa, (b) almidón y (c) glucógeno, y su ubicación típica en algunos organismos. Estos tres carbohidratos constan únicamente de unidades de glucosa, pero los distintos patrones de enlace que unen a las subunidades dan lugar a sustancias con propiedades muy diferentes.

distribuido a otras partes de la planta. Cuando los azúcares escasean, las enzimas hidrolíticas rompen los enlaces entre los monómeros de azúcar del almidón. Las células sintetizan el disacárido sacarosa a partir de las moléculas de glucosa liberadas. La sacarosa es soluble y se transporta fácilmente.

La celulosa, principal material estructural de las plantas, quizá sea la molécula orgánica más abundante en la biosfera. Las cadenas de glucosa se encuentran una junto a la otra (figura 3.8a). Los puentes de hidrógeno, entre las cadenas, las estabilizan formando haces resistentes y apretados. Las paredes de las células vegetales contienen largas fibras de celulosa. Como varillas de acero dentro de pilares de concreto reforzado, estas resistentes fibras permiten que los tallos de gran altura resistan al viento y a otras formas de estrés mecánico.

En los animales, el glucógeno es el azúcar de reserva equivalente al almidón en las plantas (figura 3.8c). Las células musculares y hepáticas lo almacenan. Cuando el nivel de azúcar en sangre desciende, las células hepáticas descomponen glucógeno y las subunidades liberadas de glucosa entran al torrente sanguíneo.

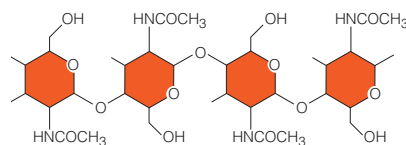


Figura 3.9 La quitina. Este polisacárido refuerza las partes duras de muchos animales pequeños, como los cangrejos.

La quitina es un polisacárido con grupos nitrogenados en sus diversos monómeros de glucosa (figura 3.9). La quitina refuerza las partes duras de muchos animales, incluyendo la cutícula externa de cangrejos, escarabajos y garrapatas. También refuerza la pared celular de muchos hongos.

Para repasar en casa

¿Qué son los carbohidratos?

- Las subunidades de carbohidratos simples (azúcares), ordenadas de distintos modos, forman varios tipos de carbohidratos complejos.
- Las células usan los carbohidratos como energía de almacenamiento o como materiales estructurales.

■ Los lípidos funcionan como la principal reserva de energía en el cuerpo y forman parte natural de la membrana celular.

Los **lípidos** son compuestos orgánicos grasos, aceitosos o cerosos, insolubles en agua. Muchos lípidos incorporan **ácidos grasos**: compuestos orgánicos simples que tienen un grupo carboxilo unido a una cadena principal de cuatro a 36 átomos de carbono (figura 3.10).

Grasas

Las **grasas** son lípidos que tienen uno, dos o tres ácidos grasos que cuelgan como colas de un pequeño alcohol llamado glicerol. La mayoría de las grasas neutras, como la mantequilla y los aceites vegetales, son **triglicéridos**, grasas que tienen tres colas de ácido graso unidas al glicerol (figura 3.11). Los triglicéridos son la fuente energética más abundante en el cuerpo de los vertebrados y la más rica. Gramo por gramo, los triglicéridos contienen el doble de energía que el glucógeno. Los triglicéridos se concentran en el tejido adiposo que aísla y amortigua diversas partes del cuerpo.

Las colas de ácido graso de las grasas saturadas sólo tienen enlaces covalentes simples. Las grasas animales tienden a permanecer sólidas a temperatura ambiente porque sus colas de ácidos grasos saturados se empacan de manera cercana. Las colas de ácidos grasos en las grasas no saturadas tienen uno o más enlaces dobles covalentes. Estos enlaces, tan rígidos en general, forman dobleces que impiden que las grasas insaturadas se empaquen de manera apretada (figura 3.12a). La mayoría de los aceites vegetales son insaturados, de modo que tienden a permanecer líquidos a temperatura ambiente. Los aceites vegetales parcialmente hidrogenados son una excepción. El doble enlace de estos ácidos grasos *trans* los mantiene rectos. Las grasas *trans* tienen empaquetamiento apretado, de modo que son sólidos a temperatura ambiente (figura 3.12b).

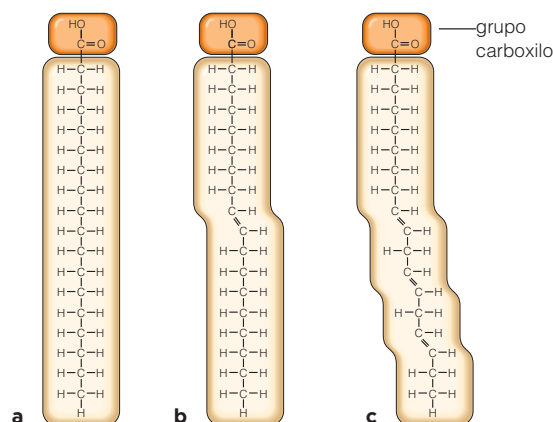
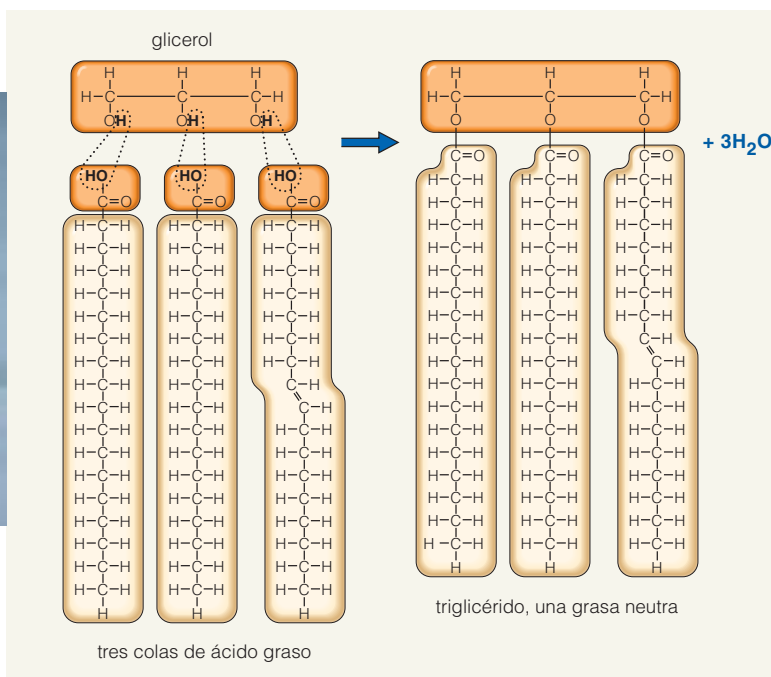


Figura 3.10 Ejemplo de ácidos grasos (a) La cadena principal de ácido esteárico está totalmente saturada de átomos de hidrógeno. (b) El ácido oléico, con un doble enlace en su cadena principal, es insaturado. (c) El ácido linolénico también es insaturado y tiene tres dobleces. El primer doble enlace está en el tercer carbono del extremo de la cola, de modo que el ácido oléico se llama ácido graso omega-3. Los ácidos grasos omega-3 y omega-6 son “ácidos grasos esenciales”. El cuerpo no los fabrica, de modo que deben obtenerse de los alimentos.



Figura 3.11 Animada Formación de triglicérido por condensación de tres ácidos grasos con una molécula de glicerol. En la fotografía se muestran pingüinos emperador aislados por triglicéridos durante una tormenta en la Antártida.



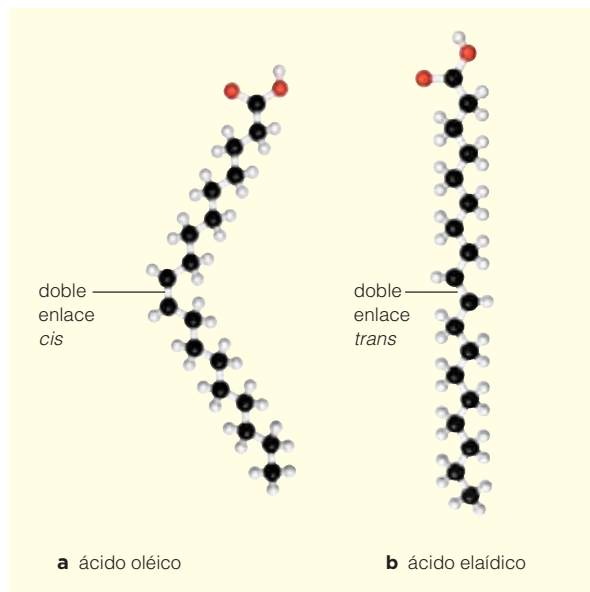


Figura 3.12 La única diferencia entre (a) el ácido oléico (un ácido graso *cis*) y (b) el ácido eláidico (un ácido graso *trans*) es el ordenamiento de hidrógenos en torno a un doble enlace. Los ácidos grasos *trans* se forman durante los procesos de hidrogenación química.

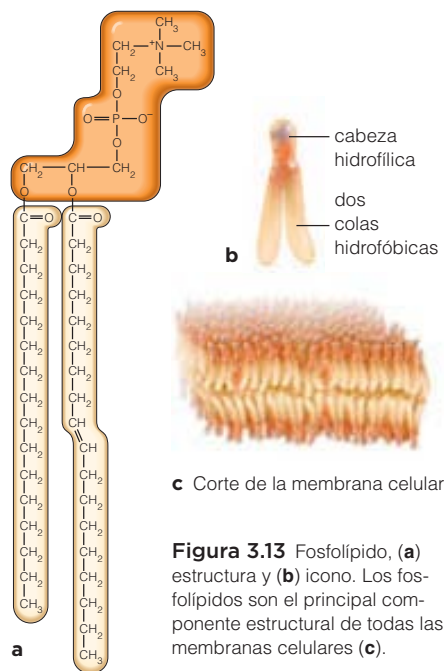
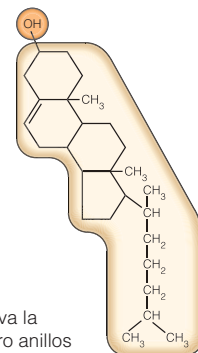


Figura 3.13 Fosfolípido, (a) estructura y (b) icono. Los fosfolípidos son el principal componente estructural de todas las membranas celulares (c).

Figura 3.14 A la derecha, colesterol. Observa la cadena rígida de carbonos que contiene cuatro anillos de carbono.



Fosfolípidos

Los **fosfolípidos** tienen una cabeza polar con un grupo fosfato y dos colas de ácido graso no polares. Son los lípidos más abundantes en las membranas celulares formadas de dos capas de fosfolípidos (figura 3.13a-c). Las cabezas de una capa están disueltas en el interior acuoso de la célula y las colas de la otra capa están disueltas en los alrededores líquidos de la célula. Todas las colas hidrofílicas forman un emparedado entre las cabezas. Describiremos la estructura de la membrana y su funcionamiento en los capítulos 4 y 5.

Ceras

Las **ceras** son mezclas complejas y variables de lípidos con colas largas de ácidos grasos enlazadas a alcoholes de cadena larga o anillos de carbono. Las moléculas tienen empaquetamiento muy cercano, de modo que la sustancia resultante es firme y repelente al agua. Las ceras de la cutícula que recubre las superficies expuestas de las plantas ayudan a restringir las pérdidas de agua y mantienen alejados a los parásitos y otras plagas. Otros tipos de ceras protegen, lubrican y suavizan la piel y el pelo. Las ceras, junto con las grasas y los ácidos grasos, hacen que las plumas sean impermeables. Las abejas almacenan miel y crían a sus nuevas generaciones en un panal formado de cera de abeja.



El colesterol y otros esteroides

Los **esteroides** son lípidos con una cadena principal rígida de cuatro anillos de carbono y sin colas de ácidos grasos. Difieren en el tipo, número y posición de los grupos funcionales que contienen. Todas las membranas de células eucariontes contienen esteroides. En los tejidos animales, el colesterol es el esteroide más común (figura 3.14). El colesterol se remodela para dar muchas moléculas, como las sales biliares (que ayudan a digerir las grasas) y la vitamina D (necesaria para mantener fuertes los huesos y dientes). Las hormonas esteroides se derivan del colesterol. Los estrógenos y la testosterona, hormonas que rigen la reproducción y los caracteres sexuales secundarios son algunos ejemplos (figura 3.5).

Para repasar en casa

¿Qué son los lípidos?

- Los lípidos son compuestos orgánicos aceitosos, cerosos o grasos. Se resisten a disolverse en agua. Las principales clases de lípidos son los triglicéridos, los fosfolípidos, las ceras y los esteroides.
- Los triglicéridos funcionan como reservorios de energía en los vertebrados.
- Los fosfolípidos son el principal componente de las membranas celulares.
- Las ceras son componentes de secreciones impermeabilizantes y lubricantes.
- Los esteroides son componentes de las membranas celulares y precursores de muchas otras moléculas.

- Las proteínas son las moléculas biológicas más diversas.
- Las células sintetizan miles de distintas proteínas uniendo aminoácidos en diferente orden.
- Conexión con El enlace covalente 2.4.

Proteínas y aminoácidos

Una **proteína** es un compuesto orgánico formado de una o más cadenas de aminoácidos. Un **aminoácido** es un pequeño compuesto orgánico que tiene un grupo amino, un grupo carboxilo (el ácido), y uno o más átomos llamados en conjunto “grupo R”. De manera típica, estos grupos están unidos con un mismo átomo de carbono (figura 3.15). En agua, los grupos funcionales se ionizan: el grupo amino queda como —NH_3^+ y el grupo carboxilo como —COO^- .

De todas las moléculas biológicas, las proteínas son las más diversas. Las proteínas estructurales son parte de las telarañas, las plumas, las pezuñas, el cabello y muchas otras partes del cuerpo. Las de tipo nutritivo abundan en alimen-

tos como semillas y huevos. La mayoría de las enzimas son proteínas. Las proteínas desplazan a otras sustancias, ayudan a las células a comunicarse y defienden al cuerpo. De manera sorprendente, las células pueden sintetizar miles de diversas proteínas a partir de sólo 20 tipos de aminoácidos. Las estructuras completas de estos 20 aminoácidos se muestran en el apéndice V.

La síntesis de proteínas consiste en el enlace de aminoácidos para formar cadenas llamadas **polipéptidos**. Para cada tipo de proteína, las instrucciones codificadas en el ADN especifican el orden en el cual se unirá cualesquiera de los 20 tipos de aminoácidos en distintos sitios de la cadena. Mediante una reacción de condensación, el grupo amino de un aminoácido se une con el grupo carboxilo del siguiente, formando un enlace peptídico (figura 3.16).

Niveles de estructura protéica

Cada tipo de proteína tiene una secuencia única de aminoácidos, la cual se conoce como estructura primaria de la proteína (figura 3.17a). La estructura secundaria surge a medida que la cadena se enrolla, se dobla, forma asas o pliegues. Los puentes de hidrógeno entre aminoácidos hacen que tramos de la cadena de polipéptido formen una placa o se enrollen formando una hélice similar a una escalera en espiral (figura 3.17b). La estructura primaria de cada tipo de proteína es distintiva, pero se observan patrones similares de asas y placas en la mayoría de las proteínas.

Del mismo modo que una liga muy enrollada recupera su forma original, las asas, placas y giros de la proteína se pliegan aún más, formando dominios compactos. Un “dominio” es una parte de la proteína organizada como unidad estructuralmente estable. Dichas unidades constituyen la estructura terciaria de la proteína, su tercer nivel de organización. Gracias a la estructura terciaria, la proteína

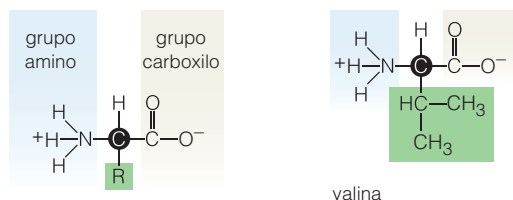
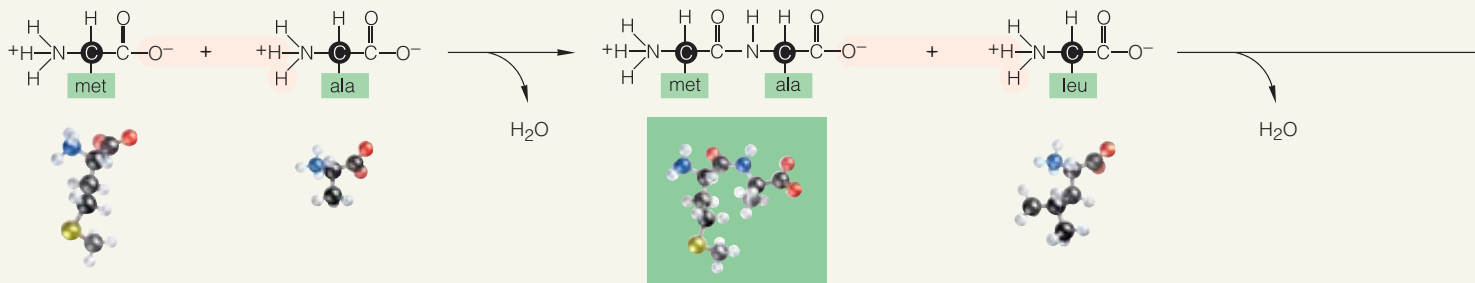


Figura 3.15 Estructura general de los aminoácidos y un ejemplo. Los recuadros verdes ilustran los grupos R. En el apéndice V se incluyen modelos de los 20 aminoácidos más comunes.



A El ADN codifica el orden de los aminoácidos en una nueva cadena de polipéptido. La metionina (met) es de manera típica el primer aminoácido.

B Por una reacción de condensación, se forma un enlace peptídico entre la metionina y el siguiente aminoácido, alanina (ala) en este ejemplo. La leucina (leu) es la que sigue. Hay que tener en cuenta la polaridad, la carga y otras propiedades de los grupos funcionales que quedan como vecinos en la cadena en crecimiento.

Figura 3.16 Animada Ejemplos de formación de enlace peptídico. En el capítulo 14 estudiaremos más ampliamente la síntesis protéica.

es una molécula funcional. Por ejemplo, los dominios con forma de barril de algunas proteínas, forman túneles que atraviesan las membranas (figura 3.17c).

Muchas proteínas también tienen un cuarto nivel de organización, o estructura cuaternaria. Constan de dos o más cadenas de polipéptido enlazadas o en asociación cercana (figura 3.17d). La mayoría de las enzimas y muchas otras proteínas son globulares, con varias cadenas de polipéptido plegadas en formas aproximadamente esféricas. La hemoglobina, que describiremos más adelante, es un ejemplo.

Las enzimas a menudo unen oligosacáridos lineales o ramificados a las cadenas de polipéptido, formando glucoproteínas como las que imparten identidad molecular singular a un tejido, o al cuerpo.

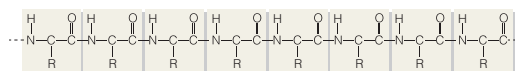
Algunas proteínas se incorporan a estructuras mucho más grandes, con sus cadenas polipeptídicas organizadas en filamentos o láminas. Algunas de estas proteínas fibrosas contribuyen a la estructura y organización de células y tejidos. Un ejemplo es la queratina de las uñas. Otras proteínas fibrosas, como la actina y los filamentos de miosina de las células musculares, forman parte de los mecanismos que ayudan a las células y a las partes de la célula a moverse.

Para repasar en casa

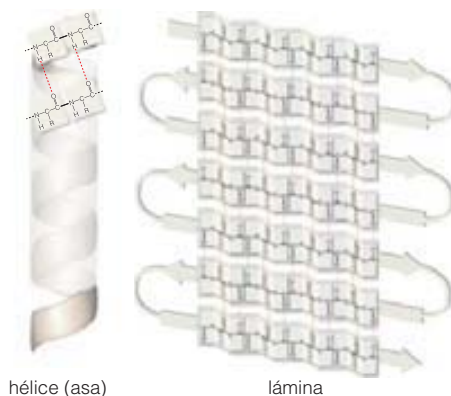
¿Qué son las proteínas?

- Las proteínas constan de cadenas de aminoácidos. El orden de los aminoácidos en la cadena polipeptídica dicta el tipo de proteína.
- Las cadenas de polipéptido se enrollan y pliegan formando asas, láminas y hélices que se pliegan y empaquetan formando dominios funcionales.

a Estructura primaria de la proteína. Aminoácidos enlazados formando una cadena polipeptídica.



b Estructura secundaria de la proteína. Un arreglo enrollado (helicoidal) o similar a una lámina se mantiene en su sitio gracias a los puentes de hidrógeno (*líneas punteadas*) entre diferentes partes de la cadena de polipéptido.



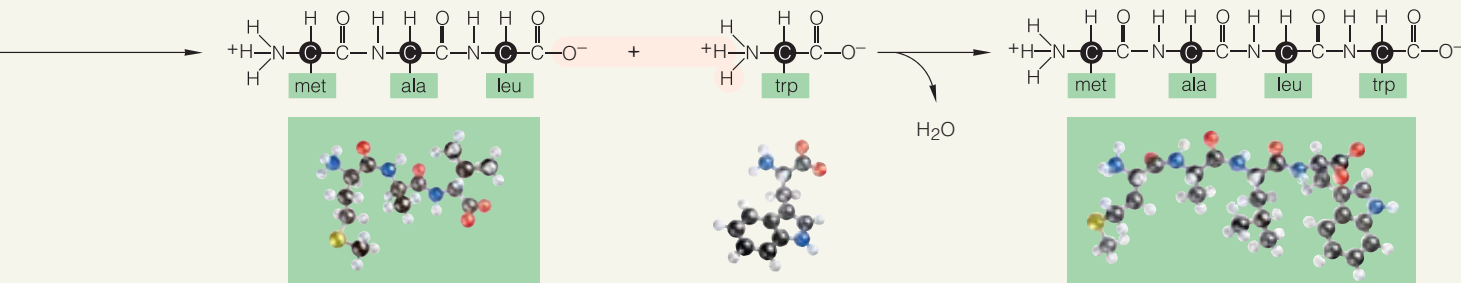
c Estructura terciaria de las proteínas. Las asas, las láminas, o ambas, se pliegan y giran dando lugar a dominios funcionales estables con forma de barriles o bolsillos.



d Estructura cuaternaria de las proteínas: dos o más cadenas polipeptídicas se asocian para formar una molécula.



Figura 3.17 Cuatro niveles de la organización estructural de una proteína.



C Se forma un enlace peptídico entre alanina y leucina. A continuación se une el triptófano (trp). La cadena comienza a enrollarse y plegarse, a medida que los átomos giran en torno a algunos enlaces y atraen o repelen a sus vecinos.

D La secuencia de subunidades de aminoácido en esta cadena de péptido recién formada es ahora met-alu-leu-trp. El proceso puede continuar hasta que haya cientos o miles de aminoácidos en la cadena.

- Cuando la estructura de una proteína es incorrecta, también su funcionamiento se altera.
- Conexiones con Herencia 1.2. Ácidos y bases 2.6.

Basta un aminoácido incorrecto...

En ocasiones la secuencia de aminoácidos de una proteína se modifica con consecuencias drásticas. Emplearemos como ejemplo la hemoglobina. A medida que la sangre se desplaza por los pulmones, la hemoglobina de los eritrocitos se une con el oxígeno y después lo cede en regiones del cuerpo donde los niveles de oxígeno son bajos. Tras ceder oxígeno a los tejidos, la sangre circula de regreso a los pulmones, donde la hemoglobina de los eritrocitos se enlaza con más oxígeno.

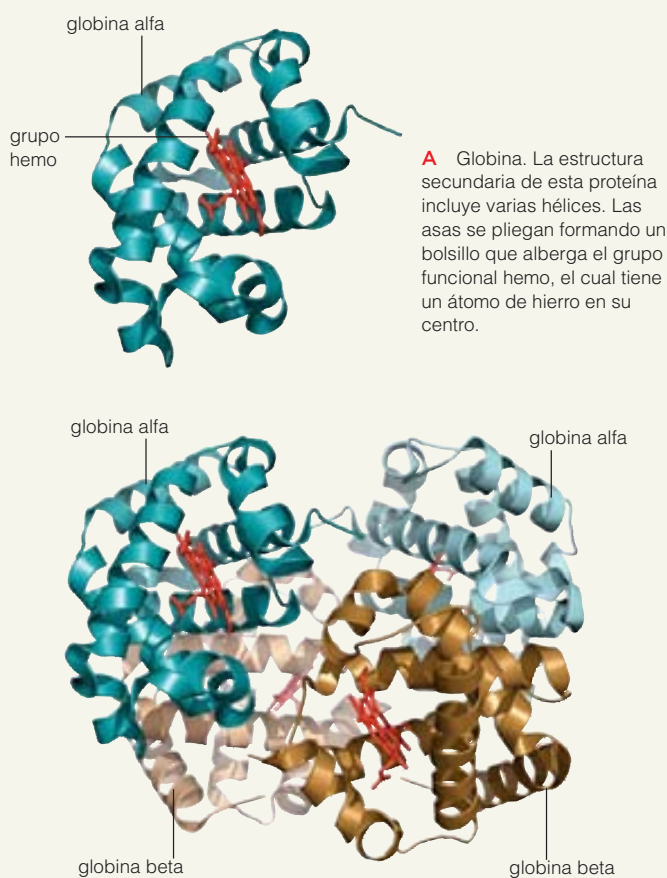


Figura 3.18 Animada. Globina y hemoglobina (a) La globina, una cadena polipeptídica retorcida que alberga el grupo funcional hemo, el cual tiene un átomo de hierro. (b) La hemoglobina, una proteína para transporte de oxígeno en los eritrocitos.

Las propiedades de enlace de oxígeno de la hemoglobina dependen de su estructura. Cada una de las cuatro cadenas de globina de la proteína forma un bolsillo que alberga un grupo hemo, el cual contiene hierro (figuras 3.3 y 3.18). Una molécula de oxígeno puede enlazarse con cada grupo hemo en una proteína de hemoglobina.

La globina existe en dos formas ligeramente distintas, la globina alfa y la globina beta. En los humanos adultos, dos moléculas de cada forma se pliegan para dar lugar a una molécula de hemoglobina. El ácido glutámico con carga negativa normalmente es el sexto aminoácido en la cadena de globina beta, pero una mutación del ADN en ocasiones coloca un aminoácido distinto, la valina, en sexta posición (figura 3.19a,b). La valina carece de carga.

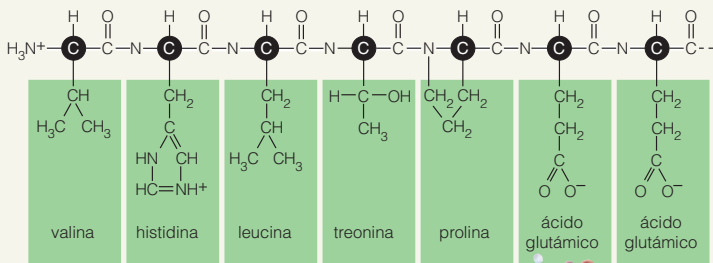
Como resultado de esa sustitución, una pequeña región de la proteína cambia de polar a no polar, lo cual a su vez ocasiona que el comportamiento de la proteína cambie levemente. La hemoglobina alterada de este modo se llama HbS. En algunas condiciones, las moléculas de HbS forman haces grandes estables con forma de bastón. Los eritrocitos que contienen estos haces se distorsionan en forma de falses (figura 3.19c). Las células falciformes tienden a taponear los vasos sanguíneos pequeños alterando la circulación sanguínea.

Los humanos tienen dos genes para globina beta, uno heredado de cada uno de los padres. (Los genes son unidades del ADN que codifican proteínas). Las células emplean ambos genes para fabricar globina beta. Cuando uno de los genes de la persona es normal y el otro tiene la mutación de valina, fabricará suficiente hemoglobina normal para sobrevivir, pero no la suficiente para estar totalmente saludable. Algunas personas con dos genes de globina mutado, sólo pueden fabricar hemoglobina HbS y el resultado es la anemia falciforme, un trastorno genético severo (figura 3.19d).

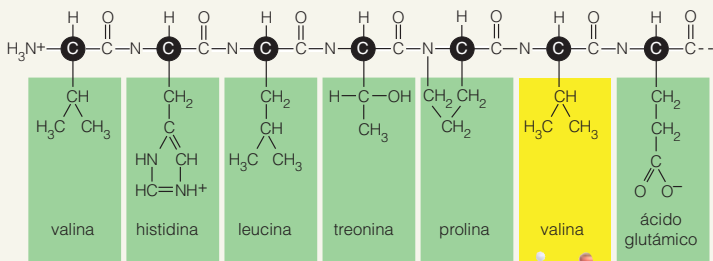
Proteínas desintegradas: desnaturalización

La forma de una proteína define su actividad biológica: la globina alberga al grupo hemo, una enzima acelera una reacción, y un receptor responde a alguna señal. Estas (y todas las demás) proteínas funcionan siempre y cuando permanezcan enroscadas, plegadas y empacadas en sus formas tridimensionales correctas. El calor, los cambios de pH, las sales y los detergentes pueden alterar los puentes de hidrógeno que mantienen la forma de la proteína. En ausencia de los enlaces que los mantienen en su forma tridimensional, las proteínas y otras moléculas biológicas de gran tamaño, se **desnaturalizan**: pierden su forma y dejan de funcionar correctamente.

Consideremos la albúmina, una proteína de la clara de huevo. Al cocer los huevos, el calor no altera los enlaces covalentes de la estructura primaria de la albúmina, pero destruye los puentes de hidrógeno más débiles de la albúmina, y por lo tanto la proteína se despliega. Cuando la clara de huevo traslúcida se torna opaca, sabemos que la albúmina se ha alterado. En algunas proteínas la desnaturalización puede invertirse cuando las condiciones normales



A Secuencia normal de aminoácidos al comienzo de la cadena beta de la hemoglobina.



B La sustitución de uno de los aminoácidos da lugar a una cadena beta anormal en las moléculas de HbS. El sexto aminoácido de estas cadenas es la valina y no el ácido glutámico.

C El ácido glutámico tiene una carga negativa, mientras que la valina no tiene carga. Esta diferencia de cargas en la proteína provoca un comportamiento distinto. A niveles bajos de oxígeno, las moléculas de HbS se pegan entre sí formando haces con forma de bastón que distorsionan los eritrocitos que normalmente son redondos, dándoles forma de falciforme. (Un falciforme es una herramienta agrícola que tiene forma de luna creciente.)



D Melba Moore es una celebridad que trabaja a favor de organizaciones para anemia falciforme. A la *derecha*. Gama de síntomas de una persona que presenta dos genes mutados de la cadena beta de la hemoglobina.

Agrupamiento de células en la sangre

Problemas circulatorios, daño cerebral, pulmonar, cardíaco, al músculo esquelético, al intestino y a los riñones

Insuficiencia cardíaca, parálisis, neumonía, reumatismo, dolor intestinal, insuficiencia renal

El bazo concentra las células falciformes

Aumento de tamaño del bazo

Sistema inmune comprometido

Destrucción rápida de células falciformes

Anemia, que provoca debilidad, fatiga, alteraciones del desarrollo, dilatación de las cámaras cardíacas

Alteración del funcionamiento cerebral, insuficiencia cardíaca

Figura 3.19 Animada. Base molecular de la anemia falciforme y síntomas de la misma. En la sección 18.6 se exploran las presiones evolutivas y ecológicas que preservan este trastorno genético en las poblaciones humanas.

regresan, pero la albúmina no es una de ellas pues no hay manera de que un huevo cocido vuelva a estar crudo.

La estructura de la proteína dicta sus funciones. Las enzimas, hormonas, transportadores, la hemoglobina; todas estas proteínas son críticas para la supervivencia del ser. Sus cadenas de polipéptido enrolladas, torcidas y plegadas, forman anclas, barriles que abarcan la membrana o quijadas, que atacan a proteínas extrañas al cuerpo. Las mutaciones pueden alterar las cadenas lo suficiente para bloquear o aumentar sus funciones de anclaje, transporte o defensa, y en ocasiones las consecuencias son terribles. Sin embargo, estos cambios también dan lugar a variación en los caracteres que constituyen la materia prima de la evo-

lución. Aprende acerca de la estructura de las proteínas y lograrás comprender mejor las ricas expresiones normales y anormales de los seres vivos.

Para repasar en casa

¿Por qué es importante la estructura de las proteínas?

- Las funciones de una proteína dependen de su estructura.
- Las mutaciones que alteran la estructura de una proteína, también pueden alterar sus funciones.
- La forma de la proteína se altera cuando los puentes de hidrógeno se destruyen.

3.7 Ácidos nucleicos

- Los nucleótidos son subunidades de ADN y ARN. Algunos desempeñan papeles en el metabolismo.
- Enlaces con Herencia 1.2, Diversidad 1.4, Puentes de hidrógeno 2.4.

Los **nucleótidos** son pequeñas moléculas orgánicas, y diversos tipos de ellas tienen funciones de portadores de energía, ayudantes enzimáticos, mensajeros químicos y subunidades del ADN y el ARN. Cada nucleótido consta de un azúcar con un anillo de cinco carbonos, enlazado a una base nitrogenada y uno o más grupos fosfato.

El nucleótido **ATP** (adenosin trifosfato) tiene una fila de tres grupos fosfato unidos al azúcar (figura 3.20). El ATP transfiere su grupo fosfato más externo a otras moléculas, y así las prepara a reaccionar. Explicaremos dichas transferencias de grupo fosfato y su importante papel metabólico en el capítulo 5.

Los **ácidos nucleicos** son polímeros: cadenas de nucleótidos en los cuales el azúcar de un nucleótido está unido con el grupo fosfato del siguiente. Un ejemplo es el **ARN**, o ácido ribonucleico, nombrado por el azúcar ribosa de sus nucleótidos componentes. El ARN consta de cuatro tipos de monómeros de nucleótidos, uno de ellos es el ATP. Las moléculas de ARN son importantes en la síntesis proteica, que discutiremos más ampliamente en el capítulo 14.

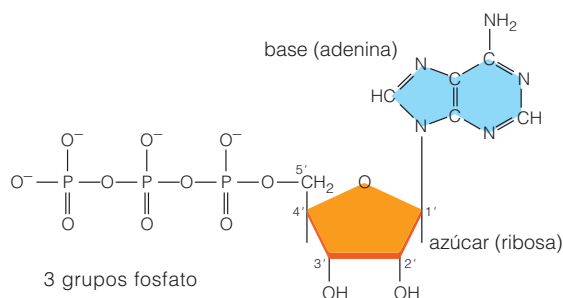


Figura 3.20 Estructura del ATP.

El **ADN**, o ácido desoxirribonucleico, es otro tipo de ácido nucleico nombrado por el azúcar desoxirribosa de los nucleótidos que lo componen (figura 3.21). Una molécula de ADN consta de dos cadenas de nucleótidos enrolladas formando una doble hélice. Los puentes de hidrógeno entre los cuatro tipos de nucleótidos mantienen unidas las dos cadenas de ADN (figura 3.22).

Cada célula inicia su vida con ADN heredado de la célula madre. El ADN contiene toda la información necesaria para construir una nueva célula y, en el caso de los

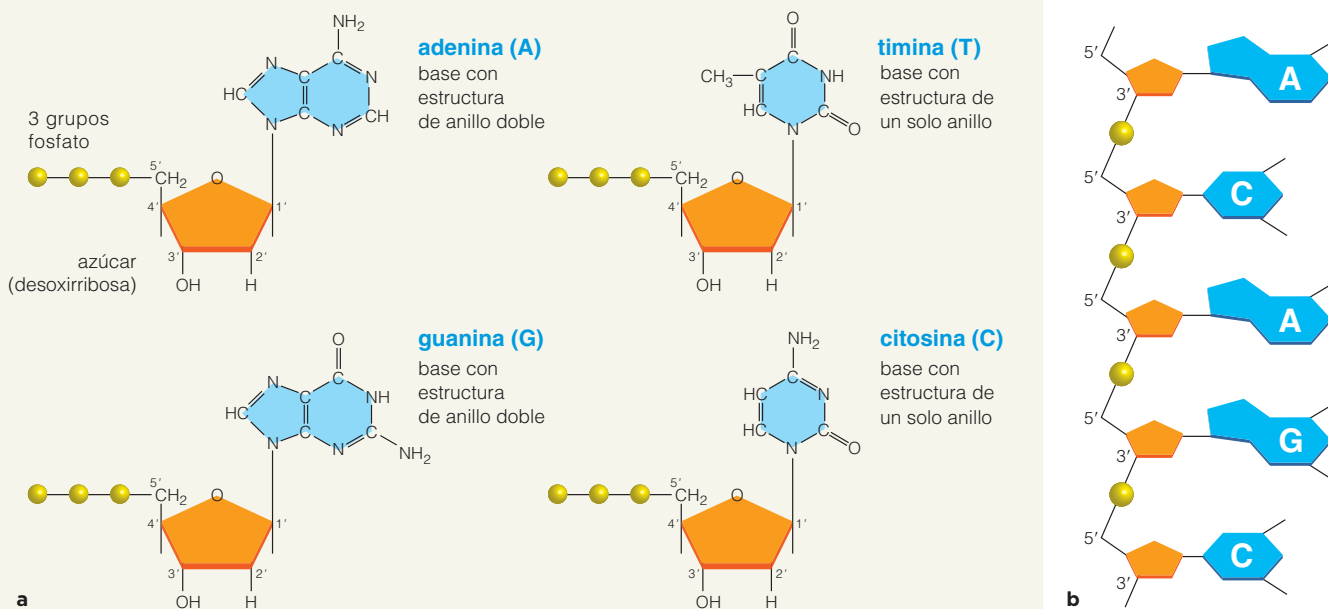


Figura 3.21 Animada (a) Nucleótidos del ADN. Los cuatro tipos de nucleótidos del ADN difieren sólo en la base componente de la cual derivan su nombre. Los átomos de carbono de los anillos de azúcar de los nucleótidos se numeran como se muestra. Esta convención numérica nos permite determinar la orientación de una cadena de nucleótidos como se indica en (b).

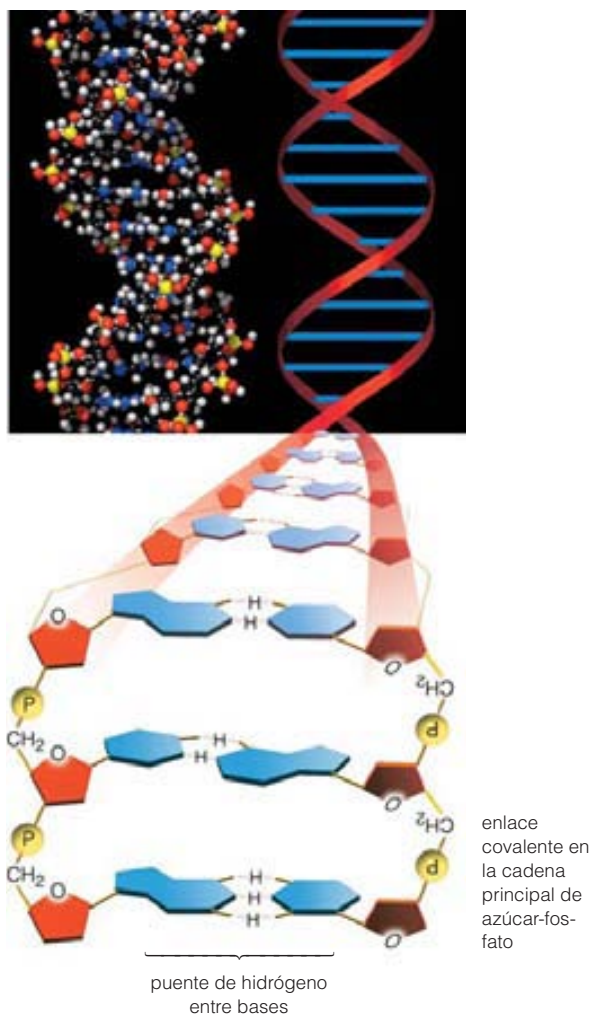


Figura 3.22 Modelos de la molécula de ADN.

organismos multicelulares, todo un individuo. La célula usa el orden de bases nucleótidos en su ADN (la secuencia del ADN) para construir ARN y proteínas. Partes de las secuencias son idénticas o casi idénticas en todos los organismos. Otras partes son características de la especie o inclusive del individuo. En el capítulo 13 estudiaremos más ampliamente la estructura y funcionamiento del ADN.

Para repasar en casa

¿Qué son los nucleótidos y los ácidos nucleicos?

- Diversos nucleótidos son monómeros de los ácidos nucleicos ADN y ARN, coenzimas, transportadores de energía y mensajeros.
- La secuencia de nucleótidos del ADN codifica la información hereditaria.
- Diferentes tipos de ARN desempeñan papeles en los procesos por los cuales la célula emplea la información hereditaria de su ADN.

Resumen

Sección 3.1 En las condiciones actuales en la naturaleza, sólo las células vivas sintetizan las moléculas de la vida: carbohidratos complejos y lípidos, proteínas y ácidos nucleicos.

Las moléculas de la vida difieren, pero todas ellas son compuestos **orgánicos**, formadas principalmente por átomos de carbono e hidrógeno. Los átomos de carbono pueden enlazarse covalentemente hasta con otros cuatro átomos. Las moléculas de la vida contienen largas cadenas de carbono o anillos como cadenas principales.

Sección 3.2 Los **grupos funcionales** unidos a la cadena principal de carbono influyen en las funciones de los compuestos orgánicos. En la tabla 3.2 (página siguiente) se resumen las moléculas de la vida y sus funciones. Por el proceso del **metabolismo**, las células adquieren y emplean energía para sintetizar, reordenar y descomponer compuestos orgánicos.

Las reacciones enzimáticas comunes en el metabolismo incluyen la **condensación**, por la cual se fabrican **polímeros** a partir de pequeños **monómeros**, y la **hidrólisis**, en la cual se descomponen moléculas para dar lugar a otras más pequeñas.

■ Usa la interacción de CengageNOW para explorar los grupos funcionales, la condensación y la hidrólisis.

Sección 3.3 Las células usan **carbohidratos** como fuente de energía, formas de energía transportable o almacenable, y material estructural. Los oligosacáridos y polisacáridos son polímeros de monómeros de monosacárido.

■ Usa la interacción de CengageNOW para ver cómo se forma la sacarosa por condensación de glucosa y fructosa.

Sección 3.4 Los **lípidos** son moléculas no polares grasosas y aceitosas, a menudo con una o más colas de **ácido graso** e incluyen los **triglicéridos** y otras **grasas**. Los **fosfolípidos** son el principal componente estructural de las membranas celulares. Las **ceras** son parte de secreciones, impermeabilizantes y lubricantes; los **esteroides** son precursores de otras moléculas.

■ Usa la interacción de CengageNOW para ver cómo se forma un triglicérido por condensación.

Sección 3.5 Las **proteínas** son las moléculas más diversas de los seres vivos. La estructura protéica se inicia como una secuencia lineal de **aminoácidos** llamados cadena **polipeptídica** (estructura primaria). Esta cadena forma láminas y hélices (estructura secundaria) que pueden empacarse para formar dominios funcionales (estructura terciaria). Muchas proteínas, incluyendo la mayoría de las enzimas, constan de dos o más cadenas (estructura cuaternaria). Las proteínas fibrosas se agregan aún más formando largos filamentos o láminas.

■ Usa la interacción de CengageNOW para explorar la estructura de los aminoácidos y aprender cómo se forma un enlace peptídico.

■ Lee el artículo InfoTrac "Plegamiento Correcto e Incorrecto de las Proteínas" de David Gossard, American Scientist, septiembre 2002.

Sección 3.6 La estructura de una proteína dicta su función. En ocasiones, una mutación del ADN da lugar a sustituciones de aminoácidos que alteran la estructura de la proteína lo suficiente como para comprometer su función. Las enfermedades genéticas como la anemia falciforme se producen así.

Los cambios de pH o la temperatura y la exposición al detergente o a las sales pueden alterar los abundantes puentes

Varios países están más adelantados en la restricción del uso de grasas *trans* en los alimentos que Estados Unidos. En 2004, Dinamarca aprobó una ley que prohíbe la importación de alimentos que contengan aceites vegetales parcialmente hidrogenados. Las papas fritas y los nuggets de pollo que importan los daneses de Estados Unidos, casi no contienen grasas *trans*; sin embargo, este mismo tipo de alimentos para consumidores estadounidenses contiene de 5 a 10 g de grasas *trans* por porción.

¿Por qué opción votarías?

Nueva York fue la primera ciudad estadounidense que prohibió las grasas *trans* en los alimentos de los restaurantes. ¿Se debería prohibir en su totalidad el uso de grasas *trans* en los alimentos? Ve más detalles en CengageNOW y vota en línea.



de hidrógeno y otras interacciones moleculares que mantienen unida la proteína en su forma tridimensional. Cuando la proteína se despliega y pierde esta forma tridimensional (se **denaturaliza**), también pierde su función.

■ Usa la interacción de CengageNOW para aprender más sobre la estructura de la hemoglobina y la mutación de las células falciformes.

Sección 3.7 Los **nucleótidos** son pequeñas moléculas orgánicas que constan de un azúcar enlazado con tres grupos fos-

fato y una base nitrogenada. El **ATP** transfiere grupos fosfatos a muchos tipos de moléculas. Otros nucleótidos son las coenzimas y los mensajeros químicos. El **ADN** y el **ARN** son **ácidos nucleicos**, cada uno de ellos compuesto de cuatro tipos de nucleótidos. El ADN codifica la información hereditaria de las proteínas celulares y sus ARN. Los diferentes ARN interactúan con el ADN y entre sí para llevar a cabo la síntesis protéica.

■ Usa la interacción de CengageNOW para explorar el ADN.

Tabla 3.2 Resumen de las principales moléculas orgánicas en los seres vivos

Categoría	Principales subcategorías	Algunos ejemplos y sus funciones	
CARBOHIDRATOS ... contienen un grupo aldehído o cetona y uno o más grupos hidroxilo.	Monosacáridos Azúcares simples.	Glucosa	Fuente de energía.
	Oligosacáridos Carbohidratos de cadena corta.	Sacarosa	La forma más común de azúcar.
	Polisacáridos Carbohidratos complejos.	Almidón, glucógeno	Almacenamiento de energía.
		Celulosa	Papel estructural.
LÍPIDOS ... son principalmente hidrocarburos, generalmente no se disuelven en agua pero sí se disuelven en sustancias no polares, como alcoholes u otros lípidos.	Glicéridos Cadena principal de glicerol con una, dos o tres colas de ácido graso (p.ej., los triglicéridos).	Grasas (p. ej., la mantequilla), aceites (p. ej., aceite de maíz).	Almacenamiento de energía.
	Fosfolípidos Cadena principal de glicerol, grupo fosfato y otro grupo polar; a menudo dos ácidos grasos.	Lecitina	Componente clave de las membranas celulares.
	Ceras Alcohol con colas de ácido graso de cadena larga.	Ceras de la cutina	Conservación de agua en las plantas.
	Esteroides Anillos de cuatro carbonos, el número, la posición y el tipo de grupos funcionales difiere.	Colesterol	Componente de las membranas de células animales, precursor de muchos esteroides, vitamina D.
PROTEÍNAS ... están formadas por una o más cadenas polipeptídicas, cada una hasta con varios miles de aminoácidos enlazados covalentemente.	Proteínas principalmente fibrosas Largos filamentos o láminas de cadenas polipeptídicas, a menudo son resistentes e impermeables.	Queratina	Componente estructural de pelo y uñas.
		Colágeno	Componente del tejido conectivo.
		Miosina, actina	Componentes funcionales de los músculos.
	Proteínas principalmente globulares Una o más cadenas polipeptídicas dobladas en forma globular. Desempeñan muchos papeles en la actividad de la célula.	Enzimas	Incrementan considerablemente la velocidad de las reacciones.
		Hemoglobina	Transporte de oxígeno.
		Insulina	Controla el metabolismo de la glucosa.
		Anticuerpos	Defensas inmunes.
	Fosfatos de adenosina	ATP	Transportador de energía.
		cAMP	Mensajero de regulación hormonal.
ÁCIDOS NUCLEICOS Y NUCLEÓTIDOS ... son cadenas de unidades (o unidades individuales) cada una de las cuales consta de un azúcar de cinco carbonos, un grupo fosfato y una base nitrogenada.	Coenzimas nucleótidos	NAD ⁺ , NADP ⁺ , FAD	Transferencia de electrones, protones (H ⁺) de un sitio de reacción a otro.
	Ácidos nucleicos Cadenas de nucleótidos.	ADN, ARN	Almacenamiento, transmisión, traducción de información genética.

Ejercicio de análisis de datos

El colesterol no se disuelve en sangre, de modo que es transportado en el torrente sanguíneo por agregados de lípidos y proteínas llamados lipoproteínas. Las lipoproteínas tienen estructura variable. Las lipoproteínas de baja densidad (LDL) transportan el colesterol a tejidos corporales como las paredes arteriales, donde forma depósitos que ponen en peligro la salud. El LDL a menudo se llama colesterol “malo”. Las lipoproteínas de alta densidad (HDL) llevan al colesterol de los tejidos al hígado para que sea desechado. A menudo se llaman colesterol “bueno”.

En 1990, R. P. Mensink y M. B. Katan publicaron un estudio donde probaron los efectos de diferentes grasas de la dieta sobre los niveles de lipoproteína en sangre. Sus resultados se muestran en la figura 3.23.

1. ¿En qué grupo fue más alto el nivel de colesterol LDL (colesterol “malo”)?
2. ¿En qué grupo fue más bajo el nivel de colesterol HDL (colesterol “bueno”)?
3. El aumento de riesgo de enfermedades cardíacas se ha correlacionado con el incremento de las proporciones de colesterol LDL respecto a colesterol HDL, ¿En qué grupo fue más alta la proporción? Clasifica las tres dietas según su efecto potencial sobre la salud cardiovascular.

	Principales grasas de las dietas			nivel óptimo
	ácidos grasos <i>cis</i>	ácidos grasos <i>trans</i>	grasas saturadas	
LDL	103	117	121	<100
HDL	55	48	55	>40
proporción	1.87	2.43	2.2	<2

Figura 3.23 Efecto de la dieta sobre los niveles de lipoproteínas. Los investigadores proporcionaron a 59 varones y mujeres una dieta en la cual 10% de su ingesta energética diaria consistía de ácidos grasos *cis*, ácidos grasos *trans* o grasas saturadas. Midieron los niveles sanguíneos de LDL y HDL después de tres semanas. Se muestra un promedio de los resultados en mg/dL (miligramos por decilitros). Todos los sujetos fueron sometidos a periodos con cada una de las dietas. También se muestra la proporción de LDL respecto a HDL.

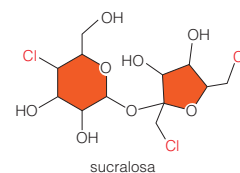
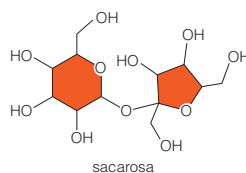
Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. Cada átomo de carbono puede compartir pares de electrones hasta con _____ átomos adicionales.
2. Los azúcares son un tipo de _____.
3. _____ es un azúcar simple (un monosacárido).
a. La glucosa c. La ribosa e. tanto a como b
b. La sacarosa d. La quitina f. tanto a como c
4. A diferencia de las grasas saturadas, las colas de ácido graso de las grasas no saturadas incorporan uno o más _____.
5. Di si la siguiente información es cierta o falsa: A diferencia de las grasas saturadas, todas las grasas insaturadas son benéficas para la salud porque las colas de sus ácidos grasos se doblan impidiendo el empaquetamiento cercano.
6. Los esteroides se encuentran entre los lípidos que no tienen _____.
7. ¿Cuál de los siguientes es un tipo de moléculas que abarca todas las demás moléculas que se mencionan?
a. triglicéridos c. ceras e. lípidos
b. ácidos grasos d. esteroides f. fosfolípidos
8. _____ son para las proteínas como _____ son para los ácidos nucleicos.
a. Los azúcares; los lípidos
b. Los azúcares; las proteínas
c. Los aminoácidos; los puentes de hidrógeno
d. Los aminoácidos; los nucleótidos
9. Una proteína desnaturalizada pierde sus _____.
a. puentes de hidrógeno c. función
b. forma d. todos los anteriores
10. _____ consta(n) de nucleótidos.
a. los azúcares c. el ARN
b. el ADN d. b y c
11. _____ son la mayor fuente de energía en el cuerpo humano.
a. Los azúcares c. Las grasas
b. Las proteínas d. Los ácidos nucleicos
12. Relacione cada molécula con su descripción más adecuada.
____ cadena de aminoácidos a. carbohidrato
____ transportador de energía en las células b. fosfolípido
____ glicerol, ácidos grasos, fosfato c. polipéptido
____ dos cadenas de nucleótidos d. ADN
____ uno o más monómeros de azúcar e. ATP
____ mayor fuente de energía f. triglicéridos

■ Visite [CengageNOW](#) para encontrar preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. En la siguiente lista, identifica el carbohidrato, el ácido graso, el aminoácido y el polipéptido:
a. $+NH_3-CHR-COO^-$ c. (glicina)₂₀
b. $C_6H_{12}O_6$ d. $CH_3(CH_2)_{16}COOH$
2. Las lipoproteínas son haces esféricos relativamente grandes de moléculas de proteína y lípido que circulan en la sangre de los mamíferos. Son como maletas que desplazan colesterol, residuos de ácidos grasos, triglicéridos y fosfolípidos de un sitio a otro del organismo. Dados tus conocimientos sobre insolubilidad de los lípidos en agua, ¿cuál de los cuatro tipos de lípidos predecirías que se encontrara fuera del haz de lipoproteína en la porción líquida de la sangre?
3. En 1976, ciertos investigadores desarrollaron nuevos insecticidas modificando azúcares con cloro (Cl_2) y otros gases tóxicos. Un miembro joven del equipo malentendió las instrucciones de “probar” una nueva molécula y creyó que debía “probarla” con la lengua. Afortunadamente la molécula no era tóxica, aunque era dulce y llegó a ser el aditivo alimenticio llamado sucralosa.
La sucralosa tiene tres átomos de cloro sustituidos en vez de tres grupos hidroxilo en la sacarosa. Los átomos de cloro altamente electronegativos hacen que la sucralosa sea muy electronegativa (sección 2.3). La sucralosa se enlaza tan fuertemente con los receptores de sabor dulce de la lengua, que el cerebro la percibe como unas 600 veces más dulce que la sacarosa. El cuerpo no reconoce la sucralosa como carbohidrato. Se alimentó a voluntarios con sucralosa marcada con ^{14}C , y el análisis de moléculas radiactivas en orina y heces demostró que 92.8% de la sucralosa pasaba sin alteraciones por el cuerpo. Sin embargo, muchos se preocupan de que los átomos de cloro impartan toxicidad a la sucralosa, ¿Cómo responderías a esta preocupación?



Estructura y funciones de la célula

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Comida para pensar

Encontramos bacterias en el fondo del mar, muy alto en el cielo y en las profundidades del subsuelo, en todos los sitios. Los intestinos de los mamíferos albergan gran cantidad de bacterias, pero éstas no son simples huéspedes ya que sintetizan vitaminas que los mamíferos no pueden sintetizar y eliminan a los gérmenes más peligrosos.

La *Escherichia coli* es una de las bacterias intestinales más comunes en los animales de sangre caliente. Sólo algunos, de cientos de tipos o cepas de *E. coli*, son dañinas. La cepa O157:H7 fabrica una potente toxina que puede dañar severamente el recubrimiento del intestino humano (figura 4.1). Tras ingerir tan sólo 10 células de O157:H7, la persona se enferma mucho y presenta fuertes calambres y diarreas sanguinolentas que duran hasta 10 días. En algunos casos, las complicaciones de infección por O157:H7 ocasiona insuficiencia renal, ceguera, parálisis y la muerte. Aproximadamente 73,000 estadounidenses se infectan con *E. coli* O157:H7 al año, de éstos más de 60 mueren.

E. coli O157:H7 vive en el intestino de otros animales (ganado, venados, cabras y ovejas) y aparentemente no les causa proble-

mas. Los humanos quedan expuestos a esta bacteria al entrar en contacto con las heces de animales que la contienen, por ejemplo, al comer carne molida contaminada. Durante la matanza, la carne en ocasiones entra en contacto con las heces. Las bacterias de las heces se pegan a la carne y después se mezclan perfectamente con ella en el proceso de molienda. A menos que la carne contaminada se cocine a una temperatura mínima de 71°C, entrarán bacterias vivas a vías digestivas de la persona que la ingiera. Las personas también se infectan ingiriendo fruta fresca y verdura que ha estado en contacto con heces de animales. Por ejemplo, en 2006, por lo menos 205 personas se enfermaron y tres murieron tras comer espinaca cruda. La espinaca se había cultivado cerca de un campo donde pastaba ganado; posiblemente se haya usado agua contaminada con estiércol para regarla. Lavar los productos contaminados con agua no retira a *E. coli* O157:H7 porque estas bacterias se adhieren muy bien.

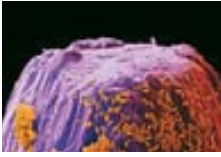
El impacto económico de estos brotes, que ocurren con cierta regularidad, va más allá de las muertes. Los granjeros perdieron de \$50 a \$100 millones de dólares retirando espinaca cruda después del brote de 2006. En 2007, se recogieron 2.6 millones de kilogramos (5.7 millones de libras) de carne molida, después de que 14 personas se enfermaron. Quienes cultivan alimentos y quienes los procesan están comenzando a implementar nuevos procedimientos que esperan reduzcan los brotes de *E. coli* O157:H7. Algunas carnes y productos se someten actualmente a pruebas de patogenicidad antes de la venta y las mejoras en documentación, sin duda, permitirán detectar más rápidamente la fuente de contaminación.

¿Qué hace que las bacterias se adhieran? ¿Por qué las personas enferman por *E. coli* O157:H7, pero las vacas no? Comenzarás a encontrar respuestas a éstas y muchas otras preguntas sobre problemas para la salud en este capítulo al aprender acerca de las células y cómo funcionan.



¡Mira el video! Figura 4.1 Bacterias *E. coli* O157:H7 (arriba, en rojo) sobre células intestinales (marrón) de un niño pequeño. Este tipo de bacteria provoca una enfermedad intestinal grave en quienes consumen alimentos contaminados con ella, como carne molida o productos frescos (izquierda).

Conceptos básicos



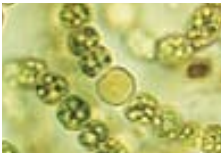
Lo que tienen en común las células

Cada célula tiene una membrana plasmática, que es un límite entre su interior y el entorno exterior. El interior consta del citoplasma y una región interna de ADN. [Secciones 4.1, 4.2](#)



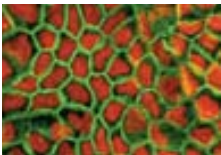
Microscopios

El análisis al microscopio apoya tres generalizaciones de la teoría celular: cada organismo consta de una o más células y sus productos, la célula tiene capacidad para vivir independientemente y cada nueva célula desciende de otra célula. [Sección 4.3](#)



Células procariontes

Las arqueas y las bacterias son células procariontes que tienen pocos o ningún compartimiento interno rodeado de membrana. En general, son las más pequeñas y estructuralmente son las células más sencillas. [Secciones 4.4, 4.5](#)



Células eucariontes

Las células de protistas, plantas, hongos y animales, son eucariontes: tienen un núcleo y otros compartimientos rodeados de membrana. Difieren en sus partes internas y en las especializaciones de su superficie. [Secciones 4.6-4.12](#)



Un examen del citoesqueleto

Diversos filamentos de proteína refuerzan la forma de la célula y mantienen organizadas sus partes. A medida que algunos filamentos se alargan y acortan, mueven las estructuras de la célula o toda la célula. [Sección 4.13](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Reflexiona sobre los niveles de organización en la naturaleza mencionados en la sección 1.1. Verás cómo surgen las propiedades de las membranas celulares de la organización de lípidos y proteínas (3.4, 3.5).
- Tus conocimientos sobre la teoría científica (1.6) te ayudarán a comprender de qué manera el pensamiento científico condujo al desarrollo de la teoría celular. En este capítulo, también se ofrecen ejemplos de los efectos de la mutación y cómo se emplean los radioisótopos en investigación (2.2).
- Consideraremos la ubicación celular del ADN (3.7) y los sitios donde se sintetizan y dividen los carbohidratos (3.2, 3.3).
- También explicaremos ampliamente el papel vital de las proteínas en las funciones de la célula (3.6) y veremos cómo ayuda un nucleótido a controlar las actividades de la célula (3.7).

¿Por qué opción votarías? Algunos creen que la manera más segura de proteger a los consumidores de intoxicación alimenticia, es exponiendo los alimentos a radiación de alta energía que mata las bacterias. Otros consideran que sería más conveniente hacer más estrictas las normas de seguridad de alimentos. ¿Elegirías la irradiación de alimentos? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

■ La teoría celular, fundamento de la biología moderna, dice que las células son las unidades fundamentales de todos los seres vivos.

■ Conexión con Teoría 1.6.

Medición de las células

¿Has pensado en que tu estatura es aproximadamente $3/2,000$ de un kilómetro ($1/1,000$ millas)? Probablemente no. Las células se miden de este modo. Usa las escalas de barra de la figura 4.2 como regla y verás que todas las células que se muestran miden pocos micrómetros de “alto”. Un micrómetro (μm) es un milésimo de milímetro, que a su vez es un milésimo de un metro, que a su vez es un milésimo de un kilómetro. Las bacterias son células y son las células más pequeñas y estructuralmente más sencillas sobre la Tierra. Las células que constituyen el cuerpo humano en general son más grandes y complejas que las bacterias.

Animáculos y bestiecillas

Casi todas las células son tan pequeñas que son invisibles a simple vista. Nadie sabía que existían hasta que se inventaron los primeros microscopios a fines del siglo xvi.

Los primeros microscopios no eran muy complejos. Hans y Zacharias Janssen, dedicados a fabricar lentes, descubrieron que los objetos se ven grandes (se amplifican) al verlos a través de una serie de lentes. Padre e hijo fabricaron el primer microscopio compuesto (que usa múltiples

lentes) en 1590, al montar dos lentes de vidrio dentro de un tubo.

Dada la simplicidad de sus instrumentos, resulta sorprendente que los pioneros en microscopía hayan observado tantas cosas. Antoni van Leeuwenhoek, comerciante de telas holandés, tenía particular destreza para construir lentes y posiblemente su vista era muy buena. A mediados de 1600, se dedicó a observar el mundo microscópico del agua de lluvia, insectos, telas, los espermatozoides, las heces; esencialmente, cualquier muestra que pudiera observar con su microscopio (figura 4.3a). Quedó fascinado por los diminutos organismos que veía moviéndose en muchas de sus muestras. Por ejemplo, al raspar el sarro de sus dientes y examinarlo, Leeuwenhoek detectó “muchos animáculos muy pequeños, cuyos movimientos resultan muy agradables de observar”; (de manera incorrecta) asumió que el movimiento definía a la vida, y (de manera correcta) concluyó que las “bestiecillas” que se movían estaban vivas. Quizá a Leeuwenhoek le agradaba tanto observar a estos animáculos porque no comprendía las implicaciones que esto tenía: el mundo y nuestro cuerpo está lleno de vida microbiana.

Robert Hooke, contemporáneo de Leeuwenhoek, agregó otro lente que permitió que el microscopio fuera más fácil de emplear. Muchos de los microscopios que se usan en la actualidad aún se basan en este diseño. Hooke amplificó un pedazo de corcho cortado finamente procedente de un árbol maduro, y detectó diminutos compartimientos (figura 4.3b) a los cuales les dio el nombre de células (celdas: pequeñas cámaras donde vivían los monjes) y de

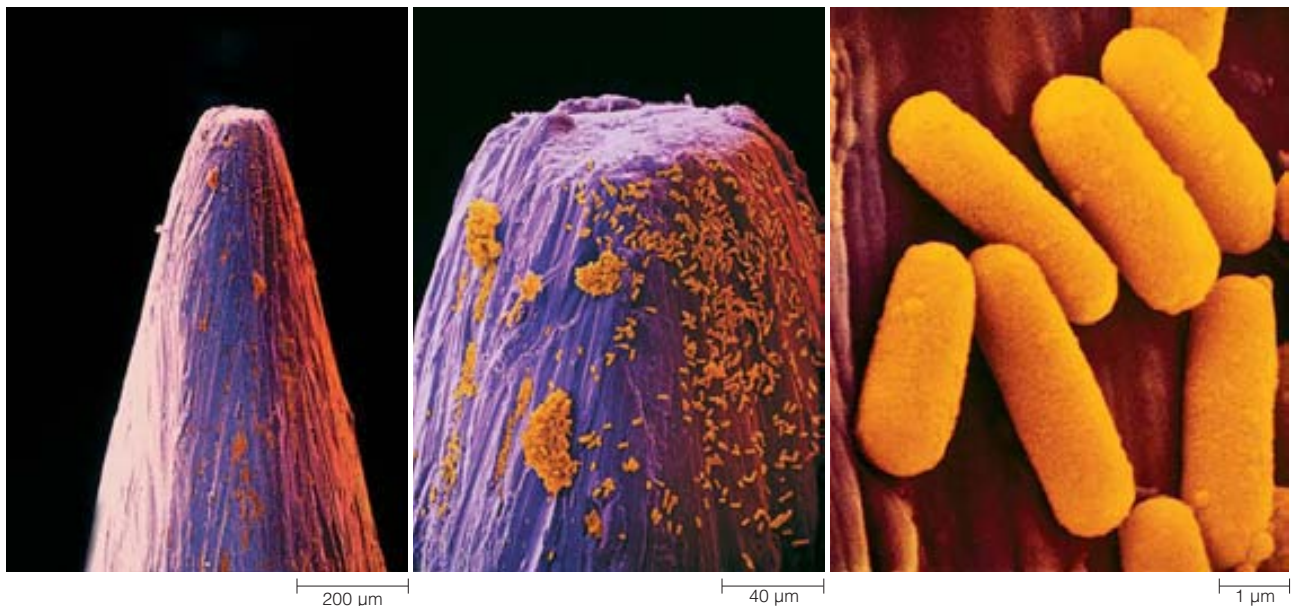


Figura 4.2 Células bacterianas con forma de bastón en la punta de un alfiler, mostradas cada vez con mayor amplificación. El “ μm ” es una abreviatura de micrómetros, o 10^{-6} . **Investiga:** ¿De qué tamaño son estas bacterias?

Respuesta: Aproximadamente de 1 μm de ancho y 5 μm de largo

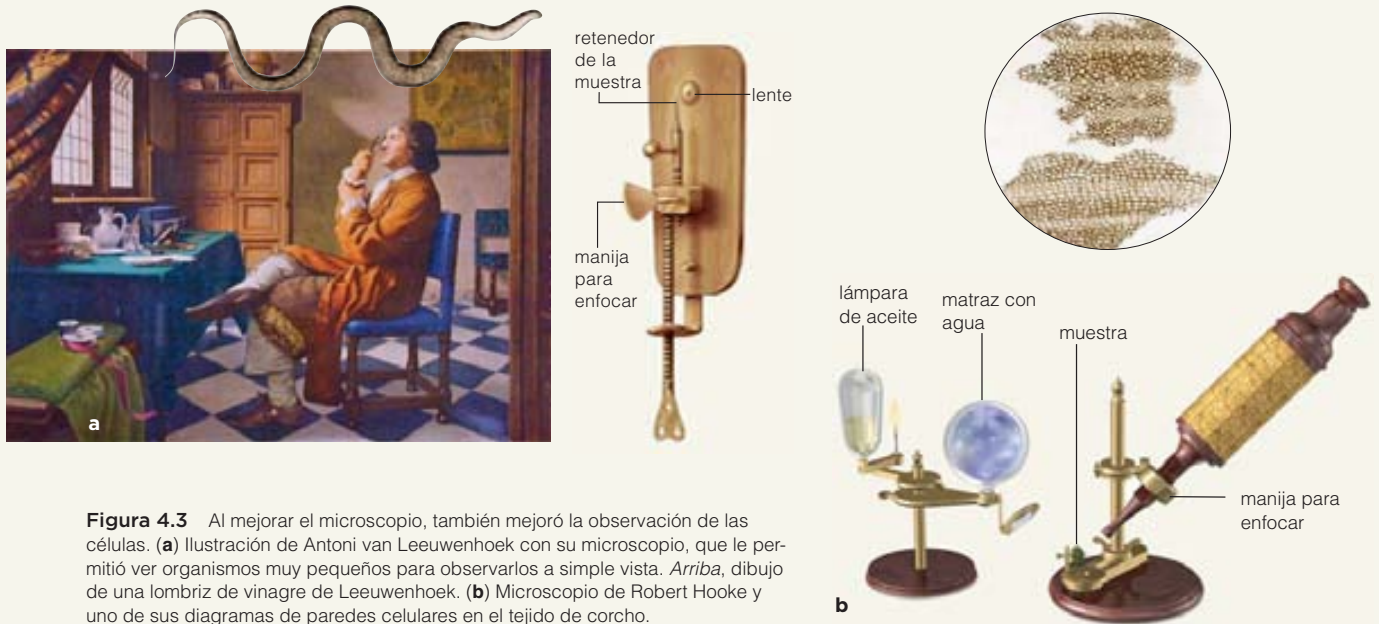


Figura 4.3 Al mejorar el microscopio, también mejoró la observación de las células. **(a)** Ilustración de Antoni van Leeuwenhoek con su microscopio, que le permitió ver organismos muy pequeños para observarlos a simple vista. *Arriba*, dibujo de una lombriz de vinagre de Leeuwenhoek. **(b)** Microscopio de Robert Hooke y uno de sus diagramas de paredes celulares en el tejido de corcho.

ahí se derivó el término “célula”. En realidad eran células muertas de las plantas, que es lo que constituye el corcho, pero Hooke no creía que estuviesen muertas porque ni él ni sus contemporáneos sabían que las células estaban vivas. Él observó células “llenas de jugos” en los tejidos de plantas verdes, pero no comprendió que estaban vivas.

Surgimiento de la teoría celular

Casi 200 años después de haber sido descubiertas las células, se consideró que eran parte de un sistema continuo de membrana en los organismos multicelulares, no entidades separadas. Al llegar la década de 1820, gracias a los lentes tan mejorados, las células pudieron observarse mejor. Robert Brown, un botánico, fue el primero en identificar el núcleo de una célula vegetal. Matthias Schleiden, otro botánico, propuso la hipótesis de que una célula vegetal es una unidad viva independiente, aunque forma parte de una planta. Schleiden comparó notas con el zoólogo Theodor Schwann, y ambos llegaron a la conclusión de que los tejidos de los animales y de los vegetales están formados de células y sus productos. En conjunto, estos dos científicos reconocieron que las células tienen vida propia, aunque forman parte de un cuerpo multicelular.

Otro avance se dio gracias al fisiólogo Rudolf Virchow, quien estudió cómo se reproducen las células, es decir, cómo se dividen en células descendientes. Él comprendió que cada célula descendía de otra célula viva. Ésta y muchas otras observaciones dieron lugar a cuatro generalizaciones que en la actualidad constituyen la **teoría celular**.

1. Todo organismo consta de una o más células.
2. La célula es la unidad estructural y funcional de todos los organismos. La célula es la unidad más pequeña con vida y ésta vive individualmente, aunque forme parte de un organismo multicelular.
3. Todas las células vivas provienen de la división de otras células preexistentes.
4. Las células contienen material hereditario que transmiten a sus descendientes durante la división celular.

La teoría celular, propuesta por primera vez en 1839 por Schwann y Schleiden, y revisada posteriormente, sigue constituyendo el fundamento de la biología moderna. Sin embargo, no siempre fue así. Esta teoría constituyó una nueva interpretación radical de la naturaleza que subrayaba la unidad de los seres vivos. Como ocurre con cualquier teoría científica, permanecía abierta (y siempre lo estará) a revisión en caso de que los nuevos datos no la apoyen.

Para repasar en casa

¿Qué es la teoría celular?

- Todos los organismos constan de una o más células.
- La célula es la unidad más pequeña con las propiedades de la vida.
- Cada nueva célula surge por división de otra célula preexistente.
- Cada célula transfiere material hereditario a sus descendientes.

- Todas las células tienen membrana plasmática y citoplasma, y todas inician su vida con ADN.
- Conexiones con Estructura de los lípidos 3.4, ADN 3.7.

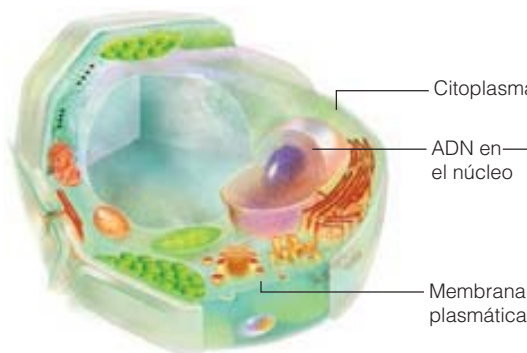
La estructura de la célula

La **célula** es la unidad más pequeña que presenta las propiedades de la vida, lo cual implica que lleva a cabo el metabolismo, mantiene la homeostasis, crece y se reproduce. El interior de una **célula eucarionte** está dividido en varios compartimientos funcionales, incluyendo un núcleo. Las **células procariontes** suelen ser más pequeñas y más simples; carecen de núcleo. Las células difieren en tamaño, forma y actividad. Sin embargo, como sugiere la figura 4.4, todas las células se asemejan en tres aspectos: comienzan la vida con membrana plasmática, una región que contiene ADN y citoplasma.

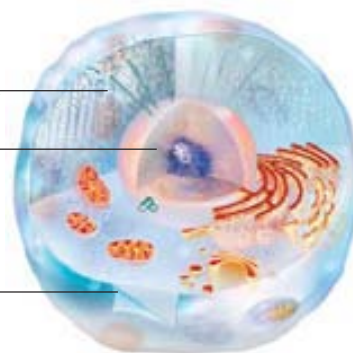
1. La **membrana plasmática** es la membrana más externa de la célula que separa sus actividades metabólicas de los eventos del exterior, pero no aísla el interior de la célula. El agua, el dióxido de carbono y el oxígeno pueden atravesarla con libertad. Otras sustancias sólo la atraviesan con ayuda de las proteínas de membrana. Otras más, no pueden penetrarla.
2. Todas las células eucariontes comienzan su vida con un **núcleo**. Este saco de doble membrana contiene el ADN de la célula eucarionte. El ADN del interior de las células procariontes está concentrado en una región del citoplasma llamada **nucleoide**.
3. El **citoplasma** es una mezcla semilíquida de agua, azúcares, iones y proteínas que se encuentra entre la membrana plasmática y la región donde está el ADN. Los componentes de las células se encuentran en suspensión en el citoplasma. Por ejemplo, los **ribosomas**, estructuras sobre las cuales se sintetizan las proteínas, están en suspensión en el citoplasma.



a Célula bacteriana (procarionte)



b Célula vegetal (eucarionte)



c Célula animal (eucarionte)

Figura 4.4 La organización general de las células procariontes y eucariontes, si dibujáramos una célula procarionte a la misma escala que las otras dos, sería aproximadamente de este tamaño.

Diámetro (cm)	2	3	6
Área superficial (cm ²)	12.6	28.2	113
Volumen (cm ³)	4.2	14.1	113
Proporción entre superficie y volumen	3:1	2:1	1:1

Figura 4.5 Animada Tres ejemplos de proporción entre superficie y volumen. Esta relación física entre el aumento de volumen y área superficial restringe el tamaño y la forma de las células.

¿Hay células del tamaño suficiente como para ser observadas sin ayuda del microscopio? Unas cuantas: entre ellas las “yemas” de los huevos de aves, las células de los tejidos de la sandía y los huevecillos de anfibios y peces. Estas células son relativamente de gran tamaño porque no tienen mucha actividad metabólica. La mayor parte de su volumen es simplemente de almacenamiento.

La relación física entre **proporción de superficie respecto a volumen** influye fuertemente en el tamaño y la forma de la célula. Según esta proporción, el volumen del objeto aumenta según el cubo de su diámetro, pero su área superficial aumenta sólo según el cuadrado. Dicha proporción es importante, porque la bicapa de lípidos puede manejar sólo determinada cantidad de intercambios entre el citoplasma celular y el entorno externo.

Apliquemos la proporción de superficie respecto a volumen de una célula redonda. Como se ve en la figura 4.5, cuando el diámetro de la célula se expande durante su crecimiento, su volumen aumenta más rápido que su área superficial. Imaginemos que una célula redonda se expandiera hasta tener un diámetro igual a cuatro veces el original. El volumen de la célula aumentaría 64 veces (4^3), pero

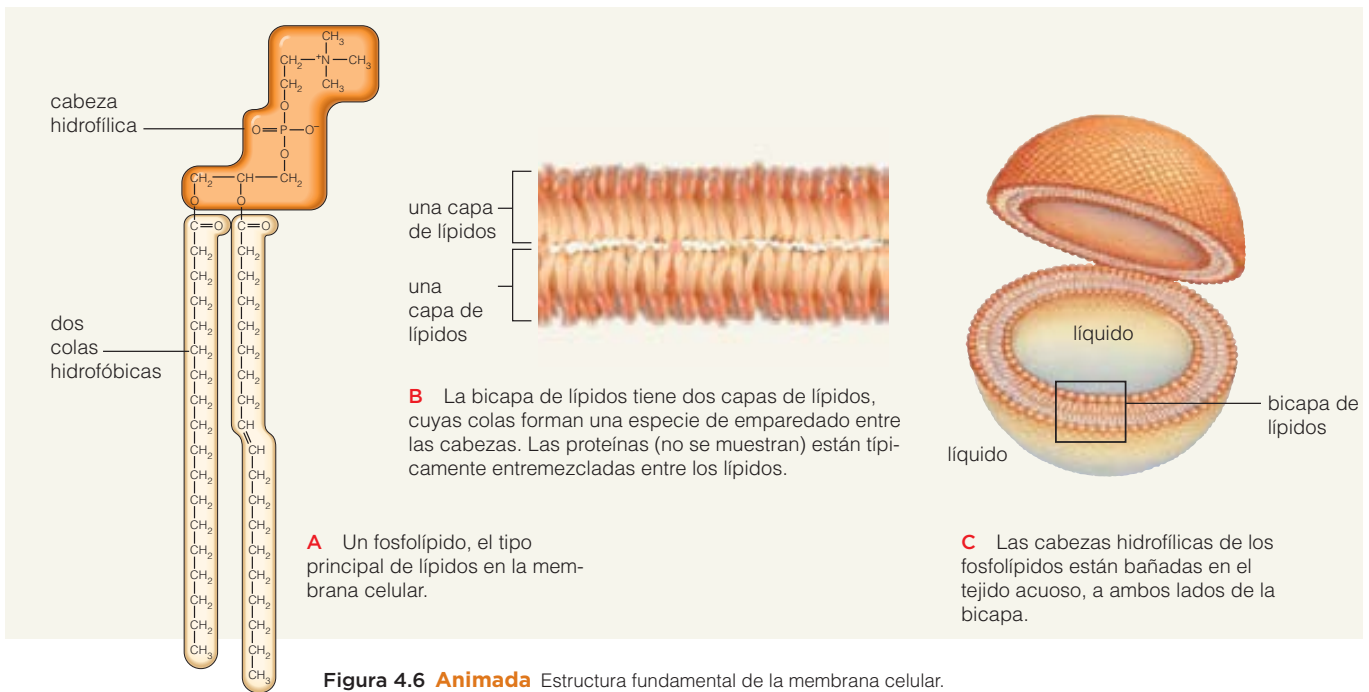


Figura 4.6 Animada Estructura fundamental de la membrana celular.

su área superficial sólo 16 veces (4^2). Cada unidad de membrana plasmática debería ahora controlar intercambios con una cantidad cuatro veces mayor de citoplasma. En caso de que la circunferencia de la célula aumentara demasiado, el flujo de nutrientes hacia el interior y el flujo de desechos hacia el exterior no podría ser suficientemente rápido como para mantenerla viva.

Una célula grande y redonda también tendría problemas para desplazar sustancias a través de su citoplasma. Las moléculas se dispersan gracias a su propio movimiento aleatorio, pero no se modifican muy rápido. Los nutrientes o desechos, no se distribuirían suficientemente rápido como para mantenerse a la par con el metabolismo de una célula grande, redonda y activa. Por este motivo, muchas células son largas y delgadas, o tienen una superficie regular con pliegues que aumentan su área superficial. La proporción de la superficie respecto al volumen en estas células, es la suficiente como para preservar su metabolismo. La cantidad de materia prima que atraviesa la membrana plasmática y la velocidad a que es distribuida en el citoplasma, satisfacen las necesidades de la célula. Además, los desechos son retirados suficientemente rápido para así, impedir que las células se intoxiquen.

Las restricciones de superficie respecto a volumen también afectan el plan de organización corporal de las especies multicelulares. Por ejemplo, las células pequeñas se unen unas con otras en algas similares a tiras, de modo que cada una interacciona directamente con sus alrededores. Las células musculares de los muslos son tan largas como el músculo que forman, aunque cada una de ellas es delgada, de modo que intercambia sustancias de manera eficiente con el líquido del tejido circundante.

Generalidades sobre la membrana celular

El fundamento estructural de todas las membranas celulares es la **bicapa de lípidos**, una doble capa de lípidos organizada de modo que las colas hidrofóbicas forman un emparedado entre las cabezas hidrofílicas (figura 4.6).

Los fosfolípidos son el tipo de lípidos más abundante en las membranas celulares. Muchas proteínas distintas embebidas en la bicapa o unidas a una de sus superficies, efectúan las funciones de membrana. Por ejemplo, algunas proteínas forman canales a través de la bicapa; mientras que otras bombean sustancias a través de ella. Además de la membrana plasmática, muchas células también tienen membranas internas que forman canales o sacos membranosos. Estas estructuras membranosas compartimentalizan las tareas como síntesis, modificación y almacenamiento de sustancias. En el capítulo 5 se examina de manera más cercana la estructura y funciones de la membrana.

Para repasar en casa

¿En qué se parecen todas las células?

- Todas las células comienzan su vida con membrana plasmática, citoplasma y una región de ADN.
- Una bicapa de lípidos forma el marco estructural de todas las membranas celulares.
- El ADN de las células eucariontes está encerrado en un núcleo, mientras que el ADN de las células procariontes está concentrado en una región de citoplasma llamada el nucleóide.

■ Se emplean diferentes tipos de microscopios para estudiar los diversos aspectos de los organismos, desde los más pequeños hasta los de mayor tamaño.

■ Conexión con Aplicaciones de los radioisótopos 2.2.

Microscopios modernos Como los instrumentos tempranos mencionados en la sección 4.1, muchos tipos de microscopios modernos simples aún emplean la luz visible para iluminar los objetos. La luz viaja en ondas, propiedad que nos permite enfocarla con lentes de vidrio. Los microscopios simples emplean la luz visible para iluminar la célula o

cualquier otra muestra (figura 4.7a). Los lentes de vidrio curvo desvían la luz enfocándola para formar una imagen ampliada de la muestra. Las fotografías de las imágenes ampliadas con cualquier microscopio se llaman microfotografías (figura 4.8).

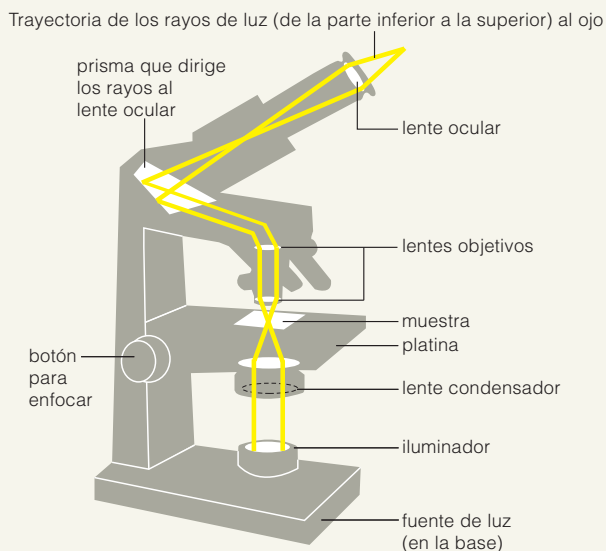
Los microscopios de contraste de fase hacen pasar luz a través de las muestras, pero la mayoría de las células son casi

todas transparentes, por lo que sus detalles internos no se hacen visibles, a menos que se tiñan primero o se expongan a tintes que son absorbidos sólo por ciertas partes de la célula. Las partes que absorben el tinte, adquieren apariencia más oscura y el aumento de contraste resultante (diferencia entre partes claras y oscuras) permite observar en más detalle (figura 4.8a). Las muestras opacas no se tiñen; sus detalles superficiales se revelan empleando un microscopio de reflexión de luz (figura 4.8b).

En el microscopio fluorescente, la célula o molécula es la fuente luminosa; emite fluorescencia o energía en forma de luz visible cuando se enfoca sobre ella un haz de láser. Algunas moléculas, como las clorofilas, fluorescen naturalmente (4.8c). De manera típica, los investigadores unen un marcador que sea emisor luminoso, a la célula o molécula de interés.

La longitud de onda luminosa (distancia entre el pico de una onda y el pico precedente) limita el poder de amplificación de cualquier microscopio de luz. ¿Por qué? Las estructuras que son más pequeñas que la mitad de la longitud de onda de la luz, resultan demasiado pequeñas para dispersar las ondas luminosas, aunque estén teñidas. La longitud de onda más pequeña de la luz visible es aproximadamente 400 nanómetros. Por ese motivo, las estructuras de menos de 200 nanómetros de ancho aparecen borrosas, aunque se empleen los mejores microscopios de luz.

Otros microscopios pueden revelar detalles más pequeños. Por ejemplo, los microscopios electrónicos emplean electrones en vez de luz visible para iluminar las muestras (figura 4.7b). Como los electrones viajan en longitudes de



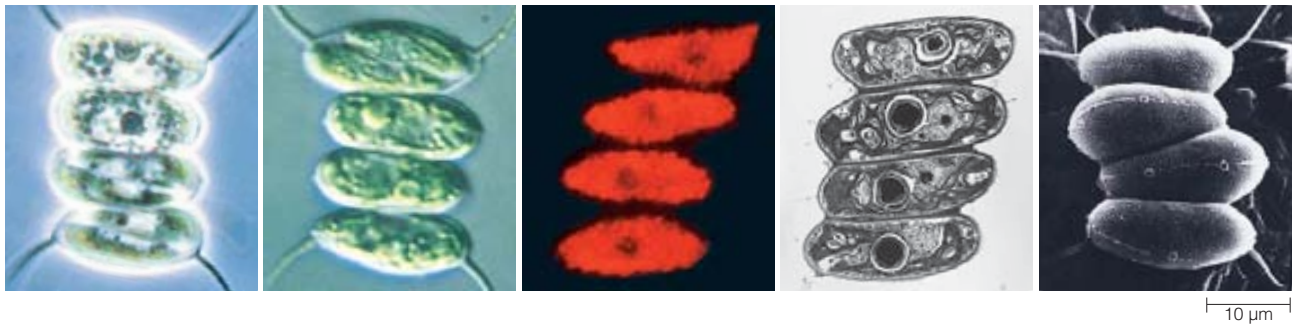
A El microscopio de luz compuesto tiene más de un lente de vidrio.



B Microscopio de transmisión electrónica (MTE). Los electrones que atraviesan un corte delgado de una muestra, iluminan una pantalla fluorescente. Los detalles internos de la muestra forman sombras visibles, como se ve en la figura 4.8d.



Figura 4.7 Animada Ejemplos de microscopios.



a Microfotografía simple. El microscopio de contraste de fase, da imágenes de alto contraste de muestras transparentes, como las células.

b Microfotografía simple. El microscopio de luz reflejada, captura la luz reflejada en muestras opacas.

c Microfotografía por fluorescencia. Las moléculas de clorofila de estas células emiten luz roja (fluorescen) de manera natural.

d Una microfotografía de transmisión electrónica revela imágenes fantásticamente detalladas de estructuras internas.

e La microfotografía con microscopio de barrido electrónico muestra detalles de la superficie de células y estructuras. A menudo, los MBE tienen color artificial para ilustrar ciertos detalles.

Figura 4.8 Diferentes microscopios revelan distintas características del mismo organismo acuático: el alga verde (*Scenedesmus*). Intenta estimar el tamaño de una de estas células de alga empleando la barra de escala.

onda mucho más cortas que las de la luz visible, el microscopio electrónico puede resolver detalles mucho más pequeños de los que se pueden ver con los microscopios simples. El microscopio electrónico usa campos magnéticos para enfocar haces de electrones sobre la muestra.

En los microscopios de transmisión electrónica, los electrones forman una imagen después de pasar a través de una muestra delgada. Los detalles internos de la muestra aparecen en la imagen como sombras (figura 4.8d). Los microscopios de barrido electrónico, dirigen

un haz de electrones sobre una superficie de una muestra recubierta con una capa delgada de oro u otro metal. El metal emite tanto electrones como rayos x que se convierten en una imagen de la superficie (figura 4.8e). Ambos tipos de microscopios electrónicos pueden resolver estructuras muy pequeñas, hasta de 0.2 nanómetros.

En la figura 4.9 se compara el poder de resolución del microscopio simple y el microscopio electrónico con el ojo humano sin ayuda.

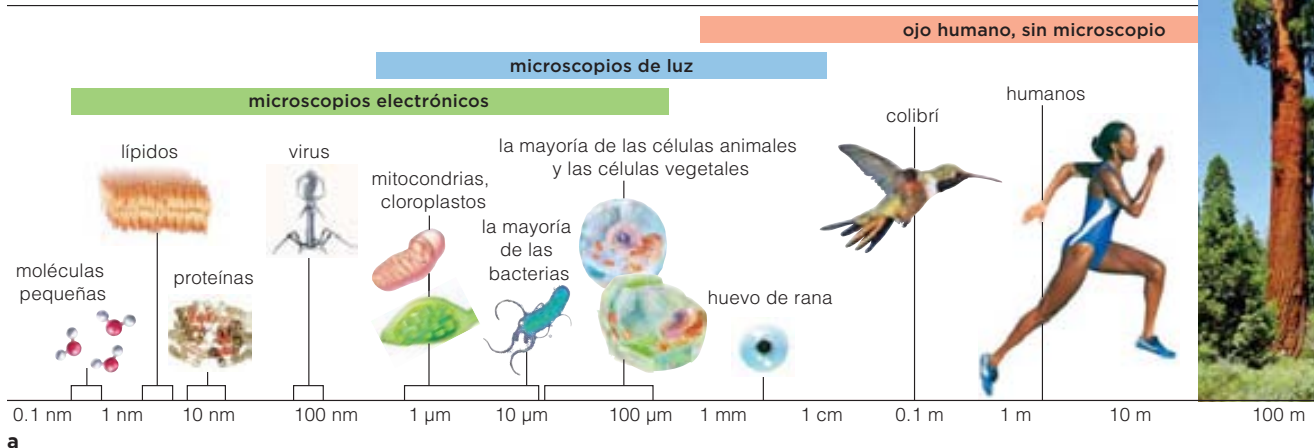


Figura 4.9 (a) Tamaño relativo de moléculas, células y organismos multicelulares. El diámetro de la mayoría de las células se encuentra en el rango de 1 a 100 micrómetros. Los huevos de rana, una de las excepciones, miden 2.5 milímetros de diámetro.

La escala que aquí se muestra es exponencial, no lineal; cada unidad de medición es diez veces mayor que la unidad que le precede. (b) Unidades de medición. Ve también el apéndice IX. **Investiga:** ¿Qué es más pequeño: una proteína, un lípido, o una molécula de agua?

Respuesta: Una molécula de agua

1 centímetro (cm)	= 1/100 metro, o 0.4 pulg
1 milímetro (mm)	= 1/1,000 metro, o 0.04 pulg
1 micrómetro (µm)	= 1/1,000,000 metro, o 0.00004 pulg.
1 nanómetro (nm)	= 1/1,000,000,000 metro, o 0.00000004 pulg
1 metro = 10 ² cm	= 10 ³ mm = 10 ⁶ µm = 10 ⁹ nm

4.4 Introducción a las células procariontes

- Las bacterias y las arqueas son los procariontes.
- Conexiones con Polisacáridos 3.3, ATP 3.7.

La palabra procarionte significa “antes del núcleo”, lo cual nos recuerda que los primeros procariontes evolucionaron antes que los primeros eucariontes. Los procariontes son unicelulares (figura 4.10), y como grupo constituyen las formas de vida más pequeñas y de mayor diversidad metabólica conocidas. Los procariontes habitaron en etapa temprana en casi todos los entornos de la Tierra, incluyendo algunos sitios sumamente hostiles.

Los dominios Bacteria y Archaea incluyen a todos los procariontes (sección 1.3). Las células de estos dominios son similares en apariencia y tamaño, aunque difieren en estructura y detalles metabólicos (figuras 4.11 y 4.12). Algunas características de las arqueas, indican que están relacionadas de manera más cercana con las células eucariontes que con las bacterias. En el capítulo 21, repasaremos a los procariontes con más detalle; de momento sólo indicaremos generalidades sobre su estructura.

La mayoría de las células procariontes no son más anchas de un micrómetro. Las especies con forma de bastón tienen algunos micrómetros de largo. Ninguna tiene marco interno complejo, aunque hay filamentos proteicos bajo la membrana plasmática que imparten forma a la célula. Dichos filamentos actúan como sostén para las estructuras internas.

Una **pared celular** rígida rodea la membrana plasmática de casi todos los procariontes. Las sustancias disueltas atraviesan con facilidad esta capa permeable de camino hacia la membrana plasmática o procedente a ella. La pared celular de la mayoría de las bacterias consta de

peptidoglicano, el cual es un polímero que contiene péptidos entrecruzados y polisacáridos. La pared de la mayoría de las arqueas consta de proteínas. Algunos tipos de células eucariontes (como las células vegetales) también tienen pared, aunque estructuralmente son diferentes de las paredes de las células procariontes.

Los polisacáridos pegajosos forman una capa resbalosa o cápsula en torno a la pared de muchos tipos de bacteria. Esta capa pegajosa ayuda a las células a adherirse a muchos tipos de superficies (como hojas de espinaca y carne), y también las protege de los depredadores y las toxinas. La cápsula puede proteger a las bacterias patógenas (causales de enfermedad) de las defensas del huésped.

Proyectándose más allá de la pared de muchas células procariontes, se observan uno o más **flagelos**: estructuras celulares delgadas que se emplean para movimiento. El flagelo bacteriano se mueve como una propela, impulsando a la célula en los hábitats líquidos, como los líquidos del cuerpo del huésped. Difiere del flagelo eucarionte, el cual se dobla como látigo, y tiene una estructura interna distintiva.

Hay filamentos de proteína llamados **pili** (pilus en singular) que se proyectan de la superficie de algunas especies de bacterias (figura 4.12a). Los pili ayudan a las células a unirse con superficies o desplazarse a través de ellas. El pilus “sexual” se une con otra bacteria y después se acorta, acercándose a la otra célula para que se produzca la transferencia de material genético entre ambas a través del pilus.

La membrana plasmática de todas las bacterias y arqueas controla selectivamente la sustancia que se desplaza hacia el citoplasma y procede de él, como ocurre en las células eucariontes. La membrana plasmática está llena de transportadores y receptores; y también incorpora proteínas que efectúan procesos metabólicos importantes.

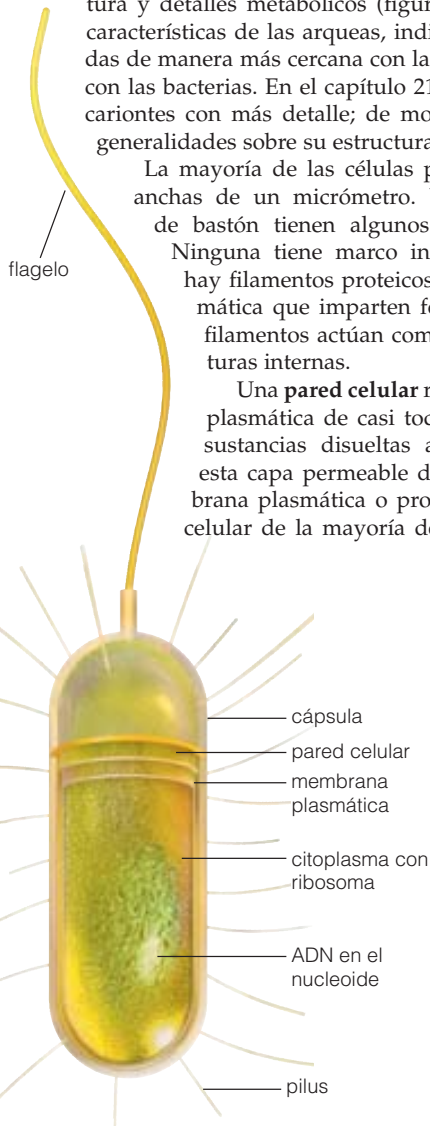
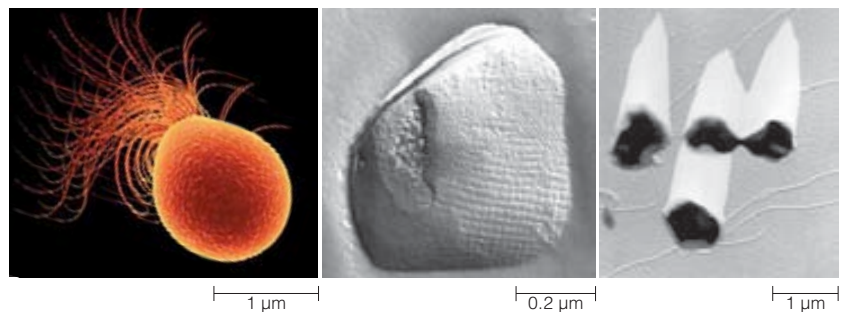


Figura 4.10 Animada Plan generalizado del cuerpo de un procarionte.



a *Pyrococcus furiosus* fue descubierto en los sedimentos del océano en las cercanías de un volcán activo. Habita a temperaturas de 100°C y fabrica un tipo poco común de enzima que contiene átomos de tungsteno.

b *Ferroglobus placidus* prefiere el agua sobrecalentada que brota del fondo del océano. La composición singular de las bicapas de lípidos de las arqueas, mantiene a estas membranas intactas en condiciones extremas de calor y pH.

c *Metallosphaera prunae*, descubierta en una pila humeante de mineral en una mina de uranio, prefiere altas temperaturas y pH bajo. (Las sombras blancas son producidas por el microscopio electrónico.)

Figura 4.11 A algunos les gusta el calor: muchas arqueas habitan en entornos extremos. Las células de este ejemplo viven sin oxígeno.

4.5

Microbios

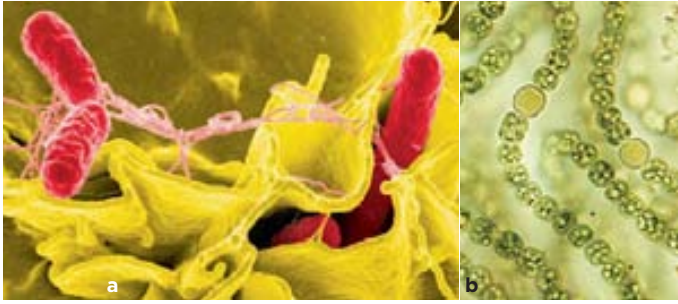


Figura 4.12 Bacterias. (a) Los filamentos de proteína o pili anclan a las células bacterianas entre sí y con las superficies. Aquí vemos células de *Salmonella typhimurium* (rojo) usando su pilus para invadir un cultivo de células humanas. (b) Las células de *Nostoc* en forma de pelota, se unen entre sí en una cubierta de sus propias secreciones. *Nostoc* son cianobacterias fotosintéticas. Otros tipos de bacterias tienen forma de bastón o de sacacorchos.

Por ejemplo, la membrana plasmática de las bacterias fotosintéticas tiene conjuntos de proteínas que capturan la energía luminosa y la transforman en energía química del ATP (sección 3.7), el cual se emplea para sintetizar azúcares. En los eucariontes ocurren procesos metabólicos similares, aunque tienen lugar en membranas internas especializadas, no en la membrana plasmática.

El citoplasma de los procariontes contiene miles de ribosomas, estructuras sobre las cuales se sintetizan los polipéptidos. El cromosoma único de la célula procarionte, que es una molécula de ADN circular, está ubicado en una región de forma irregular llamada nucleóide. La mayoría de los nucleóides no están circundados de membrana. Muchos procariontes también presentan plásmidos en su citoplasma. Estos pequeños círculos de ADN llevan algunos genes (unidades de la herencia) que pueden conferirles ventajas, como resistencia a los antibióticos.

Otro aspecto intrigante: se tiene evidencia de que todos los protistas, plantas, hongos y animales evolucionaron a partir de algunos tipos de procariontes antiguos. Por ejemplo, el plegamiento de una parte de la membrana plasmática de las cianobacterias hacia el interior del citoplasma. Los pigmentos y otras moléculas que efectúan la fotosíntesis están embebidos en la membrana, del mismo modo que en la membrana interna de los cloroplastos, los cuales son estructuras especializadas para la fotosíntesis en las células eucariontes. En la sección 20.4 examinaremos nuevamente este tema.

Para repasar en casa

¿Qué tienen en común todas las células procariontes?

- Todos los procariontes son organismos unicelulares que carecen de núcleo. Estos organismos habitan en casi todas las regiones de la biosfera.
- Las bacterias y las arqueas son los únicos procariontes. La mayoría tiene una pared celular en torno a su membrana plasmática.
- Los procariontes tienen estructura relativamente sencilla, aunque constituyen un grupo de organismos muy diversos.

- Aunque los procariontes son todos unicelulares, pocos viven solos.

- Conexión con Glucoproteínas 3.5.

Las células bacterianas a menudo viven tan cerca unas de otras que una comunidad comparte una capa de polisacáridos y glucoproteínas que secretan. Estos ordenamientos de vida comunales, en los cuales los organismos unicelulares viven en una masa compartida de fango se llaman **biopelículas**. En la naturaleza, una biopelícula de manera típica consta de especies múltiples, todas ellas entremezcladas en sus secreciones. Puede incluir bacterias, algas, hongos, protistas y arqueas. Dichas asociaciones permiten que las células que viven en un líquido permanezcan en un sitio especial, en vez de ser arrastradas por corrientes.

Los microbios que habitan en una bicapa se benefician mutuamente. Las secreciones rígidas o similares a redes de algunas especies, sirven como andamiaje permanente para las otras. Las especies que descomponen químicos tóxicos, permiten a las más sensibles vivir en hábitats contaminados que no podrían tolerar por sí solas. Los productos de desecho de algunas, sirven como materia prima para otras.

Como una ciudad en actividad, la biopelícula se organiza en “vecindarios”, cada uno de ellos con un microentorno diferente que se deriva de su ubicación dentro de la biopelícula y la especie en particular que lo habita (figura 4.13). Por ejemplo, las células que residen cerca de la parte media de la biopelícula están muy apiñadas y no se dividen a menudo. Las que se encuentran en los bordes se dividen repetidamente, expandiendo la biopelícula.

La formación y continuación de la biopelícula no es aleatoria. Las células que viven en libertad perciben la presencia de otras células. Las que encuentran una biopelícula con condiciones favorables cambian su metabolismo para apoyar un estilo de vida comunal más sedentario y unirse a éste. Los flagelos se desensamblan y se forman pili sexuales. Si las condiciones se hacen menos favorables, las células pueden experimentar reversión al estilo de vida libre y nadar para alejarse y encontrar otro sitio más acogedor.



Figura 4.13 Biopelículas. Una sola especie de bacteria, *Bacillus subtilis*, formó esta biopelícula. Observa las diferentes regiones.

■ Las células eucariontes realizan gran parte de su metabolismo dentro de organelos recubiertos por membrana.

Todas las células eucariontes iniciaron la vida con un núcleo. *Eu* significa verdadero y *karyon*, significa núcleo y se refiere a éste. Un núcleo es un tipo de **organelo**: estructura que lleva a cabo una función especializada dentro de la célula. Muchos organelos, en particular los de las células eucariontes, están rodeados de membrana. Como todas las membranas celulares, las que rodean los organelos controlan el tipo y la cantidad de sustancia que las atraviesan. Dicho control, mantiene un entorno interno especial que permite que el organelo lleve a cabo su función específica. Dicha función puede ser aislar algún producto tóxico o sustancia sensitiva del resto de la célula, transportar alguna sustancia a través del citoplasma, mantener el balance de líquidos, o suministrar un entorno favorable para una reacción que no podría ocurrir en el citoplasma de otro modo. Por ejemplo, una mitocondria fabrica ATP tras concentrar iones hidrógeno dentro de su sistema de membranas.

Del mismo modo que las interacciones entre los sistemas de órganos mantienen al cuerpo animal funcionando, las interacciones entre los organelos mantienen la célula funcionando. Las sustancias van de un tipo de organelo a otro y hacia la membrana plasmática y regresan de ella. Algunas vías metabólicas se realizan en una serie de organelos distintos.

En la tabla 4.1 se da una lista de los componentes comunes de las células eucariontes. Estas células comienzan todas a vivir con cierto tipo de organelos como núcleos y ribosomas. También tienen citoesqueleto, un “esqueleto” dinámico de proteínas (*cito* significa célula). Las células especializadas contienen organelos adicionales y otras estructuras. En la figura 4.14 se muestran dos células eucariontes típicas.

Tabla 4.1 Organelos de células eucariontes

Nombre	Función
<i>Organelos con membranas</i>	
Núcleo	Protección, control para acceso al ADN.
Retículo endoplásmico (RE)	Dirección y modificación de nuevas cadenas de polipéptido; síntesis de lípidos; otras tareas.
Aparato de Golgi	Modificación de nuevas cadenas de polipéptidos; clasificación y embarque de proteínas y lípidos.
Vesículas	Transporte, almacenamiento o digestión de sustancias en la célula; otras funciones.
Mitocondria	Síntesis de ATP por descomposición de azúcares.
Cloroplasto	Síntesis de azúcares en plantas y algunos protistas.
Lisosoma	Digestión intracelular.
Peroxisoma	Inactivar toxinas.
Vacuola	Almacenamiento.
<i>Organelos sin membranas</i>	
Ribosomas	Ensamblar cadenas de polipéptido.
Centriolo	Ancla el citoesqueleto.

Para repasar en casa

¿Qué tienen en común todas las células eucariontes?

■ Las células eucariontes comienzan a vivir con un núcleo y otros organelos recubiertos de membrana (estructuras que realizan tareas específicas).

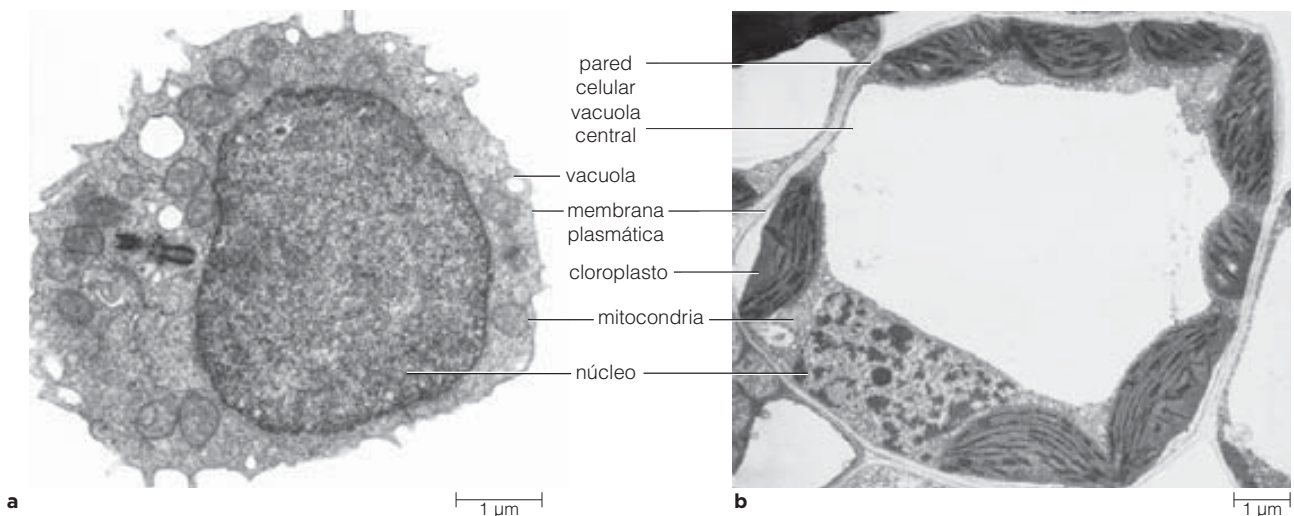
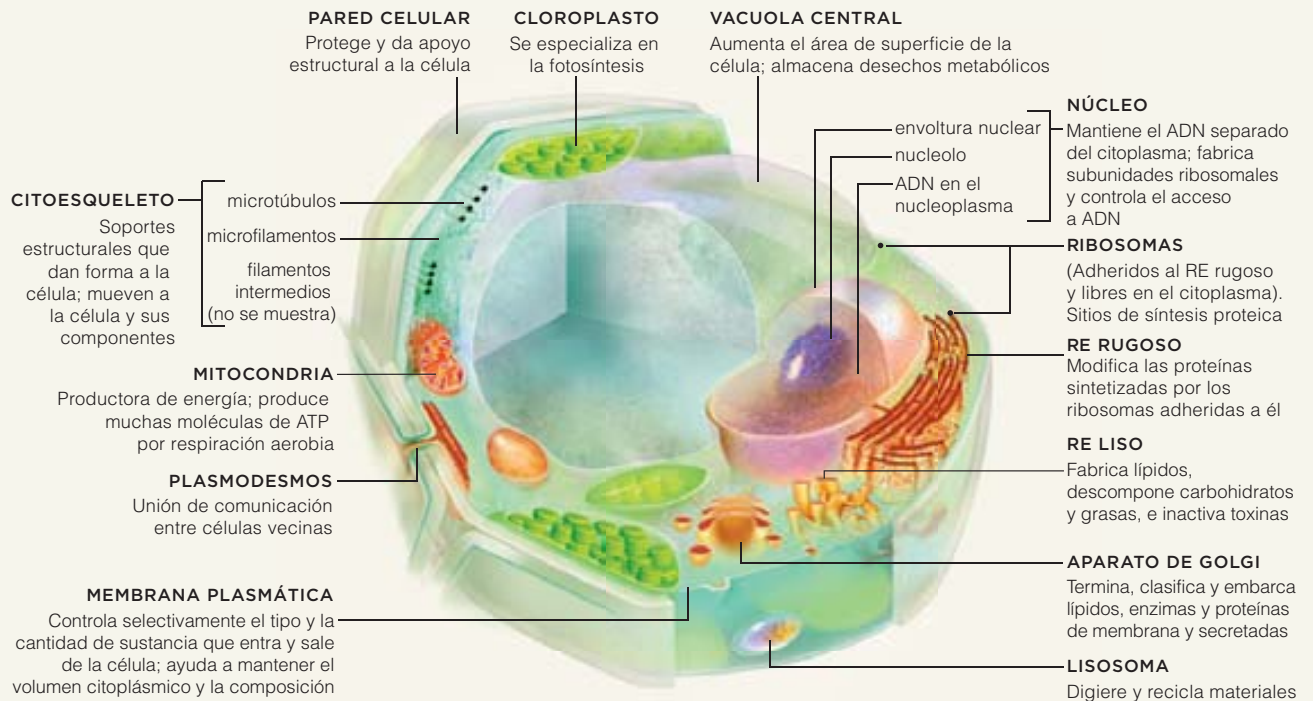
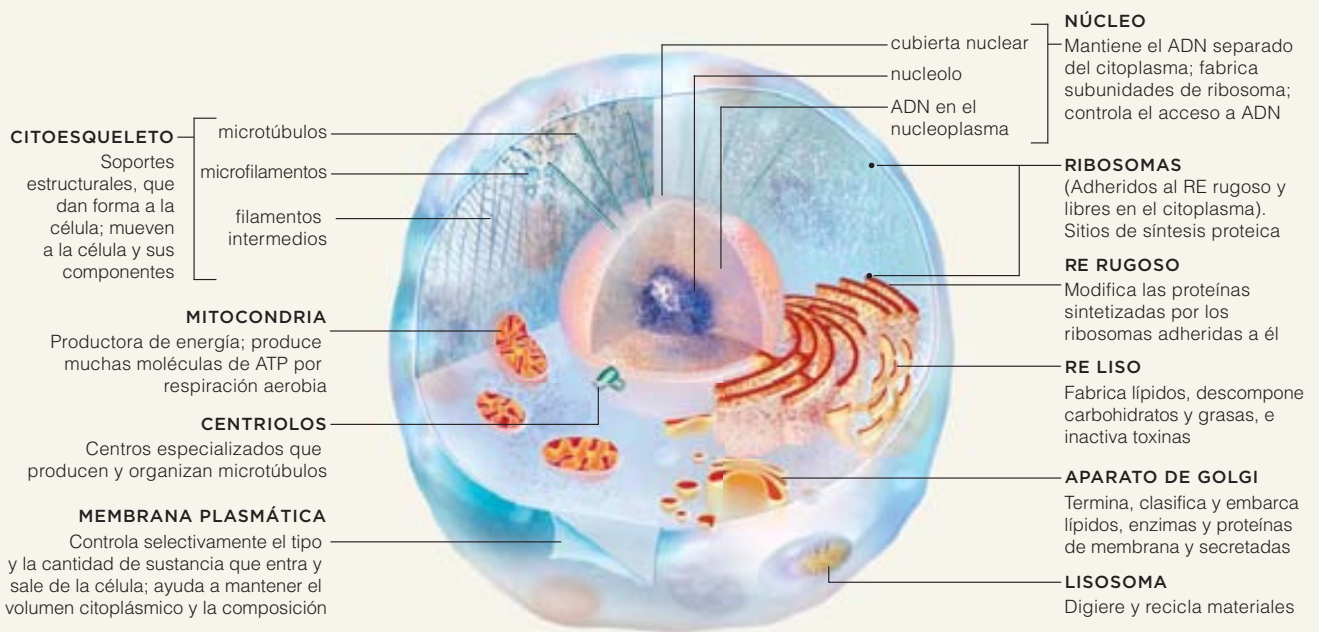


Figura 4.14 Microfotografías con microscopio de transmisión electrónica de células eucariontes. (a) Leucocito humano. (b) Célula fotosintética de una hoja de pasto Timothy.



a Componentes típicos de la célula vegetal



b Componentes típicos de la célula animal

Figura 4.15 Animada Organelos y estructuras típicas de (a) células vegetales y (b) células animales.

4.8 El núcleo

- El núcleo mantiene el ADN eucarionte lejos de reacciones potencialmente dañinas en el citoplasma.
- La cubierta nuclear controla el acceso al ADN.

El núcleo contiene todo el ADN de la célula eucarionte. Una molécula de ADN es suficientemente grande y el núcleo de la mayoría de los tipos de células eucariontes tiene muchas de ellas. Si pudiéramos sacar todas las moléculas de ADN del núcleo de una sola célula humana, desenrollarlas y unir las extremo con extremo, tendríamos una línea de ADN de aproximadamente 2 metros (6-1/2 pies) de largo. Este es mucho ADN para un núcleo microscópico.

El núcleo realiza dos funciones importantes. Primero, mantiene el material genético de la célula (su única copia de ADN) muy seguro. Aislado en su propio compartimiento, el ADN queda separado de la burbujeante actividad del citoplasma y de las reacciones metabólicas que podrían dañarla.

Segundo, la membrana nuclear controla el paso de moléculas entre el núcleo y el citoplasma. Por ejemplo, las células accesan su ADN al sintetizar ARN y proteínas, de modo que las diversas moléculas involucradas en este proceso deben entrar al núcleo y salir de él. La membrana nuclear sólo permite que ciertas moléculas la atraviesen en determinado momento y en cierta cantidad. Este control es otra medida de seguridad para el ADN, y también es una manera de que la célula regule la cantidad de ARN y proteínas que fabrica.

En la figura 4.16 se muestran los componentes del núcleo. En la tabla 4.2 se describen sus funciones. A continuación describiremos cada componente.

Tabla 4.2 Componentes del núcleo

Envoltura nuclear	Membrana doble llena de poros que controla el momento en que las sustancias entran y salen del núcleo.
Nucleoplasma	Porción interior semilíquida del núcleo.
Nucleolo	Masa redondeada de proteínas y copias de genes de ARN ribosomal que se emplean para construir subunidades ribosómicas.
Cromatina	Conjunto total de todas las moléculas de ADN y proteínas asociadas en el núcleo; todos los cromosomas de la célula.
Cromosoma	Una molécula de ADN y muchas proteínas asociadas a ella.

Envoltura nuclear

La membrana de un núcleo, o **envoltura nuclear**, consta de dos bicapas de lípidos plegadas juntas como una sola membrana. Como se ve en la figura 4.16, la bicapa más externa de la membrana es continua con la membrana de otro organelo, el retículo endoplásmico. (Discutiremos el retículo endoplásmico en la siguiente sección.)

Distintos tipos de proteínas de membrana están embebidos en las dos bicapas de lípidos. Algunos son receptores y transportadores; otros se agregan en diminutos poros que abarcan toda la membrana (figura 4.17). Estas moléculas y estructuras funcionan como sistemas de transporte de diversas moléculas a través de la membrana nuclear. Como ocurre con todas las membranas, el agua y los gases

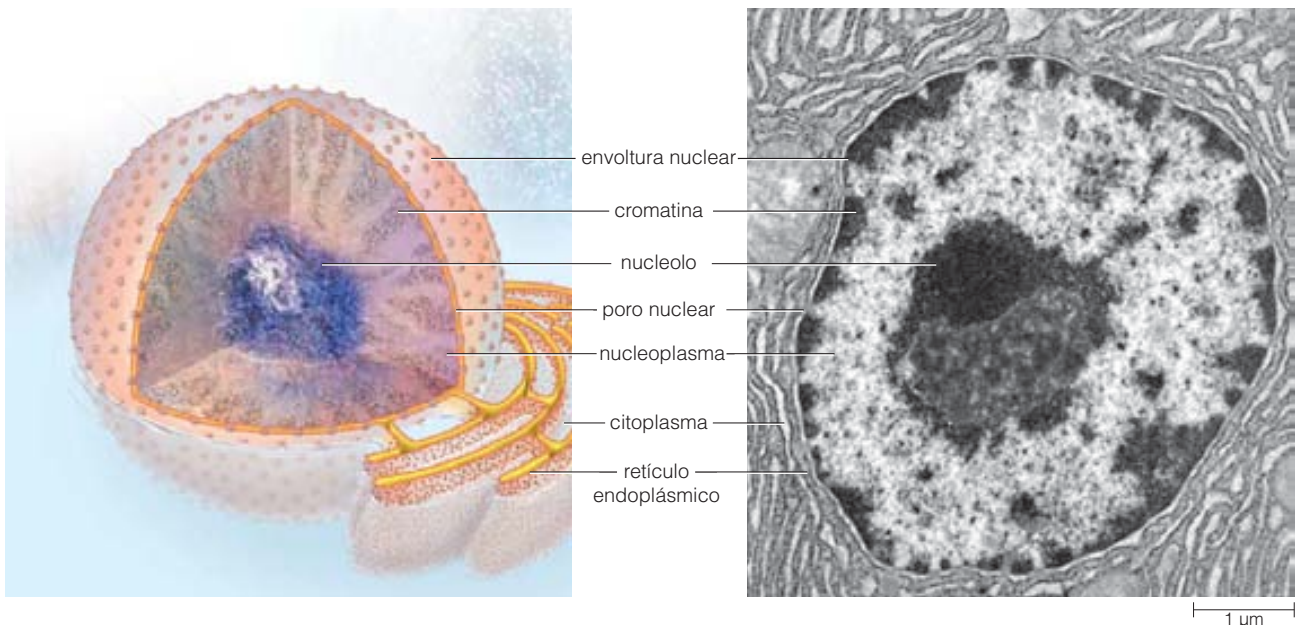


Figura 4.16 El núcleo. Fotografía obtenida con microscopio de transmisión electrónica, a la *derecha*, núcleo de una célula de páncreas de ratón.

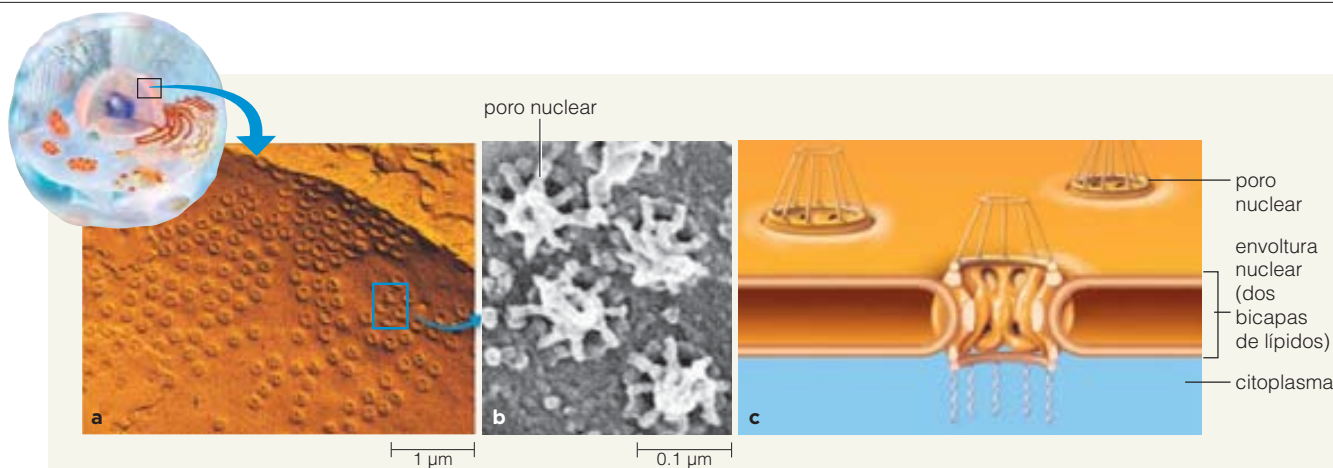


Figura 4.17 Animada Estructura de la envoltura nuclear. **(a)** La superficie externa de una envoltura nuclear se rompió, revelando los poros que abarcan las dos bicapas de lípidos. **(b)** Cada poro nuclear es un grupo organizado de proteínas de membrana que permite selectivamente que ciertas sustancias la atraviesen para entrar y salir del núcleo. **(c)** Diagrama de la estructura de la envoltura nuclear.

las atraviesan con libertad. Las demás sustancias sólo pueden atravesarla mediante transportadores y poros nucleares, ambos de los cuales son selectivos sobre las moléculas cuyo paso permiten.

Las proteínas fibrosas que se unen a la superficie interna de la envoltura nuclear, anclan las moléculas de ADN y las mantienen organizadas. Durante la división celular, estas proteínas ayudan a que la célula transmita el ADN a sus descendientes.

El nucleolo

La envoltura nuclear circunda al **nucleoplasma**, líquido viscoso similar al citoplasma. El núcleo también contiene por lo menos un **nucleolo**, región densa, de forma irregular, donde las subunidades de ribosoma se ensamblan para formar proteínas y ARN. Las subunidades atraviesan los poros nucleares hacia el citoplasma, donde se unen y tienen actividad en la síntesis proteica.

Cromosomas

Cromatina es el nombre de todo el ADN, junto con sus proteínas asociadas en el núcleo. El material genético de la célula eucarionte está distribuido entre un número específico de moléculas de ADN. Ese número es característico del tipo de organismo y del tipo de célula, pero varía ampliamente entre las especies. Por ejemplo, el núcleo de una célula normal de encino contiene 12 moléculas de ADN; el de una célula del cuerpo humano, 46, y el de una célula de cangrejo gigante, 208. Cada molécula de ADN, junto con las diversas proteínas unidas a ella se llama **cromosoma**.

Los cromosomas cambian de apariencia durante la vida de la célula. Cuando ésta no se está dividiendo, su cromatina tiene apariencia granulosa (como en la figura 4.16). Justo antes de que la célula se divida, el ADN de cada cromosoma se copia o duplica. Después, durante la división celular, los cromosomas se condensan y al hacerlo quedan visibles en las microfotografías. Los cromosomas tienen primero apariencia de hebras y después de bastones.

un cromosoma (una molécula sin duplicar de ADN)

un cromosoma (una molécula duplicada de ADN, parcialmente condensada)

un cromosoma (una molécula duplicada de ADN, completamente condensada)

En capítulos posteriores, examinaremos con más detalle la estructura dinámica y las funciones de los cromosomas.

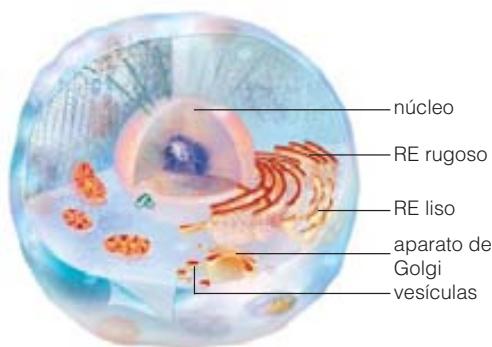
Para repasar en casa

¿Qué función tiene el núcleo de la célula?

- El núcleo protege y controla el acceso al material genético de la célula eucarionte: sus cromosomas.
- La envoltura nuclear es una bicapa doble de lípidos. Las proteínas embebidas en él, controlan el paso de moléculas entre el núcleo y el citoplasma.

- El sistema de endomembranas es un conjunto de organelos que sintetiza, modifica y transporta proteínas y lípidos.
- Conexión con Lípidos 3.4, Proteínas 3.5.

El **sistema de endomembranas** es una serie de organelos que interaccionan entre el núcleo y la membrana plasmática (figura 4.18). Su principal función es sintetizar lípidos, enzimas y proteínas para secreción o inserción en las membranas de la célula. También destruye toxinas, recicla desperdicios y tiene otras funciones especializadas. Los componentes del sistema varían entre diferentes tipos de células, pero a continuación presentamos los más comunes.



El retículo endoplásmico

El **retículo endoplásmico**, o RE, es una extensión de la envoltura nuclear. Forma un compartimiento continuo que se pliega una y otra vez formando sacos aplanados y tubulares. Los dos tipos de retículo endoplásmico se nombran según su apariencia en las microfotografías electrónicas. Muchos miles de ribosomas están unidos en la superficie externa del retículo endoplásmico rugoso (figura 4.18b). Los ribosomas sintetizan cadenas de polipéptidos, que se extruyen al exterior del retículo endoplásmico. Dentro del retículo endoplásmico, las proteínas se pliegan y adoptan su estructura terciaria. Algunas de las proteínas llegan a formar parte de la propia membrana del retículo endoplásmico; otras son transportadas a diferentes destinos en la célula.

Las células que sintetizan, almacenan y secretan muchas proteínas tienen mucho retículo endoplásmico rugoso. Por ejemplo, las células de la glándula pancreática (un órgano) rica en retículo endoplásmico fabrican y secretan enzimas que ayudan a digerir los alimentos en el intestino delgado.

El retículo endoplásmico liso no tiene ribosomas, de modo que no sintetiza proteínas (figura 4.18d). Algunos de los polipéptidos fabricados en el retículo endoplásmico rugoso terminan en el liso, como las enzimas. Dichas enzimas sintetizan casi todos los lípidos de la membrana de la célula. También descomponen carbohidratos, ácidos grasos y algunos fármacos y toxinas. En las células de músculo esquelético, un tipo especial de retículo endoplásmico liso llamado retículo sarcoplásmico almacena iones de calcio y tiene un papel en la contracción.

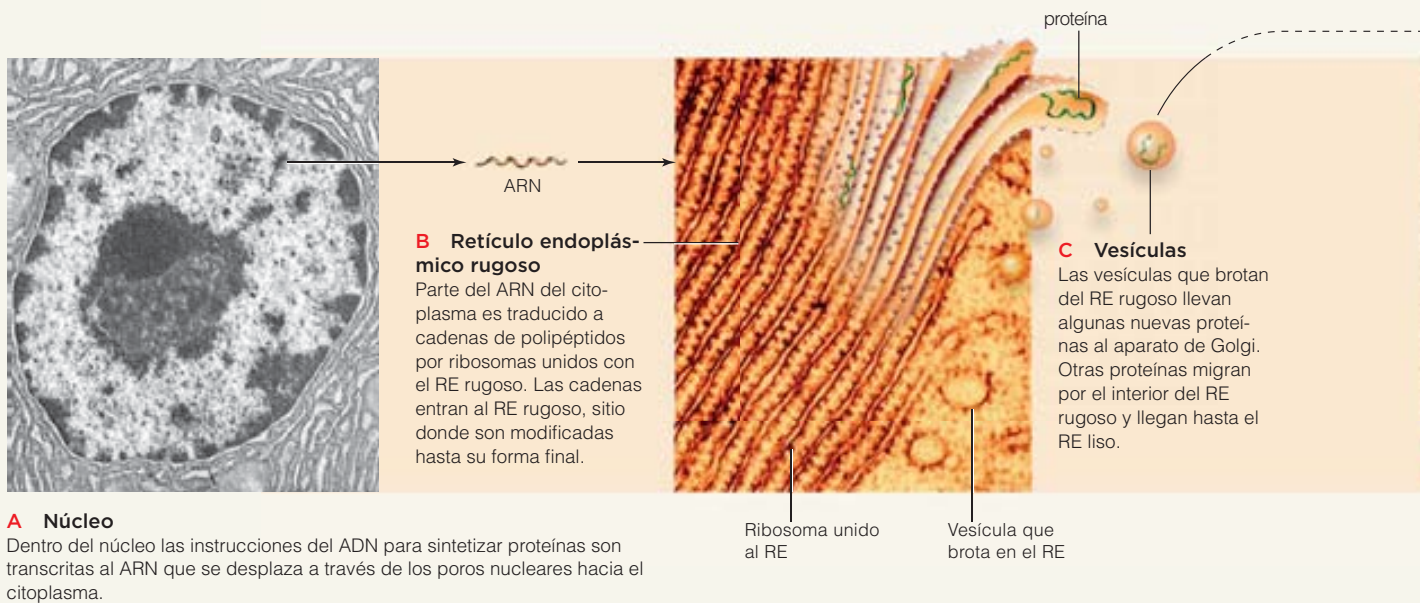


Figura 4.18 Animada Sistema de endomembrana, sitio donde se sintetizan lípidos y muchas proteínas y después son transportados a destinos en la membrana plasmática. En el capítulo 14 se describen los procesos de transcripción y traducción.

Vesículas

Las **vesículas** son pequeños organelos similares a sáculos recubiertos de membrana. Se forman en gran número y de diversos tipos, ya sea por sí solos o brotando de otros organelos o de la membrana plasmática.

Muchos tipos de vesículas transportan sustancias de un organelo a otro, o hacia adentro y hacia fuera de la membrana plasmática (figura 4.18c-f). Otros tipos tienen diferentes papeles. Por ejemplo, los **peroxisomas** contienen enzimas que digieren ácidos grasos y aminoácidos. Estas vesículas se forman y se dividen por sí solas. Los peroxisomas tienen diversas funciones, como inactivar el peróxido de hidrógeno, un subproducto tóxico de la descomposición de ácidos grasos. Las enzimas de los peroxisomas transforman el peróxido de hidrógeno en agua y oxígeno, o lo usan en reacciones para descomponer alcohol y otras toxinas. Al beber alcohol, los peroxisomas del hígado y las células hepáticas degradan casi la mitad de él.

Las células animales y vegetales contienen **vacuolas**. Aunque estas vesículas tienen apariencia vacía al microscopio, tienen un papel importante. Las vacuolas son como botes de basura: aíslan los desechos y disponen de ellos, y también otros desperdicios o materiales tóxicos. Una vacuola central, descrita en la sección 4.11, ayuda a la célula vegetal a mantener su tamaño y forma.

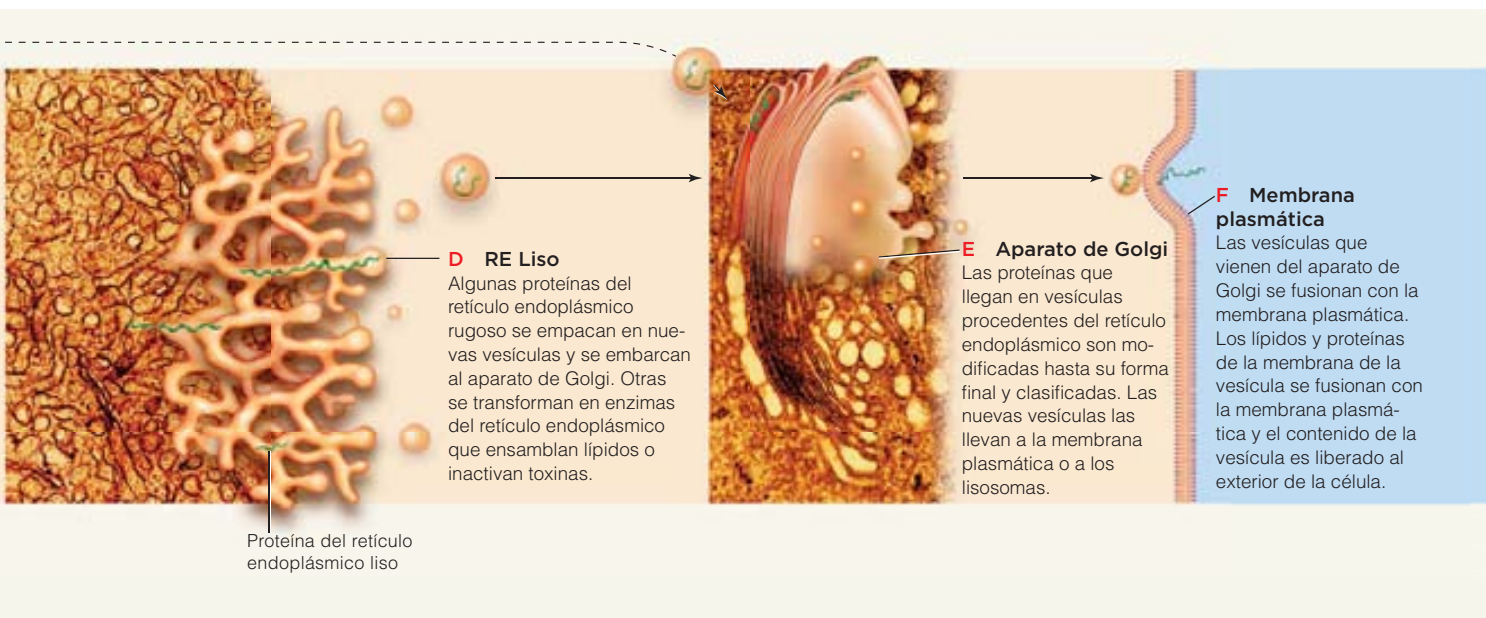
Aparato de Golgi

Muchas vesículas se fusionan con el **Aparato de Golgi** y vacían su contenido en él. Este organelo tiene una membrana plegada, que de manera típica, parece un apilamiento de *hot cakes* (figura 4.18e). Las enzimas del aparato de Golgi colocan los toques finales en las cadenas de polipéptidos y lípidos que llegan del retículo endoplásmico. Les unen grupos fosfato o azúcares, y escinden ciertas cadenas de polipéptidos. Los productos terminados (proteínas de membrana, proteínas para la secreción y enzimas) son clasificados y empacados en nuevas vesículas que los llevan a la membrana plasmática o a los **lisosomas**, los cuales son vesículas que contienen poderosas enzimas digestivas. Se fusionan con las vacuolas que llevan partículas o moléculas para desecho como componentes desgastados de la célula. Las enzimas lisosomales se vacían hacia otras vesículas y digieren su contenido en pedazos pequeños.

Para repasar en casa

¿Qué es el sistema de endomembranas?

- El sistema de endomembranas incluye el retículo endoplásmico liso y rugoso, las vesículas y el aparato de Golgi.
- Esta serie de organelos trabaja de manera conjunta, principalmente para sintetizar y modificar las proteínas, y lípidos de la membrana celular.



4.10 Mal funcionamiento de los lisosomas

■ Cuando los lisosomas no funcionan de manera correcta, algunos materiales celulares no se reciclan adecuadamente, con resultados devastadores.

■ Conexión con Mutaciones 1.4.

Los lisosomas sirven para disponer de desechos y como centros de reciclado. Las enzimas de su interior rompen las moléculas de gran tamaño en subunidades más pequeñas que la célula puede emplear como material para síntesis o eliminación. Distintos tipos de moléculas se descomponen gracias a diferentes enzimas lisosomales.

En algunas personas, una mutación genética provoca deficiencia o mal funcionamiento de una de las enzimas lisosomales. Como resultado, las moléculas que normalmente se romperían, comienzan a acumularse y el resultado puede ser mortal.

Por ejemplo, las células continuamente sintetizan, usan y descomponen gangliósidos, que son un tipo de lípido. Este recambio de lípidos es particularmente rápido en el desarrollo temprano. En la enfermedad de Tay-Sachs, la enzima responsable de descomponer los gangliósidos se pliega mal y es destruida. Con frecuencia, los lactantes afectados parecen normales los primeros meses, pero presentan síntomas conforme los gangliósidos se acumulan a niveles cada vez más altos dentro de sus células nerviosas. En 3 a 6 meses, el niño se pone irritable, apático y puede presentar convulsiones. A continuación padecerá ceguera, sordera y parálisis. Los niños afectados suelen morir antes de los cinco años (figura 4.19).

La mutación que provoca la enfermedad de Tay-Sachs es más prevalente en los judíos del este de Europa. Los sajones y los francocanadienses también tienen una incidencia más alta del promedio, pero la enfermedad de Tay-Sachs ocurre en todas las poblaciones. La mutación puede ser detectada en los padres prospectos por tamizado genético y en el feto por diagnóstico prenatal.

Los investigadores continúan explorando opciones para tratarla. Las terapias potenciales incluyen bloqueo de la síntesis de gangliósidos, uso de terapia genética para dar una versión normal de la enzima faltante al cerebro, o infusión de células sanguíneas normales de cordón umbilical. Todos los tratamientos aún se consideran experimentales, y el mal de Tay-Sachs todavía es incurable.



Figura 4.19 A Conner Hopf se le diagnosticó la enfermedad de Tay-Sachs a la edad de 71/2 meses. Murió a los 22 meses.

4.11 Otros organelos

■ Las células eucariontes fabrican la mayor parte del ATP en las mitocondrias.

■ Los organelos llamados plástidos tienen funciones de almacenamiento y fotosíntesis en las plantas y en algunos tipos de algas.

■ Conexiones con Metabolismo 3.2, ATP 3.7.

Mitocondria

La **mitocondria** es un tipo de organelo que se especializa en sintetizar ATP (figura 4.20). La respiración aerobia, que es una serie de reacciones que requiere oxígeno y se realiza dentro de la mitocondria, puede extraer más energía de los compuestos orgánicos que cualquier otra vía metabólica. Con cada inhalación, uno toma oxígeno principalmente para las mitocondrias que se encuentran en trillones de células del cuerpo que respiran aeróbicamente.

Las mitocondrias típicas miden de 1 a 4 micrómetros de largo y algunas hasta 10 micrómetros. Algunas de ellas son ramificadas. Estos organelos pueden cambiar de forma, dividirse en dos o fusionarse.

La mitocondria tiene dos membranas, una de ellas muy plegada dentro de la otra. Este ordenamiento da lugar a dos compartimientos. La respiración aerobia provoca que los iones de hidrógeno se acumulen entre las dos membranas causando que los iones fluyan a través de la membrana interna al interior de proteínas de transporte de membrana. Ese flujo impulsa la formación de ATP.

Casi todas las células eucariontes tienen mitocondrias, pero las procariontes no (sintetizan ATP en sus paredes celulares y citoplasma). El número de mitocondrias varía según el tipo de célula y organismo. Por ejemplo, una levadura unicelular (un tipo de hongo) podría tener una sola mitocondria; una célula de músculo esquelético humano puede tener mil o más. Las células con gran demanda de energía tienden a presentar mitocondrias profusas.

Las mitocondrias se asemejan a bacterias en su tamaño, forma y bioquímica. Tienen su propio ADN, que es similar al ADN bacteriano, se dividen independientemente de la célula, y tienen sus propios ribosomas. Dichos indicios condujeron a la teoría de que las mitocondrias evolucionaron a partir de bacterias aerobias que comenzaron a residir de manera permanente dentro de una célula huésped. Por la teoría de la endosimbiosis, se considera que una célula fue fagositada por otra o entró a ella como parásito, pero no fue digerida. Esa célula conservó su membrana plasmática intacta y se reprodujo dentro de su huésped y con el tiempo los descendientes de la célula se hicieron residentes permanentes, ofreciendo al huésped el beneficio de ATP adicional. Las estructuras y funciones que anteriormente requería para vivir independientemente, ya no fueron necesarias y se perdieron con el transcurso del tiempo. Los descendientes posteriores evolucionaron formando mitocondrias. Exploraremos evidencia para la teoría de la endosimbiosis en la sección 20.4.

Plástidos

Los **plástidos** son organelos recubiertos de membrana que tienen funciones en la fotosíntesis o de almacenamiento en células vegetales y de algas. Los cloroplastos, cromoplastos y amiloplastos son tipos comunes de plástidos.

Las células fotosintéticas de las plantas y muchos protistas contienen **cloroplastos**; organelos especializados en la fotosíntesis. La mayoría de los cloroplastos tienen forma oval o de disco. Dos membranas externas encierran un interior semilíquido llamado estroma (figura 4.21), el cual contiene enzimas y el ADN del propio cloroplasto. En el interior del estroma, una tercera membrana muy replegada forma un solo compartimiento. Los pliegues se asemejan a discos planos apilados, estas pilas se llaman grana. La fotosíntesis se realiza en esta membrana que recibe el nombre de membrana tilacoide.

La membrana tilacoide incorpora muchos pigmentos y diversas proteínas. Los pigmentos más abundantes son las clorofilas, con apariencia verde. En el proceso de la fotosíntesis, los pigmentos y otras moléculas atrapan la energía solar para realizar síntesis de ATP y la coenzima NADPH. A continuación éstos se emplean dentro del estroma para sintetizar carbohidratos a partir de dióxido de carbono y agua. Describiremos el proceso fotosintético con más detalle en el capítulo 7.

En muchos aspectos, los cloroplastos se asemejan a las bacterias fotosintéticas, y como la mitocondria, quizá hayan evolucionado por endosimbiosis.

Los cromoplastos sintetizan y almacenan pigmentos distintos de las clorofilas. Tienen abundantes carotenoides, pigmento que imparte color a muchas flores, hojas, frutas y raíces anaranjadas o rojas. Por ejemplo, cuando el tomate madura sus cloroplastos verdes se transforman en cromoplastos rojos, y el color del fruto cambia.

Los amiloplastos son plástidos no pigmentados que de manera típica almacenan granos de almidón. Son particularmente abundantes en las células de tallos, tubérculos (tallos subterráneos) y semillas. Los amiloplastos llenos de almidón son densos; en algunas células vegetales tienen funciones de organelos para percepción de la gravedad.

La vacuola central

Los aminoácidos, azúcares, iones, desechos y toxinas se acumulan en el interior de agua de la **vacuola central** de la célula vegetal. La presión del líquido en la vacuola central mantiene a las células vegetales (y a las estructuras como tallos y hojas) firmes. En general, la vacuola central ocupa de 50 a 90% del interior de la célula junto con el citoplasma, confiando a una zona angosta entre este organelo de gran tamaño y la membrana plasmática. En la figura 4.14b se muestra un ejemplo.

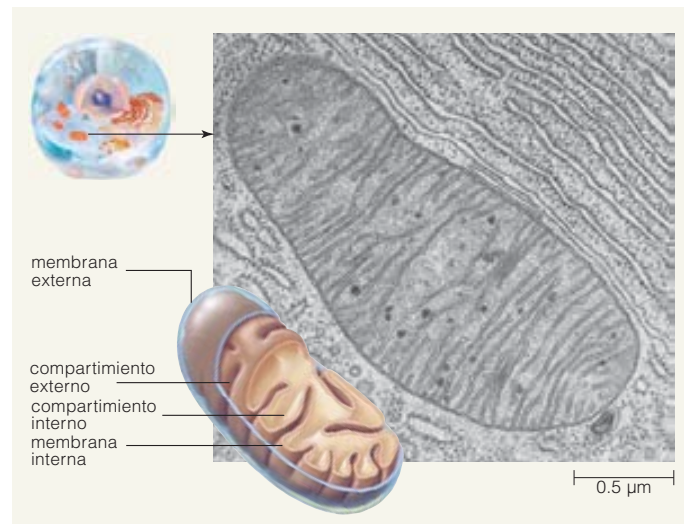


Figura 4.20 Diagrama y micrografía con microscopio de transmisión electrónica de una mitocondria. Este organelo se especializa en producir grandes cantidades de ATP.

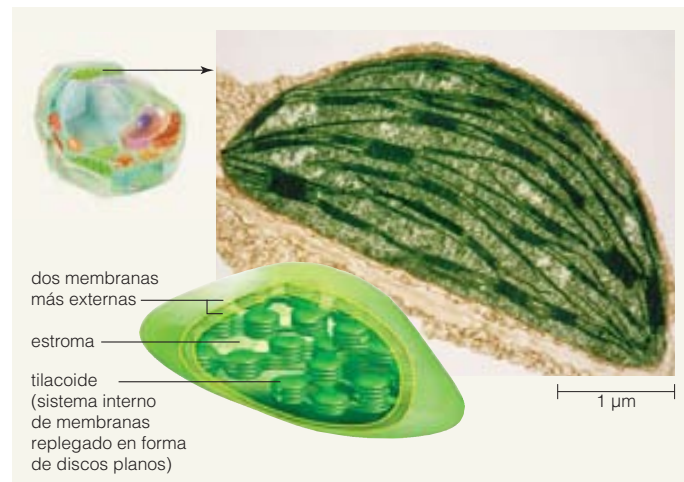


Figura 4.21 Animada El cloroplasto, característica de definición de las células eucariontes fotosintéticas. *Derecha*, micrografía con microscopio de transmisión electrónica de un cloroplasto de hoja de tabaco (*Nicotiana tabacum*). Los parches más claros son núcleos donde se encuentra almacenado el ADN.

Para repasar en casa

¿Cuáles son algunos otros organelos especializados de los eucariontes?

- Las mitocondrias son organelos eucariontes que producen ATP a partir de compuestos orgánicos en reacciones que requieren oxígeno.
- Los cloroplastos son plástidos que realizan la fotosíntesis.
- La presión del líquido en la vacuola central mantiene firmes las células vegetales.

■ A menudo se observa una pared o alguna otra cubierta protectora entre la membrana plasmática de una célula y sus alrededores.

■ Conexión con Tejidos 1.1.

Paredes de las células eucariontes

Igual que la mayoría de las células procariontes, muchos tipos de células eucariontes tienen una pared celular en torno a la membrana plasmática. Dicha pared es una estructura porosa que sirve de protección, da apoyo e imparte forma a la célula. El agua y los solutos la atraviesan con facilidad hacia el interior y proceden de la membrana plasmática. Las células no podrían vivir sin este tipo de intercambios.

Las células animales no tienen paredes, pero las células vegetales y muchas células de protistas y fungales sí las tienen. Por ejemplo, una célula vegetal joven secreta pectina y otros polisacáridos a la superficie externa de su membrana plasmática. Esta cobertura pegajosa se comparte entre células adyacentes, y las mantiene unidas. Cada célula forma a continuación una **pared primaria**, secretando cadenas de celulosa hacia la cubierta. Parte de la cubierta se mantiene como lamela intermedia, capa pegajosa entre las paredes primarias de células vegetales vecinas (figura 4.22a,b).

Por ser delgada y flexible, la pared primaria permite que la célula vegetal en crecimiento aumente de tamaño. Las células vegetales que sólo tienen pared primaria delgada

pueden cambiar de forma al desarrollarse. En la madurez, las células de algunos tejidos vegetales dejan de aumentar de tamaño y comienzan a secretar material hacia la superficie interna de la pared primaria. Estos depósitos forman una **pared secundaria** firme, del tipo que se muestra en la figura 4.22b. Uno de los materiales depositados es la **lignina**, que es un polímero complejo de alcoholes que constituye hasta 25% de la pared secundaria de las células en los tallos y raíces más antiguos. Las partes vegetales lignificadas son más resistentes a prueba de agua, y menos susceptibles al ataque de organismos que los tejidos más jóvenes.

La **cutícula** es una cobertura protectora constituida por secreciones de la célula. En las plantas, la cutícula semitransparente ayuda a proteger las superficies expuestas de las plantas blandas y limita las pérdidas de agua en días secos y cálidos (figura 4.23).

Matrices entre las células

La mayoría de las células de los organismos multicelulares están rodeadas y organizadas en la **matriz extracelular** (ME). Esta mezcla sin vida de proteínas fibrosas y polisacáridos es secretada por las células, y varía según el tipo de tejido. Sirve de apoyo y anclaje a la célula, separa los tejidos y tiene funciones en la señalización celular.

Las paredes primarias en la célula son cierto tipo de matriz extracelular, que en los vegetales es mayormente celulosa. La matriz extracelular de los hongos es principal-

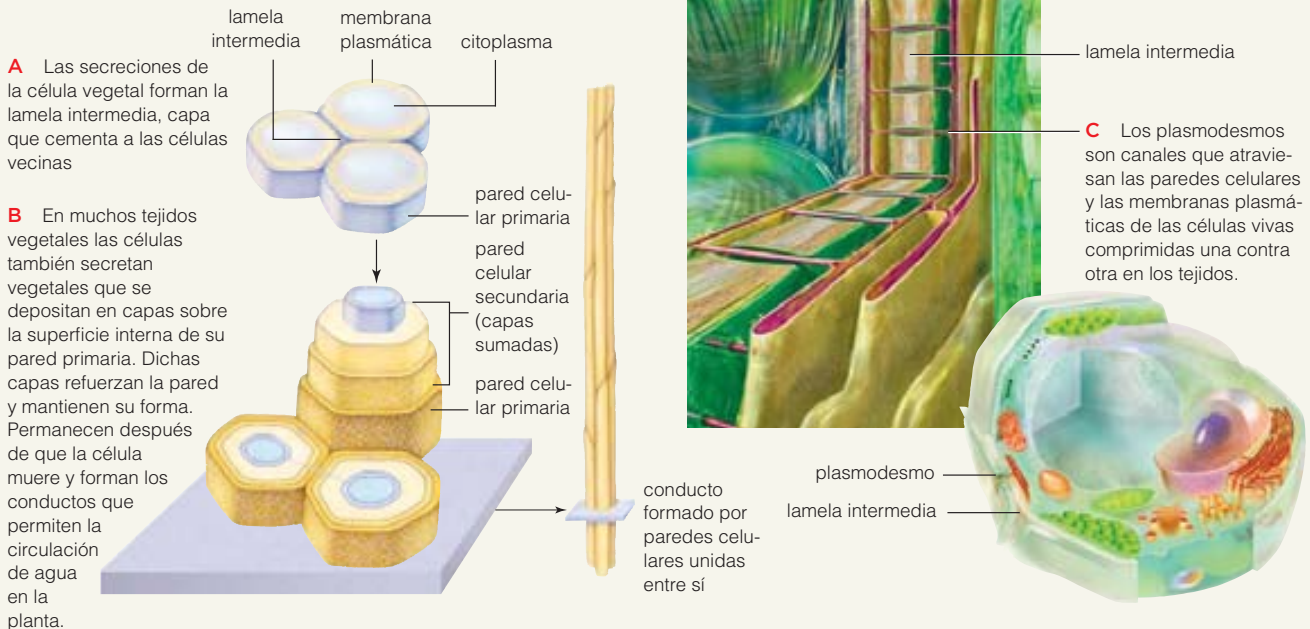


Figura 4.22 Animada Algunas características de la pared de las células vegetales.

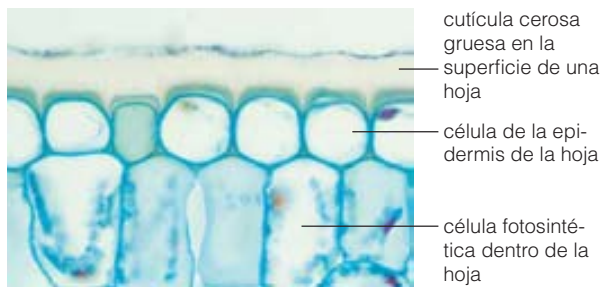


Figura 4.23 La cutícula de las plantas es una cubierta cerosa, a prueba de agua, secretada por células vivas.



Figura 4.24 Célula viva rodeada por tejido óseo endurecido, que constituye el principal material estructural del esqueleto de la mayoría de los vertebrados.

mente quitina (sección 3.3). En la medida de los animales, la matriz es extracelular, consta de diversos tipos de carbohidratos y proteínas, y es la base de la organización en tejidos, y suministra apoyo estructural. Por ejemplo, el hueso es principalmente matriz extracelular (figura 4.24). La matriz extracelular ósea es principalmente colágeno, una proteína fibrosa que se endurece gracias a depósitos minerales.

Uniones celulares

Una célula rodeada por pared u otras secreciones no se encuentra aislada, pues aún puede interactuar con otras células y sus alrededores. En especies multicelulares, este tipo de interacción ocurre a través de las **uniones celulares**, que son estructuras que conectan a las células con otras vecinas y con el entorno. Las células envían y reciben iones, moléculas o señales a través de ciertas uniones. Otros tipos ayudan a las células a reconocerse y pegarse unas con otras y con la matriz extracelular.

En las plantas hay canales llamados plasmodesmos que se extienden a través de la pared primaria de dos células adyacentes, conectando el citoplasma de las células (figura 4.22c). Las sustancias como el agua, los iones, los nutrientes y las moléculas señalizadoras pueden fluir con rapidez de una célula a otra a través de plasmodesmos.

Hay tres tipos de uniones intercelulares comunes en la mayoría de los tejidos animales: uniones estrechas, uniones adherentes y uniones gap (figura 4.25). Las uniones estrechas conectan a las células que recubren las superficies y cavidades internas de los animales. Estas uniones sellan a las células fuertemente una con otra, de modo que el líquido no pueda atravesarla. Las que se encuentran en vías digestivas impiden que el líquido gástrico escape del estómago y dañe los tejidos internos. Las uniones adherentes anclan las células entre sí y con la matriz extracelular; refuerzan los tejidos contráctiles, como el músculo cardíaco. Las uniones gap son canales abiertos que conectan el citoplasma de células adyacentes; se asemejan a los plasmodesmos de las plantas. Las uniones estrechas permiten que regiones completas de células respondan a un solo estímulo. Por ejemplo, en el músculo cardíaco, una señal de contracción atraviesa instantáneamente de una célula a

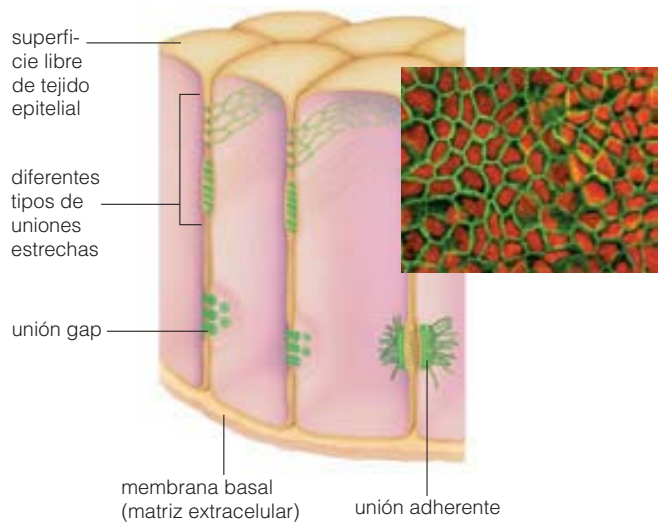


Figura 4.25 Animada Uniones celulares en los tejidos animales. En la microfotografía, un arreglo continuo de uniones estrechas (color verde) sella las superficies vecinas de membranas de células de riñón. El ADN en el interior del núcleo de cada célula se indica en rojo.

otra a través de uniones de brecha, de modo que todas las células se contraen a manera de unidad.

Para repasar en casa

¿Qué estructuras se forman en el exterior de las células eucariontes?

- Las células de muchos protistas, casi todos los hongos y todas las plantas, tienen una pared porosa en torno a la membrana plasmática. Las células animales carecen de pared.
- Las secreciones de las células vegetales forman una cutícula cerosa que ayuda a proteger las superficies expuestas de las plantas blandas.
- Las secreciones celulares forman matrices extracelulares entre las células en muchos tejidos.
- Las células realizan conexiones estructurales y funcionales entre sí y con la matriz extracelular en los tejidos.

4.13 El citoesqueleto dinámico

- Las células eucariontes tienen una red interna extensa y dinámica llamada citoesqueleto.
- Conexiones con Estructura y funcionamiento de las proteínas 3.5, 3.6.

Entre el núcleo y la membrana plasmática de las células eucariontes se encuentra el **citoesqueleto**; sistema interconectado formado por muchos filamentos proteicos. Partes de este sistema refuerzan, organizan y mueven las estructuras de la célula a menudo de toda ella. Algunos son permanentes; otros se forman sólo en determinados momentos. En la figura 4.26 se muestran varios tipos.

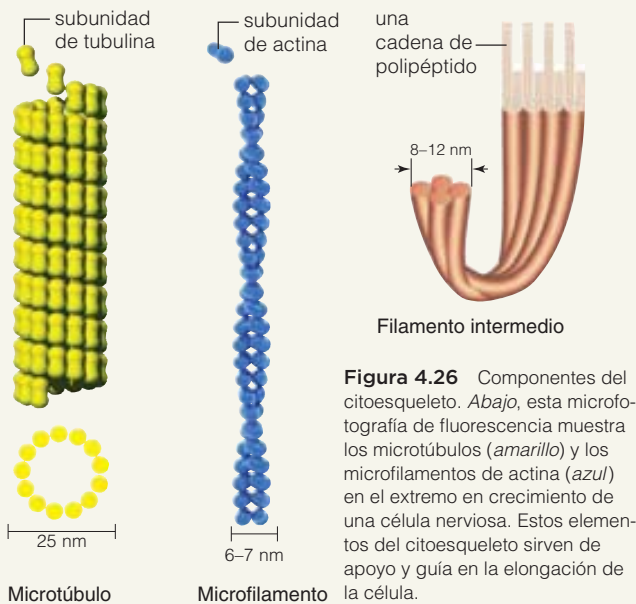
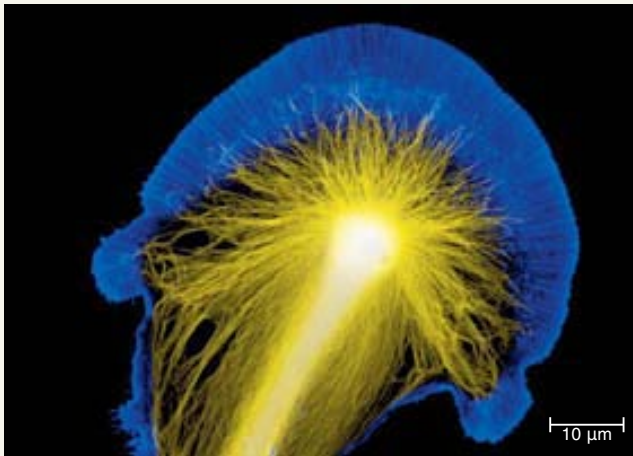


Figura 4.26 Componentes del citoesqueleto. Abajo, esta micrografía de fluorescencia muestra los microtúbulos (amarillo) y los microfilamentos de actina (azul) en el extremo en crecimiento de una célula nerviosa. Estos elementos del citoesqueleto sirven de apoyo y guía en la elongación de la célula.



Los **microtúbulos** son cilindros largos y huecos que constan de subunidades de la proteína tubulina. Forman un andamiaje dinámico para diversos procesos celulares. Se ensamblan con rapidez cuando se necesitan y se desensamblan cuando ya no son útiles. Por ejemplo, algunos de los microtúbulos que se ensamblan antes de que se divida una célula eucarionte separan a los cromosomas duplicados de la célula y después se desensamblan. Otro ejemplo son los microtúbulos que se forman en el extremo en crecimiento de una célula nerviosa joven, sirviendo de apoyo y guía para su elongación en determinado sentido.

Los **microfilamentos** son fibras que constan principalmente de subunidades de la proteína globular actina. Refuerzan o modifican la forma de las células eucariontes. Los arreglos con enlaces cruzados, en forma de macizos o en forma de gel de microfilamentos constituyen la corteza celular, malla de refuerzo bajo la membrana plasmática. Los microfilamentos de actina que se forman en el borde de la célula la arrastran o extienden en determinado sentido (figura 4.26). En las células musculares, los microfilamentos de miosina y actina actúan para producir la contracción.

Los **filamentos intermedios** constituyen las partes más estables del citoesqueleto de la célula. Refuerzan y mantienen las estructuras de célula y tejidos. Por ejemplo, algunos filamentos intermedios llamados láminas forman una capa que da apoyo estructural a la superficie interna de la envoltura del núcleo.

Todas las células eucariontes tienen microtúbulos similares y microfilamentos. A pesar de la uniformidad, ambos tipos de elementos desempeñan papeles diversos. ¿Cuáles? Interactúan con proteínas accesorias, como las **proteínas motoras** que mueven partes de la célula en determinado sentido cuando reciben energía continua del ATP.

La célula es como una estación de tren durante un día ocupado; en ella se transportan moléculas por el interior de microtúbulos y microfilamentos que son como los vagones del tren ensamblados dinámicamente. Las proteínas motoras son los vagones que viajan por las vías (figura 4.27).

Algunas proteínas motoras desplazan cromosomas, mientras que otras desplazan un microtúbulo sobre otro. Algunos van a lo largo de los rieles en células nerviosas que se extienden desde la columna vertebral hasta los dedos de los pies. Muchos motores están organizados en serie y cada uno desplaza alguna vesícula una parte del camino a lo largo de las vías antes de cederla en la siguiente línea. En las células vegetales, las cinesinas alejan los cloroplastos lejos de luz demasiado intensa, o hacia una fuente luminosa cuando hay poca luz.

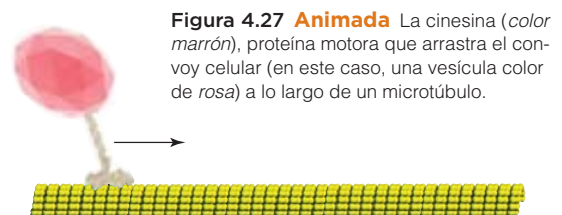


Figura 4.27 Animada La cinesina (color marrón), proteína motora que arrastra el convoy celular (en este caso, una vesícula color rosa) a lo largo de un microtúbulo.

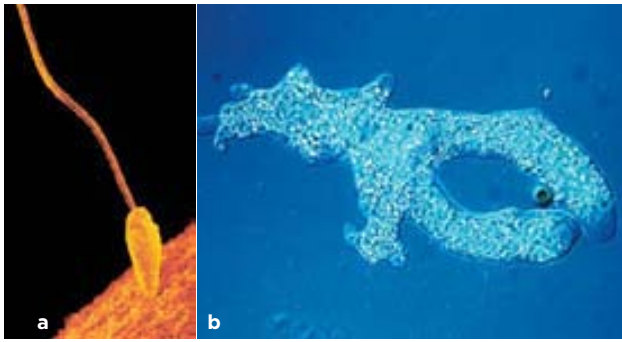


Figura 4.28 (a) Flagelo de un espermatozoide humano a punto de penetrar al óvulo. (b) Una ameba depredadora (*Chaetochyris carolinense*) que extiende dos pseudópodos en torno a este pedazo de alimento; un alga verde unicelular (*Pandorina*).

Flagelos y pies falsos

Hay arreglos organizados de microtúbulos en los **flagelos eucariontes** y **cilios**, estructuras similares a látigos que impulsan a células como los espermatozoides en el medio líquido (figura 4.28a). Los flagelos tienden a ser más largos y menos profusos que los cilios. El batir coordinado de los cilios impulsa a las células móviles a través de los líquidos, y agita el líquido que rodea a las células estacionarias. Por ejemplo, el movimiento coordinado de los cilios de los miles de células que recubren las vías respiratorias impide que lleguen partículas a los pulmones.

Hay un arreglo especial de microtúbulos que se extiende a lo largo de un flagelo o cilio. Este arreglo 9+2 consta de nueve pares de microtúbulos que circundan a otro par que se encuentra en el centro (figura 4.29). El arreglo está estabilizado gracias a una estructura similar a la de una rueda de carreta. Los microtúbulos crecen a partir de un organelo con forma de barril llamado **centriolo**, que permanece debajo del arreglo terminado y como cuerpo basal.

Las amebas y otros tipos de células eucariontes forman **pseudópodos**, o “pies falsos” (figura 4.28b). A medida que estos lóbulos irregulares temporales se abultan hacia el exterior, desplazan la célula y engloban algún blanco, como una presa. Los microfilamentos al elongarse obligan al lóbulo a avanzar en determinado sentido. Las proteínas motoras unidas a los microfilamentos arrastran la membrana plasmática junto con ellos.

Para repasar en casa

¿Qué es el citoesqueleto?

- El citoesqueleto formado por filamentos de proteína constituye la base de la forma de la célula eucarionte, su estructura interna y sus movimientos.
- Los microtúbulos organizan la célula y ayudan a mover sus partes. Las redes de microfilamentos refuerzan la superficie celular. Los filamentos intermedios refuerzan células y tejidos y mantienen su forma.
- Cuando reciben energía del ATP, las proteínas motoras se desplazan a lo largo de rieles de microtúbulos y microfilamentos. Como parte de cilios, flagelos y pseudópodos, sirven para impartir movimiento a la célula.



Figura 4.29 Animada Flagelos y cilios de células eucariontes.

En la actualidad se encuentran disponibles en el supermercado carne de res, de pollo, leche y frutos irradiados. Por ley, los alimentos irradiados deben ir marcados con el símbolo de la derecha. Los artículos que llevan este símbolo han sido expuestos a radiaciones, aunque no son radiactivos en sí. Irradiar alimentos frescos permite matar las bacterias y prolongar su vida en anaquel. Sin embargo, algunos se preocupan por la posibilidad de que el proceso



¿Por qué opción votarías?

Muchos alimentos frescos son irradiados para matar las bacterias contaminantes. ¿Desearías ingerir alimentos irradiados? Consulta más detalles en CengageNOW y después vota en línea.

de irradiación altere el alimento, produciendo productos químicos dañinos.

Resumen

Secciones 4.1-4.3 Todos los organismos constan de una o más **células**. La **teoría celular** dice que la célula es la unidad más pequeña de la vida, y forma la base de continuidad de los seres vivos. La proporción entre su **superficie** y su **volumen** limita el tamaño de la célula.

Todas las células comienzan a vivir con **membrana plasmática**, **núcleo** (en las **células eucariontes**) o **nucleoide** (en las **células procariontes**) y **citoplasma**, en el cual se encuentran en suspensión estructuras como los **ribosomas**. La **bicapa de líquidos** es el fundamento de toda membrana celular. Diferentes tipos de microscopios usan luz o electrones para revelar los detalles de las células.

- Usa las interacciones de CengageNOW para investigar la estructura básica de la membrana y los límites físicos del tamaño de la célula.
- Usa la animación de CengageNOW para aprender el funcionamiento de diversos tipos de microscopios.

Secciones 4.4, 4.5 Las bacterias y las arqueas son procariontes (tabla 4.3). No tienen núcleo. Muchos tienen una **pared celular** y uno o más **flagelos** o **pili**. Las **biopelículas** son ordenamientos comunales de seres vivos formados por bacterias y otros microbios.

- Usa la animación de CengageNOW para observar la estructura de una célula procarionte.

Secciones 4.6-4.11 Las células procariontes inician su vida con un núcleo y otros **organelos** recubiertos de membrana. El núcleo contiene el **nucleoplasma** y los **nucleolos**. La **cromatina** del núcleo de la célula eucarionte se divide en un número característico de **cromosomas**. Los poros receptores y proteínas de transporte de la **envoltura nuclear** controlan el desplazamiento de moléculas que entran y salen del núcleo.

El **sistema de endomembranas** incluye el **retículo endoplásmico** liso y el rugoso, las **vesículas** y el **aparato de Golgi**. Este conjunto de organelos tiene funciones de captación y modificación de lípidos y proteínas; también recicla moléculas y partículas como partes desgastadas de la célula e inactiva toxinas.

Las **mitocondrias** producen ATP descomponiendo compuestos orgánicos en la vía de respiración aerobia, que requiere oxígeno. Los **cloroplastos** son **plástidos** que se especializan en la fotosíntesis. Otros organelos son los **peroxisomas**, **lisosomas** y **vacuolas** (incluyendo las **vacuolas centrales**).

- Usa la interacción de CengageNOW para observar los principales tipos de organelos eucariontes.
- Usa las animaciones de CengageNOW para observar la membrana nuclear y el sistema de endomembrana.
- Usa la animación de CengageNOW para mirar un cloroplasto.

Sección 4.12 Las células de la mayoría de los procariontes, hongos, protistas y otras células vegetales tienen una pared en torno a su membrana plasmática. Las células más antiguas de

las plantas secretan una pared secundaria rígida que contiene **lignina** dentro de su pared **primaria flexible**. Muchos tipos de células eucariontes también secretan una **cutícula**. Los plasmodesmos conectan a las células vegetales. Las **uniones celulares** conectan a las células animales entre sí y con la **matriz extracelular** (ME).

- Estudia la estructura de las paredes y uniones celulares empleando la animación de CengageNOW.

Sección 4.13 Las células eucariontes tienen un **citosqueleto**. La **corteza celular** consta de **filamentos intermedios**. Las **proteínas motoras** que son la base del movimiento interactúan con **microfilamentos** en los **pseudópodos**, o (en los **cilios** y **flagelo eucariontes**) en los **microtúbulos** que crecen a partir de los **centríolos**.

- Aprende más sobre los elementos del citoesqueleto y sus acciones con la animación de CengageNOW.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. _____ es la unidad más pequeña de la vida.
2. Cierto o falso: algunos protistas son eucariontes.
3. Las membranas celulares constan principalmente de _____.
4. A diferencia de las células eucariontes, las células procariontes _____.
 a. carecen de membrana plasmática c. no tienen núcleo
 b. tienen ARN, pero no tienen ADN d. a y c
5. Los organelos recubiertos de membrana son una característica típica de las células _____.
6. La principal función del sistema de endomembrana es sintetizar y modificar _____ y _____.
7. Las subunidades del ribosoma se sintetizan dentro de _____.
8. Ninguna célula animal tiene _____.
9. Di si la siguiente afirmación es cierta o falsa: la membrana plasmática es el componente más externo de todas las células. Explica tu respuesta.
10. Las enzimas contenidas en _____ descomponen los organelos desgastados, las bacterias y otras partículas.
11. Relaciona cada componente celular con su función.
 _____ mitocondria a. síntesis de proteínas
 _____ cloroplasto b. se asocia con los ribosomas
 _____ ribosoma c. ATP por descomposición de azúcares
 _____ retículo endoplásmico liso d. clasifica y embarca
 _____ aparato de Golgi e. ensambla lípidos, otras tareas
 _____ retículo endoplásmico rugoso f. fotosíntesis
- Visita [CengageNOW](#) para encontrar preguntas adicionales.

Ejercicio de análisis de datos

Una forma anormal de la proteína motora dineína provoca el síndrome de Kartagener, trastorno genético que se caracteriza por sinusitis crónica e infecciones pulmonares. La mucosidad espesa que se colecta en las vías respiratorias se forma a partir de biopelículas, y la actividad bacteriana e inflamaciones resultantes dañan los tejidos.

Los varones afectados pueden producir espermatozoides, pero son infértiles (figura 4.30). Algunos de ellos logran ser padres cuando un médico inyecta sus espermatozoides directamente a los óvulos. Examina la figura 4.30 y explica por qué la dineína anormal podría provocar los efectos observados.

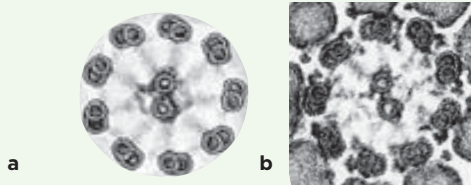


Figura 4.30 Corte transversal del flagelo de un espermatozoide de (a) un varón afectado por el síndrome de Kartagener y (b) un varón no afectado.

Pensamiento crítico

1. En un episodio clásico de *Star Trek*, una amiba gigante engloba toda una nave espacial. El Dr. Spock rompe la célula en pedazos antes de que se reproduzca. Piensa por lo menos en una objeción que un biólogo plantearía respecto a esta escena.
2. Muchas células vegetales forman una pared secundaria en la superficie interna de su pared primaria. Especula sobre el motivo por el cual la pared secundaria no se forma sobre la superficie externa.
3. Un estudiante examina diferentes muestras con microscopio de transmisión electrónica. Descubre un organismo unicelular marcando en un estanque de agua dulce (*abajo*).
¿Qué estructuras se pueden identificar en este organismo? ¿Se trata de una célula procarionte o eucarionte? ¿Podrías ser más específico acerca del tipo de célula basándote en lo que sabes de la estructura celular? Examina la sección 22.2 para comprobar tus respuestas.



Tabla 4.3 Resumen de los componentes típicos de las células procariontes y eucariontes

Componente de la célula	Principales funciones	Procarionte	Eucarionte			
		Bacteria Archaea	Protistas	Hongos	Plantas	Animales
Pared celular	Protección, soporte estructural.	*	*	✓	✓	—
Membrana plasmática	Control de sustancias que entran y salen de la célula.	✓	✓	✓	✓	✓
Núcleo	Separación física del ADN del citoplasma.	—*	✓	✓	✓	✓
ADN	Codifica información hereditaria.	✓	✓	✓	✓	✓
Nucleolo	Ensamble de subunidades ribosomales.	—	✓	✓	✓	✓
Ribosoma	Síntesis de proteínas.	✓	✓	✓	✓	✓
Retículo endoplásmico (RE)	Síntesis y modificación de proteínas de membrana; síntesis de lípidos.	—	✓	✓	✓	✓
Aparato de Golgi	Modificación final de proteínas de membrana; clasificación y empaque de lípidos y proteínas en vesículas.	—	✓	✓	✓	✓
Lisosoma	Digestión intracelular.	—	✓	*	*	✓
Centriolo	Organización de elementos del citoesqueleto.	★	✓	✓	*	✓
Mitocondria	Formación de ATP.	—	✓	✓	✓	✓
Cloroplasto	Fotosíntesis.	—	*	—	✓	—
Vacuola central	Almacenamiento.	—	—	*	✓	—
Flagelo bacteriano	Locomoción en entornos líquidos.	*	—	—	—	—
Flagelo o cilio con arreglo de microtúbulos 9+2	Locomoción o desplazamiento en entornos líquidos.	—	*	*	*	✓
Citoesqueleto	Forma de la célula, organización interna; base del movimiento celular y en muchas células, locomoción.	★	*	*	*	✓

✓ Presente por lo menos en parte del ciclo de vida de la mayoría o de todos los grupos.

* Se sabe que está presente en células de por lo menos algunos grupos.

★ Ocurre en forma singular en los procariontes.

* Algunas bacterias planctomícetas tienen doble membrana en torno a su ADN.

5

Un examen más cuidadoso de la membrana celular

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Un transportador defectuoso y la fibrosis quística

Toda célula realiza incesantemente las actividades de un ser vivo. Pensemos en la manera en que desplaza algo tan común como el agua en distintos sentidos a través de su membrana plasmática. El agua atraviesa la membrana de la célula con libertad, y ésta debe poder captarla o utilizarla en distintos momentos para mantener al citoplasma a una concentración media. Si todo va bien, la célula capta agua y la almacena en la cantidad necesaria; no en exceso o de manera escasa.

Las proteínas llamadas de transporte desplazan iones y moléculas, incluyendo agua, a través de la membrana celular. Diversos transportadores desplazan distintas sustancias. Uno de ellos llamado CFTR, es un transportador de la membrana plasmática de las células del epitelio. Las capas de estas células recubren las vías y conductos pulmonares, hepáticos, pancreáticos, intestinales, del aparato reproductivo y la piel. Las bombas de CFTR bombean iones cloruro fuera de las células seguidas de agua, lo que forma una película acuosa delgada en la superficie de las capas de células epiteliales. Esta mucosidad permite un deslizamiento suave sobre capa de células.

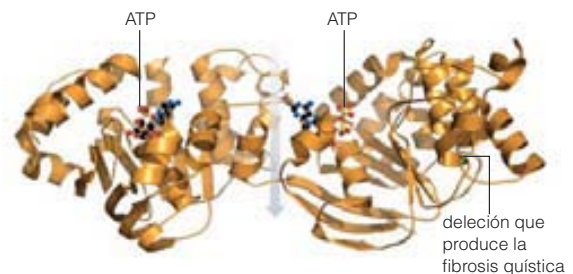
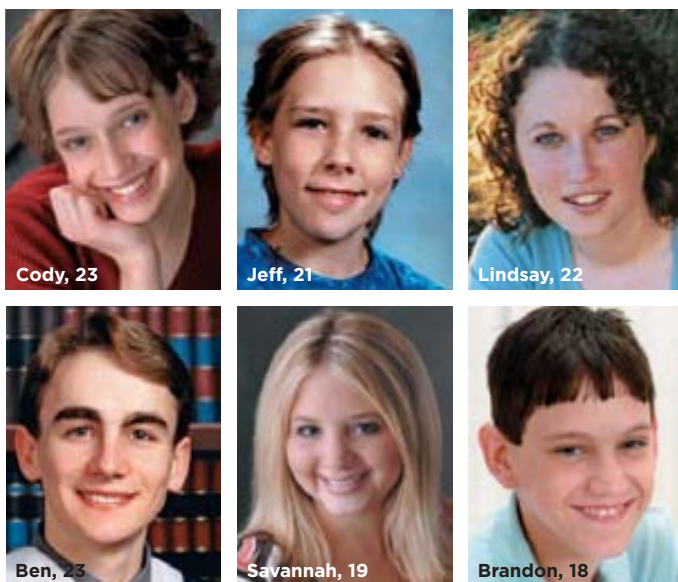
En ocasiones, a causa de una mutación, la estructura de CFTR cambia. Cuando la membrana de las células epiteliales carece de suficientes copias funcionales de proteínas CFTR, el transporte de iones cloruro se ve alterado. No salen suficientes iones cloruro de la célula y por lo tanto, no sale suficiente agua con ellos. Como resultado, se forma una mucosidad espesa y seca que se adhiere a las capas de células epiteliales.

En las vías respiratorias, la mucosidad bloquea los conductos a los pulmones y dificulta la respiración. Resulta demasiado espesa, como para que las células ciliadas respiratorias la remuevan, y las bacterias se desarrollan sobre ella. Así ocurren infecciones en grado bajo que pueden persistir varios años.

Estos síntomas (resultados de una mutación en la proteína CFTR) caracterizan a la fibrosis quística (FQ), el trastorno genético mortal más común en Estados Unidos. Aun con trasplante pulmonar, la mayoría de quienes padecen fibrosis quística no viven más de 30 años, momento en el cual sus pulmones suelen fallar. Todavía no se ha descubierto la cura para esta enfermedad.

Más de 10 millones de personas presentan el alelo mutado del gen CFTR. Algunas presentan problemas de sinusitis sin desarrollar otros síntomas. La mayoría no sabe que es portadora del alelo mutado. La fibrosis quística se desarrolla cuando la persona hereda alelos mutados de ambos progenitores; evento desafortunado que ocurre en aproximadamente uno de cada 3,300 nacimientos (figura 5.1). Piensa un poco al respecto: un porcentaje sorprendente de la población humana puede desarrollar problemas graves, cuando un único tipo de proteína de membrana no funciona bien.

La vida humana depende de las funciones de miles de proteínas de distintos tipos y de otras moléculas que permiten que las células funcionen bien. Cada célula funciona adecuadamente sólo cuando responde a las condiciones del entorno, tanto dentro como fuera de su membrana. La membrana celular, delgada capa limitante, constituye la diferencia entre la organización y el caos.



¡Mira el video! Figura 5.1 Fibrosis quística. A la izquierda, algunas víctimas de fibrosis quística, la cual ocurre con mayor frecuencia en personas cuyos ancestros son del norte de Europa. Por lo menos una persona joven muere al año en Estados Unidos por complicaciones de esta enfermedad.

Arriba, modelo de CFTR. Las partes que aquí se muestran tienen motores impulsados por ATP que hacen más ancho o angosto un canal (flecha gris) que atraviesa la membrana plasmática. La diminuta parte de la proteína que se pierde a causa de las mutaciones que dan lugar a fibrosis quística, se muestra como la cinta de color verde.

Conceptos básicos



Estructura y funciones de la membrana

La membrana celular tiene una bicapa de lípidos que constituye un límite entre el entorno externo y el interno de la célula. Diversas proteínas embebidas en la bicapa y ubicadas en una de sus superficies, llevan a cabo la mayoría de las funciones de la membrana. [Secciones 5.1, 5.2](#)



Difusión y transporte de membrana

Los gradientes permiten el movimiento direccional de sustancias a través de la membrana. Las proteínas de transporte funcionan a favor o en contra de los gradientes para mantener las concentraciones de agua y solutos. [Secciones 5.3, 5.4](#)



Tráfico de membrana

Grandes paquetes de sustancias y células englobadas atraviesan la membrana plasmática por los procesos de endocitosis y exocitosis. Los lípidos y proteínas de la membrana se dirigen hacia la membrana o se alejan de ella durante estos procesos. [Sección 5.5](#)



Ósmosis

El agua tiende a difundirse selectivamente a través de las membranas permeables, incluyendo las membranas celulares, hacia regiones de menor concentración. [Sección 5.6](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Reflexiona de nuevo acerca del diagrama de la sección 1.1. En él verás cómo se organizan los lípidos (3.4) y proteínas (3.5) en las membranas celulares (4.2).
- En este capítulo consideraremos ejemplos de las funciones proteicas (3.6) derivadas de la estructura. También estudiaremos más a fondo datos acerca de las proteínas que forman las uniones de membrana (4.12).
- Los lípidos tienen propiedades hidrofílicas e hidrofóbicas (2.5), dualidad que da lugar a la organización estructural de todas las membranas celulares.
- Los conocimientos sobre carga (2.1) y propiedades del agua (2.5) te ayudan a entender el desplazamiento de iones y moléculas en respuesta a gradientes.
- Repasaremos el sistema endomembranal (4.9) para aprender cómo participa el citoesqueleto (4.13) en el reciclado de lípidos y proteínas de membrana.
- El desplazamiento de agua hacia el interior y el exterior de las células forma parte importante de la homeostasis (1.2). Una revisión de los conocimientos acerca de las paredes de las células vegetales (4.12), te permitirá entender cómo afecta este desplazamiento a las partes en crecimiento.

¿Por qué opción votarías? La capacidad para detectar genes con mutaciones que provocan afecciones severas como la fibrosis quística, da lugar a decisiones relacionadas con la ética. ¿Será conveniente alentar la detección masiva en padres prospectos de las mutaciones que provoca la fibrosis quística? Ve más detalles en CengageNOW, y luego vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- La estructura fundamental de toda membrana celular es la bicapa de lípido que presenta muchas proteínas embebidas.
- La membrana constituye una barrera continua con permeabilidad selectiva.
- Conexiones con Propiedades emergentes 1.1, Hidrofílico e hidrofóbico 2.5, Lípidos 3.4, Membranas 4.2, Uniones apretadas 4.12.

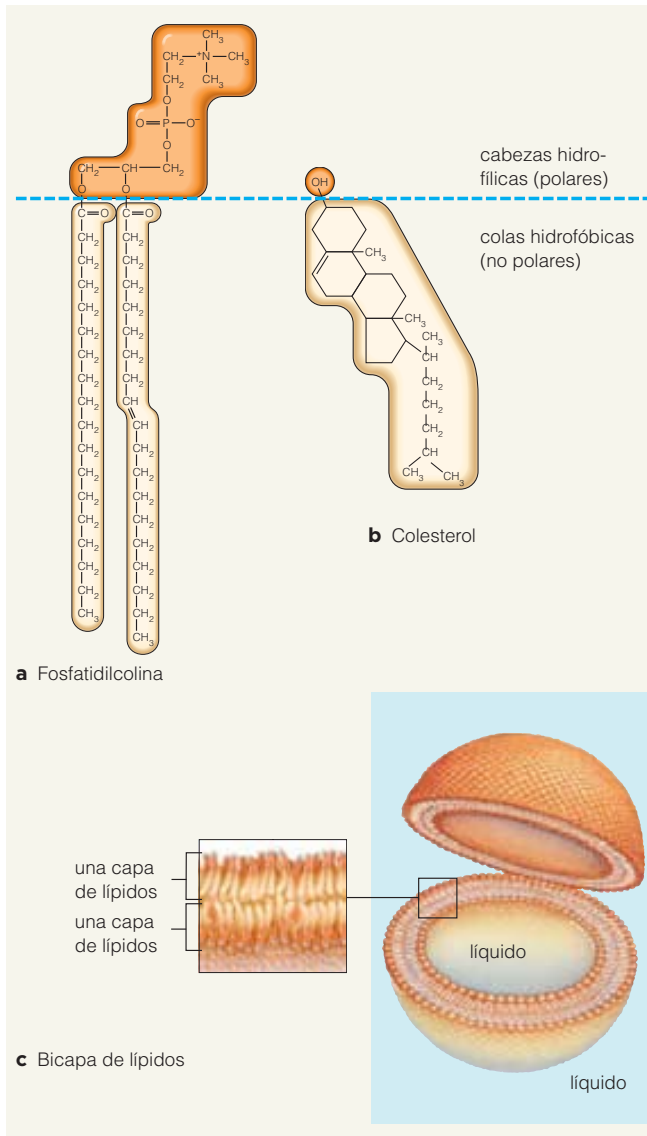


Figura 5.2 Organización de la membrana celular. **(a)** Fosfatidilcolina, el componente fosfolípido más común en todas las membranas de células animales. **(b)** Colesterol, el principal componente esteroide de las membranas de las células animales. Los fitoesteroides son su equivalente en las membranas de las células vegetales.

(c) Organización espontánea de fosfolípidos en dos capas (bicapa de lípidos). Al mezclarse con agua, los fosfolípidos se agregan formando una bicapa, con las colas hidrofóbicas en emparedado entre sus cabezas hidrofílicas.

Repaso de la bicapa de lípidos

Las propiedades singulares de las membranas de las células emergen cuando interactúan ciertos lípidos: principalmente los fosfolípidos. Cada molécula de fosfolípido consta de una cabeza que contiene un grupo fosfato y dos colas de ácido graso (figura 5.2a). La cabeza polar es hidrofílica, lo cual implica que interactúa con las moléculas de agua. Las colas no polares son hidrofóbicas, de modo que no interactúan con las moléculas de agua. Sin embargo, las colas sí interaccionan con las colas de otros fosfolípidos. Cuando se agitan en agua, los fosfolípidos espontáneamente se ensamblan en dos capas, y todas sus colas no polares quedan en emparedado entre todas las cabezas polares. Dichas bicapas de lípidos constituyen la estructura de todas las membranas celulares (figura 5.2c).

Modelo del mosaico fluido

El **modelo del mosaico fluido** describe la organización de las membranas celulares. Según este modelo, la membrana de la célula es un mosaico que tiene composición mixta, principalmente de fosfolípidos, esteroides, proteínas y otras moléculas dispersas entre ellos (figura 5.3). La parte fluida del modelo se refiere al comportamiento del fosfolípido de las membranas, los cuales permanecen organizados como bicapa, pero también se mueven hacia los lados, giran sobre su eje más largo y sus colas se mueven.

Variaciones

Diferencias de composición de la membrana La composición de las membranas difiere y dichas diferencias reflejan sus funciones en las células. Inclusive las dos superficies de la bicapa de lípidos pueden ser distintas. Por ejemplo, hay carbohidratos unidos a ciertas proteínas de membrana, y hay lípidos que se proyectan de la membrana plasmática, pero no hacia el interior de la célula. El tipo y el número de uniones cambian de una especie a otra, y aun entre las células de un mismo cuerpo.

Los diferentes tipos de células tienen distintos tipos de fosfolípidos de membrana. Por ejemplo, las colas de ácidos grasos de los fosfolípidos de membrana varían en longitud y saturación. Generalmente, por lo menos una de las colas es insaturada. Recuerda que un ácido graso insaturado es el que tiene uno o más dobles enlaces covalentes en su cadena principal de carbono (sección 3.4).

Diferencias de fluidez Anteriormente se pensaba que todas las proteínas de una membrana celular estaban fijas en su sitio, pero experimentos clave han comprobado lo contrario. En la figura 5.4 se resumen dos de estos experimentos. Actualmente sabemos que algunas proteínas permanecen en su sitio, como las que se agrupan formando poros rígidos. Los filamentos protéicos del citoesqueleto mantienen a éstas y otras proteínas en su sitio. Las uniones estrechas que unen los citoesqueletos de células adyacentes pueden mantener las proteínas de

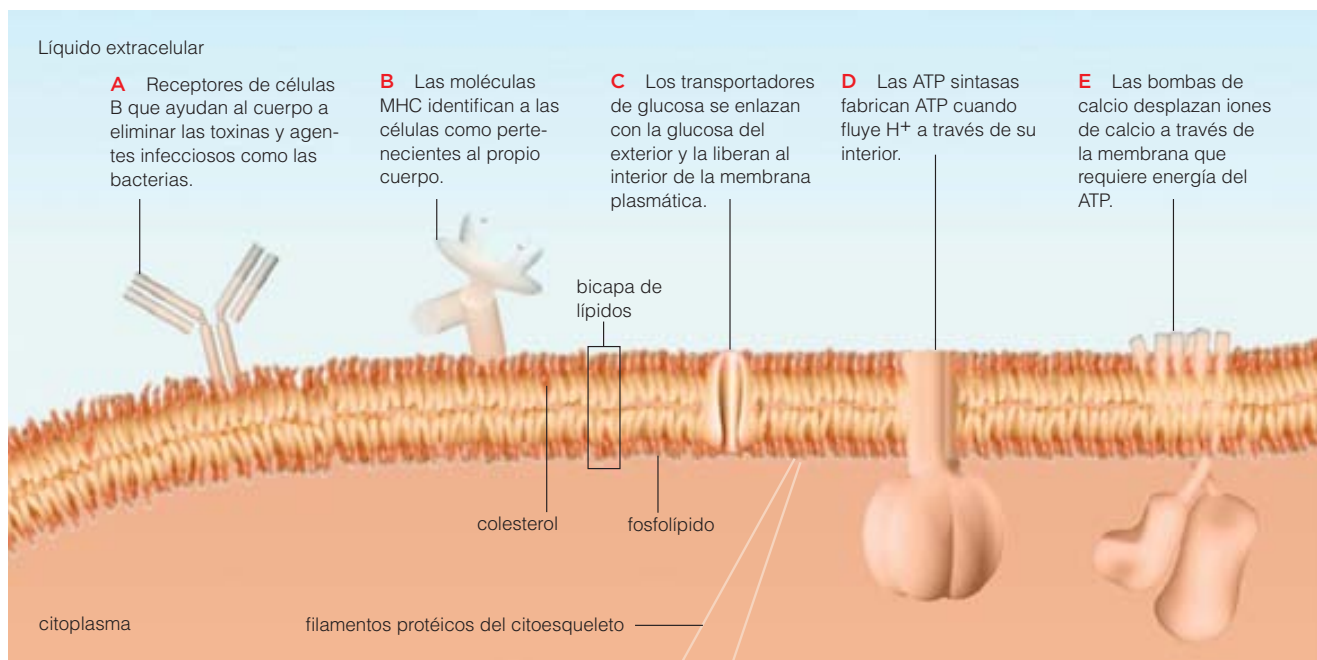


Figura 5.3 Animada Modelo de mosaico fluido para la membrana plasmática de una célula animal. En la sección 5.2 se presentan generalidades sobre los principales tipos de proteínas de membrana.

membrana pegadas con la superficie exterior o inferior de células de los tejidos animales. Sin embargo, la mayoría de estas proteínas en las membranas de las células bacterianas y eucariontes se desplazan con rapidez. Esto se debe en parte a que las membranas de estos organismos son fluidas a causa de la composición de los fosfolípidos en la bicapa.

Las arqueas no sintetizan sus fosfolípidos con ácidos grasos, sino que usan moléculas que tienen cadenas laterales reactivas, de modo que las colas de los fosfolípidos de las arqueas forman enlaces covalentes entre sí, y como resultado de esto, enlaces cruzados rígidos, los fosfolípidos de las arqueas no se desplazan ni giran o se mueven en la bicapa. De este modo, las membranas de las arqueas son mucho más rígidas que las de las bacterias o de los eucariontes, característica que quizá ayude a estas células a sobrevivir en hábitats extremos.

Para repasar en casa

¿Qué función tiene la membrana celular?

■ La membrana celular es una barrera que controla selectivamente el intercambio entre las células y sus alrededores. Es un mosaico formado por diferentes tipos de lípidos y proteínas.

■ El fundamento de toda membrana celular es la bicapa de lípidos: dos capas de fosfolípidos con las colas de emparedado entre las cabezas.

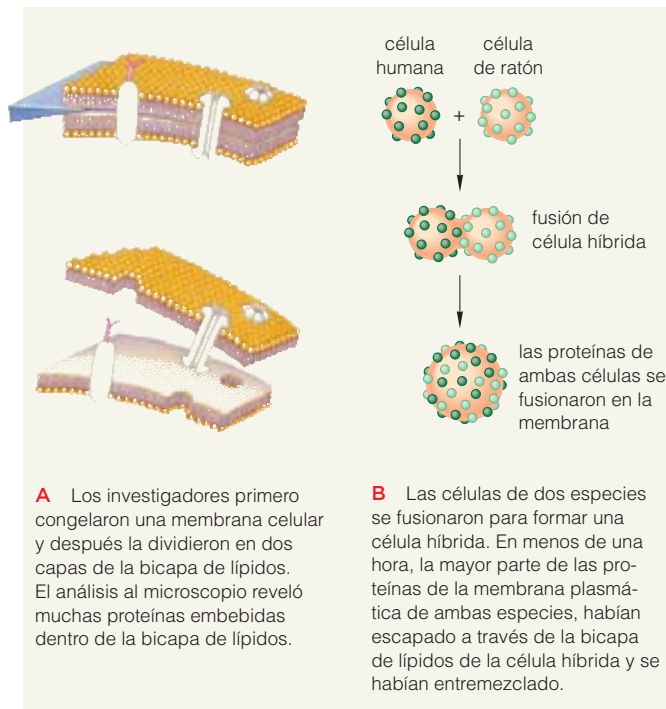


Figura 5.3 Animada Dos estudios de la estructura de la membrana, su observación y un experimento.

5.2 Proteínas de membrana

- Las funciones de la membrana celular se inician con las diversas proteínas asociadas a la bicapa de lípidos.
- Conexiones con Estructura de las proteínas 3.5, Funcionamiento de las proteínas 3.6, Uniones celulares 4.12.

La membrana plasmática separa físicamente el entorno externo de las células del interno, pero ésta no es su única función. La estructura básica de la membrana plasmática es la misma que la de las membranas internas de las células: es una bicapa de lípidos. Los diversos tipos de proteínas dentro y sobre la bicapa, imparten funciones específicas a cada membrana.

Las proteínas de membrana se clasifican en dos grupos, dependiendo de la manera en que se asocian con la membrana. Las proteínas integrales de membranas están enlazadas permanentemente con una bicapa de lípidos. Algunas tienen dominios transmembranales: regiones hidrofóbicas que abarcan toda la bicapa. Estos dominios anclan la proteína en la bicapa y algunos forman canales que la atraviesan de lado a lado. Las proteínas periféricas de membrana se unen temporalmente a una de las superficies de la bicapa a través de interacciones con lípidos u otras proteínas.

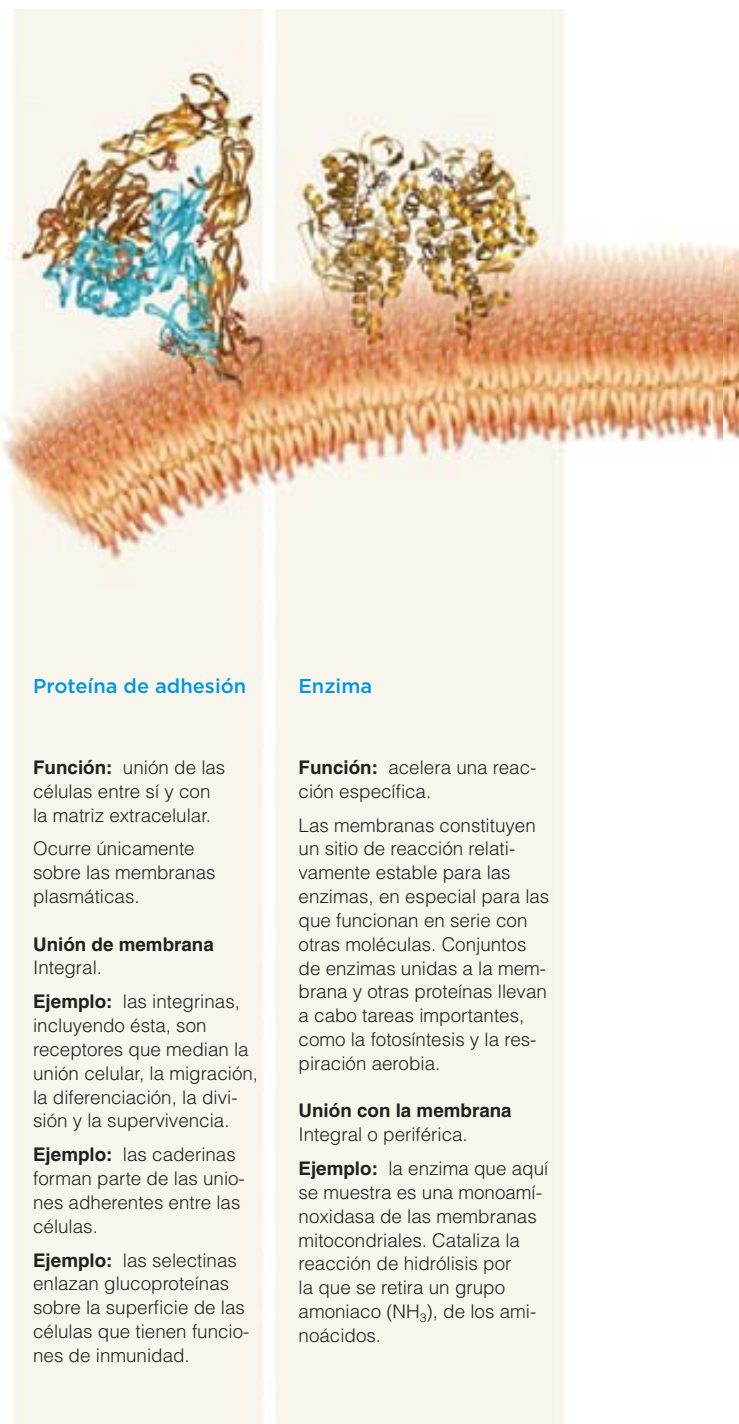
Cada tipo de proteína de membrana imparte una función específica a la misma (figura 5.5). De este modo, las distintas membranas celulares presentan diversas características. Por ejemplo, la membrana plasmática tiene proteínas que no tienen ninguna otra membrana celular. Muchas proteínas periféricas de membrana son **enzimas**, las cuales aceleran las reacciones sin sufrir modificaciones. Las **proteínas de adhesión** unen las celdas entre sí y con la matriz extracelular (ME) en tejidos animales. Las **proteínas de reconocimiento** funcionan como marcadores de identidad para cada especie o individuo. Las **proteínas receptoras** se enlazan con determinada sustancia del exterior de la célula, como las hormonas. Ese enlace desencadena un cambio en las actividades celulares que incluyen metabolismo, desplazamiento, división e inclusive muerte celular. Hay diferentes receptores en las diversas células, pero todos ellos son críticos para la homeostasis.

Hay otros tipos de proteínas en todas las membranas celulares. Las **proteínas de transporte** o transportadoras, son proteínas integrales de membrana que desplazan iones o moléculas específicas a través de la bicapa de lípidos. Algunos transportadores son canales a través de los cuales se difunde la sustancia; otras emplean energía para bombear activamente una sustancia a través de la membrana.

Para repasar en casa

¿Cuál es la función de las proteínas de membrana?

- Diversas proteínas de membrana dan funcionalidad a la bicapa de lípidos.
- La membrana plasmática, en particular de las especies multicelulares, tiene receptores y otras proteínas con funciones de autorreconocimiento, adhesión y metabolismo.
- Todas las membranas celulares tienen transportadores que ayudan de manera pasiva o activa a iones y moléculas específicas a atravesar la bicapa de lípidos.



Proteína de adhesión

Función: unión de las células entre sí y con la matriz extracelular.

Ocurre únicamente sobre las membranas plasmáticas.

Unión de membrana
Integral.

Ejemplo: las integrinas, incluyendo ésta, son receptores que median la unión celular, la migración, la diferenciación, la división y la supervivencia.

Ejemplo: las caderinas forman parte de las uniones adherentes entre las células.

Ejemplo: las selectinas enlazan glucoproteínas sobre la superficie de las células que tienen funciones de inmunidad.

Enzima

Función: acelera una reacción específica.

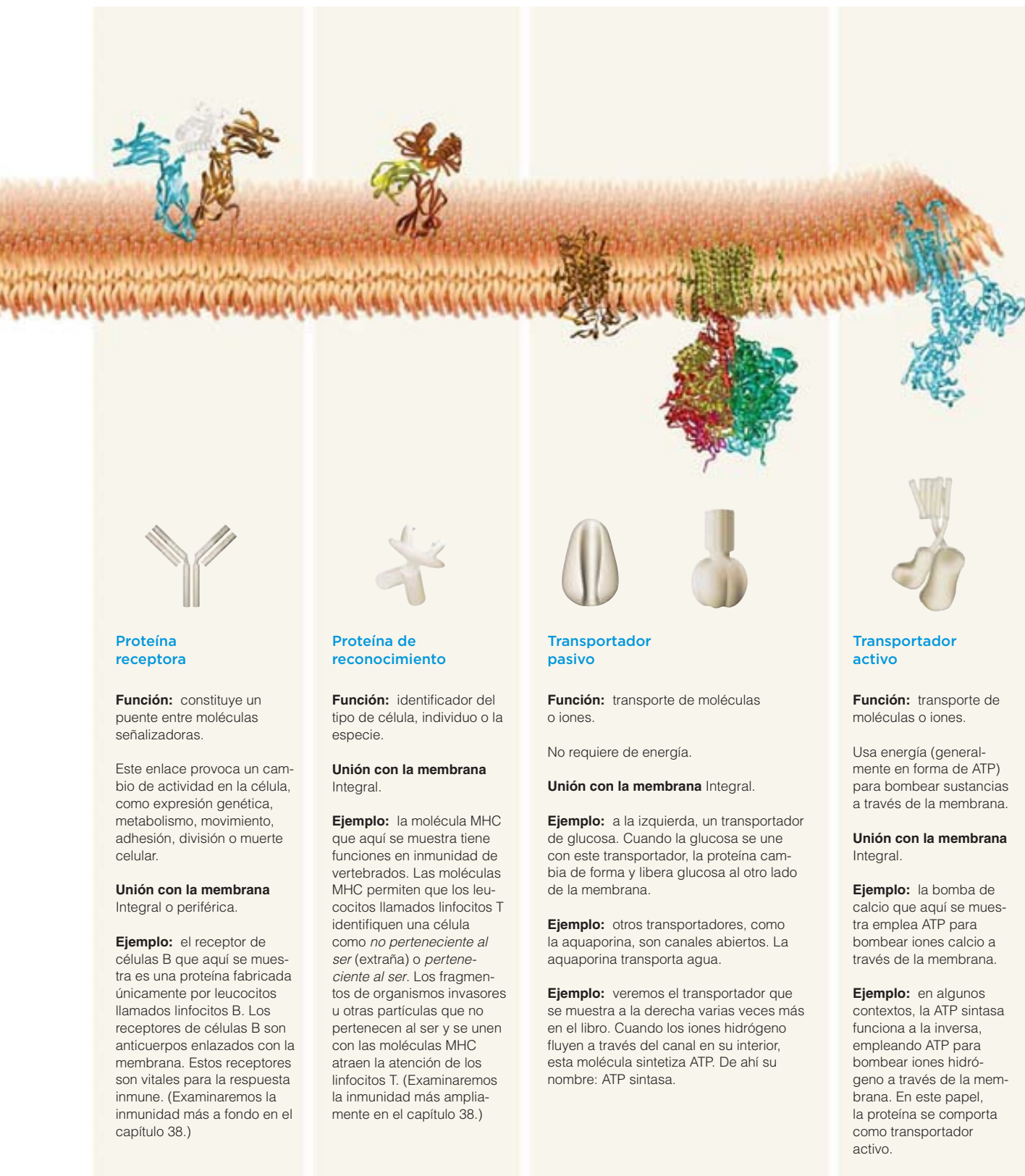
Las membranas constituyen un sitio de reacción relativamente estable para las enzimas, en especial para las que funcionan en serie con otras moléculas. Conjuntos de enzimas unidas a la membrana y otras proteínas llevan a cabo tareas importantes, como la fotosíntesis y la respiración aerobia.

Unión con la membrana
Integral o periférica.

Ejemplo: la enzima que aquí se muestra es una monoaminoxidasa de las membranas mitocondriales. Cataliza la reacción de hidrólisis por la que se retira un grupo amoníaco (NH_3), de los aminoácidos.

Figura 5.5 Animada Principales tipos de proteínas de membranas con descripciones y ejemplos. Más adelante se describen más ampliamente algunos de los siguientes iones.

Los transportadores abarcan todas las membranas celulares. Las demás proteínas que se muestran son componentes de las membranas plasmáticas. Las membranas de los organelos también presentan tipos adicionales de proteínas incorporados a ellas.



Proteína receptora

Función: constituye un puente entre moléculas señalizadoras.

Este enlace provoca un cambio de actividad en la célula, como expresión genética, metabolismo, movimiento, adhesión, división o muerte celular.

Unión con la membrana Integral o periférica.

Ejemplo: el receptor de células B que aquí se muestra es una proteína fabricada únicamente por leucocitos llamados linfocitos B. Los receptores de células B son anticuerpos enlazados con la membrana. Estos receptores son vitales para la respuesta inmune. (Examinaremos la inmunidad más a fondo en el capítulo 38.)

Proteína de reconocimiento

Función: identificador del tipo de célula, individuo o la especie.

Unión con la membrana Integral.

Ejemplo: la molécula MHC que aquí se muestra tiene funciones en inmunidad de vertebrados. Las moléculas MHC permiten que los leucocitos llamados linfocitos T identifiquen una célula como *no perteneciente al ser* (extraña) o *perteneciente al ser*. Los fragmentos de organismos invasores u otras partículas que no pertenecen al ser y se unen con las moléculas MHC atraen la atención de los linfocitos T. (Examinaremos la inmunidad más ampliamente en el capítulo 38.)

Transportador pasivo

Función: transporte de moléculas o iones.

No requiere de energía.

Unión con la membrana Integral.

Ejemplo: a la izquierda, un transportador de glucosa. Cuando la glucosa se une con este transportador, la proteína cambia de forma y libera glucosa al otro lado de la membrana.

Ejemplo: otros transportadores, como la aquaporina, son canales abiertos. La aquaporina transporta agua.

Ejemplo: veremos el transportador que se muestra a la derecha varias veces más en el libro. Cuando los iones hidrógeno fluyen a través del canal en su interior, esta molécula sintetiza ATP. De ahí su nombre: ATP sintasa.

Transportador activo

Función: transporte de moléculas o iones.

Usa energía (generalmente en forma de ATP) para bombear sustancias a través de la membrana.

Unión con la membrana Integral.

Ejemplo: la bomba de calcio que aquí se muestra emplea ATP para bombear iones calcio a través de la membrana.

Ejemplo: en algunos contextos, la ATP sintasa funciona a la inversa, empleando ATP para bombear iones hidrógeno a través de la membrana. En este papel, la proteína se comporta como transportador activo.

5.3 Difusión, membranas y metabolismo

■ Iones y moléculas tienden a desplazarse de una región a otra en respuesta a gradientes.

■ Conexiones con Homeostasis 1.2, Carga 2.1, Agua 2.5.

Permeabilidad de la membrana

Cualquier cuerpo líquido en el exterior de las células se denomina líquido extracelular. Hay muchas sustancias diferentes disueltas en el citoplasma y en el líquido extracelular, pero el tipo y la cantidad de solutos difieren en ambos líquidos. La capacidad de la célula para mantener estas diferencias depende de una propiedad de membrana llamada **permeabilidad selectiva**: la membrana permite que ciertas sustancias la atraviesen, pero no otras. Esta propiedad ayuda a que la célula controle la entrada y salida de las sustancias que la penetran (figura 5.6).

Las barreras de membrana y los canales a través de la misma son muy importantes, porque el metabolismo depende de la capacidad de la célula para aumentar, disminuir y mantener las concentraciones de sustancias necesarias para ciertas reacciones. Esta capacidad suministra materia prima a la célula después de retirar sus desechos y preservar su volumen y pH dentro de rangos tolerables. También realiza estas funciones para las vesículas membranales al interior de la célula.

Gradientes de concentración

La **concentración** es el número de moléculas (o iones) de una sustancia por volumen unitario de líquido. Una diferencia de concentración entre dos regiones adyacentes se llama **gradiente de concentración**. Las moléculas o iones tienden a desplazarse hacia el gradiente de concentración de la región de mayor concentración a la de menor concentración.

¿Por qué? Igual que los átomos individuales, las moléculas siempre están en movimiento. Chocan entre sí alea-

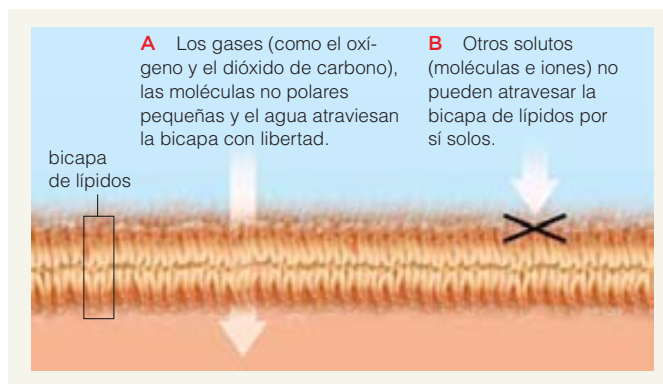


Figura 5.6 Animada La naturaleza de permeabilidad selectiva de la membrana celular. Las moléculas no polares pequeñas, los gases y las moléculas de agua atraviesan libremente la bicapa de lípidos. Las moléculas e iones polares atraviesan con ayuda de proteínas que abarcan dicha bicapa.

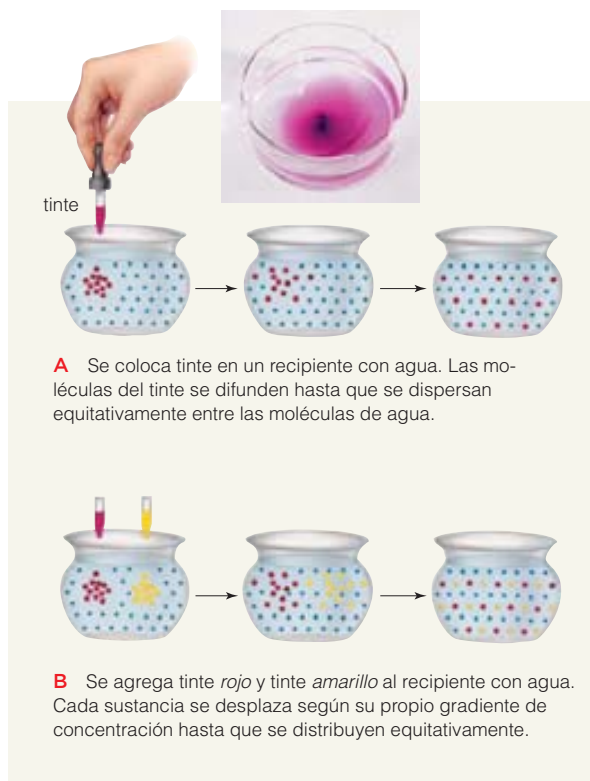
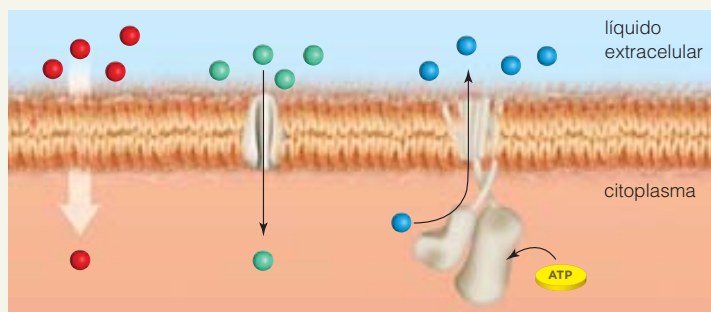


Figura 5.7 Animada Ejemplos de difusión.

toriamente y rebotan millones de veces por segundo en ambas regiones. Sin embargo, las moléculas que abundan más, chocan con mayor frecuencia entre sí. En cualquier intervalo dado, más moléculas salen de una región de alta concentración respecto a las que entran a ella.

La **difusión** es el desplazamiento neto (o general) de moléculas o iones hacia un gradiente de concentración. Es una manera esencial por la cual las sustancias penetran, atraviesan y salen de las células. En las especies multicelulares, la difusión también permite desplazamiento de sustancias entre las células de diferentes regiones del organismo o entre las células y el entorno externo del cuerpo. Por ejemplo, las células fotosintéticas dentro de una hoja producen oxígeno, el cual se difunde saliendo de ellas hacia los espacios de aire en el interior de la hoja, donde su concentración es menor. Después se difunde hacia la atmósfera que rodea a la hoja, donde su concentración es aún más baja.

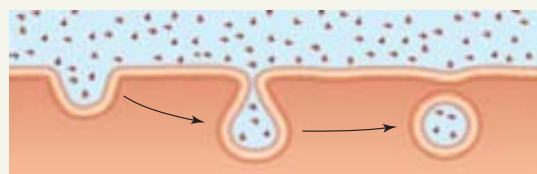
Cualquier sustancia tiende a difundirse en el sentido fijado por su propio gradiente de concentración, no por los gradientes de otros solutos que quizá compartan el mismo espacio. Podemos observar esta tendencia colocando una gota de tinte en el agua. Las moléculas del tinte se difunden lentamente hacia la región donde están menos concentradas sin importar la presencia de otros solutos (figura 5.7).



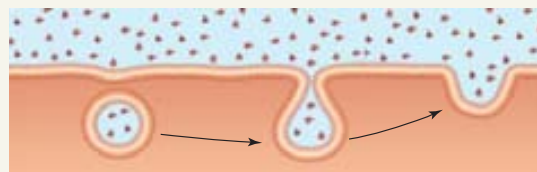
A Difusión: una sustancia se difunde simplemente a través de la bicapa de lípidos.

B Transporte pasivo: un soluto se desplaza a través de la bicapa al interior de un transportador pasivo; su desplazamiento depende de un gradiente de concentración.

C Transporte activo: el transportador activo emplea energía (a menudo del ATP) para bombeo a un soluto a través de la bicapa en contra de su gradiente de concentración.



D Endocitosis: el movimiento de una vesícula introduce sustancias al interior de la célula.



E Exocitosis: el movimiento de una vesícula expulsa sus sustancias de la célula hacia el exterior.

Figura 5.8 Generalidades sobre mecanismos para atravesar la membrana.

Velocidad de difusión

La velocidad con que un soluto se difunde depende de cinco factores:

1. **Tamaño:** se requiere menos energía para desplazar una molécula más pequeña, de modo que las moléculas pequeñas se difunden más rápido.
2. **Temperatura:** las moléculas se mueven más rápido a alta temperatura, de modo que chocan con mayor frecuencia. Al rebotar de las colisiones son impulsadas lejos una de otra.
3. **Magnitud del gradiente de concentración:** la velocidad de difusión es más alta cuando el gradiente es mayor. De nuevo, las moléculas chocan entre sí con mayor frecuencia en una región de concentración elevada. De modo que más moléculas rebotan saliendo de la región de mayor concentración, respecto a las que penetran a ella.
4. **Carga:** cada ion disuelto en un líquido contribuye a la carga eléctrica total de dicho líquido. La diferencia de carga entre dos regiones puede afectar la velocidad y el sentido de difusión entre ellas, porque las cargas opuestas se atraen y las cargas iguales se repelen. Por ejemplo, las sustancias con carga positiva, como los iones sodio, se desplazan hacia regiones donde hay carga negativa.
5. **Presión:** la difusión puede verse afectada por una diferencia de presión entre dos regiones adyacentes. La presión comprime a las moléculas unas con otras; las moléculas más aglomeradas chocan y rebotan con mayor frecuencia.

Cómo las sustancias atraviesan las membranas

La permeabilidad selectiva es una propiedad derivada de la estructura de la membrana. La bicapa de lípidos permite que pasen con libertad los gases y las moléculas no polares a través de ella, pero es impermeable a iones y a moléculas polares de gran tamaño.

Una proteína de transporte pasivo permite que un soluto específico siga su gradiente a través de la membrana. El soluto se enlaza con la proteína y es liberado al otro lado de la membrana. Este proceso, llamado transporte pasivo o difusión facilitada, no requiere suministro de energía; el desplazamiento es impulsado por el gradiente de concentración del soluto. Algunas moléculas (como el agua), que se difunden a través de la membrana por sí solas, también pueden desplazarse a través de proteínas de transporte pasivo.

Una proteína de transporte activo bombea un soluto específico a través de una membrana en contra de su gradiente. Este mecanismo llamado transporte activo, requiere energía, típicamente a manera de ATP.

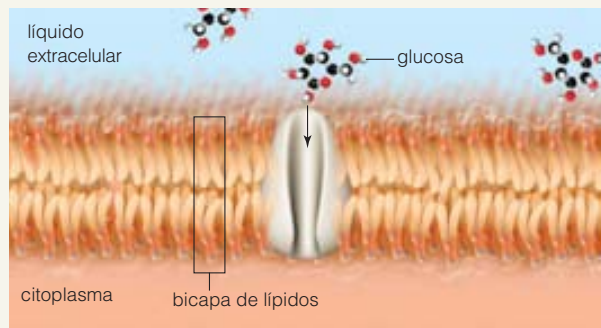
Otros mecanismos que requieren energía, desplazan partículas a granel hacia el interior o el exterior de las células. En la endocitosis, un pedazo de la membrana plasmática se invagina, llevando consigo moléculas del exterior. En la exocitosis, una vesícula del citoplasma se fusiona con la membrana plasmática, de modo que su contenido se libera al exterior de la célula.

En la figura 5.8 se muestran generalidades de estos mecanismos para atravesar la membrana; en las secciones siguientes se describen en detalle.

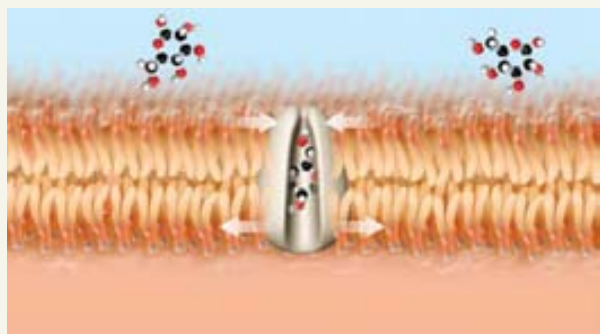
Para repasar en casa

¿Qué influye en el desplazamiento de iones y moléculas a través de las membranas celulares?

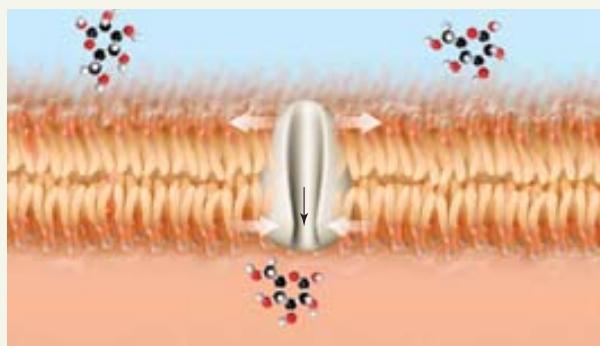
- La difusión es el desplazamiento neto de moléculas o iones hacia una región adyacente donde están menos concentrados.
- Lo elevado del gradiente de concentración, la temperatura, el tamaño de las moléculas y los gradientes eléctricos y de presión, afectan la velocidad de difusión.
- Las sustancias se desplazan a través de las membranas celulares por difusión, transporte activo y pasivo, endocitosis y exocitosis.



A Molécula de glucosa (aquí se muestra en el líquido extracelular) que se enlaza con una proteína de transporte embebida en la bicapa de lípidos.



B El enlace provoca que la proteína cambie de forma.



C La molécula de glucosa se desprende de la proteína de transporte al otro lado de la membrana (en este caso, en el citoplasma) y la proteína recupera su forma original.

Figura 5.9 Animada Transporte pasivo: este modelo muestra uno de los transportadores de glucosa que atraviesan la membrana plasmática de lado a lado. La glucosa atraviesa la membrana en ambos sentidos. El desplazamiento neto de este soluto se produce hacia el lado de la membrana donde se encuentra a concentración más baja.

■ Muchos tipos de moléculas e iones se difunden a través de la bicapa de lípidos únicamente con ayuda de las proteínas de transporte.

Diversos solutos atraviesan la membrana asociándose con proteínas de transporte. Cada tipo de proteína de transporte desplaza un ion o molécula específicos a través de la membrana. Los transportadores de glucosa sólo conducen esta sustancia; las bombas de calcio sólo bombean calcio, y así sucesivamente. La especificidad implica que la cantidad del tipo de sustancias que atraviesan la membrana dependen de las proteínas de transporte embebidas en ella.

Transporte pasivo

En el **transporte pasivo**, un gradiente de concentración impulsa la difusión de soluto a través de una membrana celular con ayuda de una proteína de transporte. La proteína no requiere energía para ayudar al desplazamiento del soluto; por eso, el transporte pasivo también se conoce como difusión facilitada.

Algunos transportadores pasivos son canales abiertos y otros son proteínas portadoras. Las proteínas portadoras cambian de forma cuando la molécula se une a ella, o en respuesta a un cambio de carga eléctrica. El cambio de forma de la proteína desplaza al soluto al lado opuesto de la membrana, donde se desprende de ella. A continuación, el transportador recupera su forma original. En la figura 5.9 se muestra un ejemplo: un transportador de glucosa. Las moléculas de glucosa se difunden sin ayuda a través de una bicapa de lípidos, pero el transportador aumenta la tasa de difusión aproximadamente 50,000 veces.

El movimiento neto de un soluto dado a través de transportadores pasivos, tiende a realizarse hacia el lado de la membrana donde el soluto se encuentra a concentración más baja. Esto se debe a que las moléculas o iones simplemente chocan con los transportadores con mayor frecuencia del lado de la membrana donde están más concentrados.

El transporte pasivo continúa hasta que las concentraciones de ambos lados de la membrana se igualan. Sin embargo, casi nunca se alcanzan equilibrios de este tipo en un sistema vivo. Por ejemplo, las células emplean la glucosa con tanta rapidez como la reciben. Tan pronto entra la molécula de glucosa a la célula, se descompone para obtener energía o se emplea para sintetizar otras moléculas. De este modo, suele existir un gradiente de concentración a través de la membrana, el cual favorece la captación de más glucosa.

Transporte activo

Las concentraciones de solutos cambian constantemente en el citoplasma y en el líquido extracelular. Para mantener la concentración de un soluto a determinado nivel, a menudo es necesario transportarlo en contra de su gradiente, hacia el lado de la membrana donde está más concentrado. Dicho bombeo no ocurre sin suministro de energía, generalmente del ATP.

En el **transporte activo**, una proteína de transporte emplea energía para bombear un soluto en contra de su gradiente a través de una membrana celular. La energía a menudo en forma de transferencia de un grupo fosfato del ATP, modifica la forma del transportador. Dicha modificación provoca que el transportador libere el soluto al otro lado de la membrana.

Por ejemplo, las **bombas de calcio** son transportadores activos que desplazan iones calcio a través de las membranas de las células musculares (figura 5.10). Las células musculares se contraen cuando el sistema nervioso provoca que los iones calcio las inunden procedentes de un organelo especial, el retículo sarcoplásmico, el cual está envuelto en torno a la fibra muscular. Esta inundación deja libres los sitios de enlace de las proteínas motoras que ocasionan que los músculos se contraigan (sección 4.13). La contracción termina cuando las bombas de calcio desplazan la mayoría de los iones de calcio de regreso al retículo sarcoplásmico, contra su gradiente de concentración. Las bombas de calcio mantienen una concentración de calcio en ese compartimento de 1,000 a 10,000 veces más alta que el citoplasma de la célula muscular.

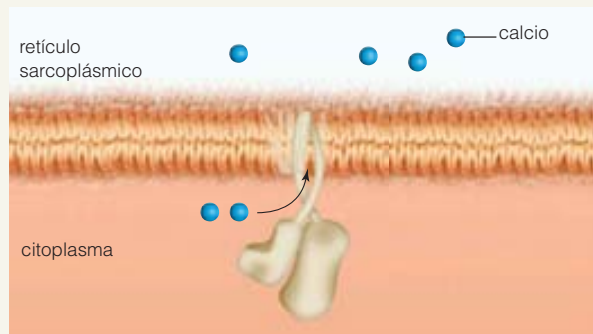
La bomba de sodio-potasio es un **cotransportador**: desplaza dos sustancias de manera simultánea (figura 5.11). Casi todas las células del cuerpo tienen este tipo de bombas que transportan iones sodio y potasio en sentidos opuestos a través de la membrana. Los iones sodio (Na^+) del citoplasma se difunden hacia el canal abierto de la bomba y se enlazan en su interior. La bomba cambia de forma después de recibir un grupo fosfato del ATP y su canal se abre hacia el líquido extracelular, donde libera el Na^+ . Entonces, los iones potasio (K^+) del líquido extracelular se difunden hacia el canal y se enlazan en su interior. El transportador libera el grupo fosfato, recupera su forma original y el canal se abre hacia el citoplasma, donde libera K^+ .

Ten presente que las membranas de todas las células, no sólo de las células animales, presentan transportadores activos. En la sección 29.5 veremos, por ejemplo, de qué modo los azúcares sintetizados en las hojas de las plantas son bombeados a túbulos que los distribuyen por el cuerpo de la misma.

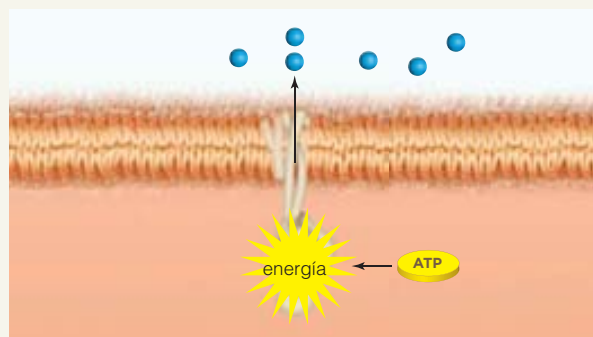
Para repasar en casa

Si una molécula o ion no puede difundirse a través de una bicapa de lípidos, ¿cómo atraviesa la membrana celular?

- Las proteínas de transporte ayudan a moléculas o iones específicos a atravesar las membranas celulares. El tipo de sustancias que atraviesan la membrana es determinado principalmente por las proteínas de transporte embebidas en ella.
- En el transporte pasivo un soluto se enlaza con una proteína que lo libera en el lado opuesto de la membrana. Esto no requiere energía; el desplazamiento neto de soluto se realiza de la región de mayor concentración hacia la de menor concentración.
- En el transporte activo una proteína bombea un soluto a través de una membrana en contra de su gradiente de concentración. El transportador debe ser activado generalmente por suministro de energía del ATP.



A Los iones calcio se enlazan con un transportador de calcio (bomba de calcio).



B Se transfiere un grupo fosfato del ATP a la bomba, la cual cambia de forma expulsando los iones calcio en el lado opuesto de la membrana y después recupera su forma original.

Figura 5.10 Animada Transporte activo: este modelo muestra un transportador de calcio. Después que los iones calcio se enlazan con el transportador, el ATP transfiere un grupo fosfato al mismo, el cual suministra la energía que impulsa el movimiento del calcio en contra de su gradiente de concentración a través de la membrana celular.

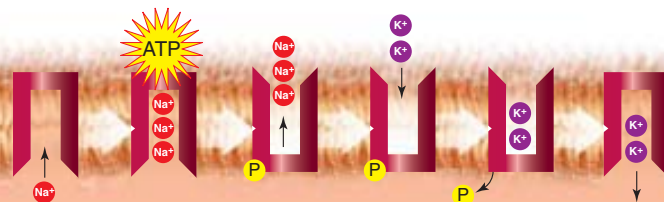


Figura 5.11 Cotransporte: este modelo muestra cómo la bomba de sodio-potasio transporta iones sodio (Na^+ , rojo) del citoplasma al líquido extracelular, e iones potasio (K^+ , morado) en sentido contrario a través de la membrana plasmática. La energía para este tipo de transporte es suministrada por transferencia de un grupo fosfato del ATP.

- Mediante los procesos de exocitosis y endocitosis, las células captan y expulsan partículas demasiado grandes para las proteínas de transporte, además de sustancias a granel.
- Conexiones con Sistema de endomembrana 4.9, Citoesqueleto 4.13.

Endocitosis y exocitosis

¿Recuerdas la estructura de la bicapa de lípidos (figura 5.2)? Cuando la bicapa se altera, por ejemplo, cuando parte de la membrana plasmática forma una vesícula, se sella a sí misma. ¿Por qué? La alteración expone las colas de áci-

dos grasos no polares de los fosfolípidos al entorno acuoso. Recuerda que en el agua los fosfolípidos espontáneamente se ordenan para que sus colas queden juntas. Cuando una parte de la membrana forma un brote, sus colas de fosfolípidos son repelidas por el agua a ambos lados. El agua “empuja” estas colas de fosfolípido juntas, ayudando a que se forme una vesícula en el brote, y también sella la rotura de la membrana.

Como parte de las vesículas, los parches de membrana constantemente llegan a la superficie de la célula y se alejan de ella (figura 5.12). La formación y el movimiento de vesículas llamado tráfico de membrana, incluye proteínas motoras y requiere de ATP (sección 4.13).

En la **exocitosis**, una vesícula se desplaza a la superficie de la célula, y la bicapa de lípidos llena de proteínas de la membrana se fusiona con la membrana plasmática. Al perder su identidad, el contenido de la vesícula exocítica es liberado en los alrededores (figura 5.12).

Hay tres vías para **endocitosis**, y en todas ellas se captan sustancias que están cercanas a la superficie de la célula. Un pequeño parche de membrana plasmática se abulta hacia el exterior, y después se desprenderá y se adentrará al citoplasma. El parche de membrana se transforma en el límite externo de una vesícula endocítica, que aporta su contenido a un organelo o lo almacena en una región del citoplasma.

En la endocitosis mediada por receptores, las moléculas de una hormona, vitamina, mineral u otra sustancia se enlazan con receptores sobre la membrana plasmática. Se forma una hendidura poco profunda en el parche de membrana por debajo de los receptores. Esta hendidura se desplaza hacia el citoplasma cerrándose sobre sí misma, y transformándose en una vesícula (figura 5.13).

La **fagocitosis** (“comer células”) es una vía endocítica. Las células fagocíticas, como las amibas, engloban organismos, desechos celulares y otras partículas. En los animales, macrófagos y otros leucocitos, engloban y digieren virus, bacterias patógenas, células cancerosas del cuerpo y otras amenazas.

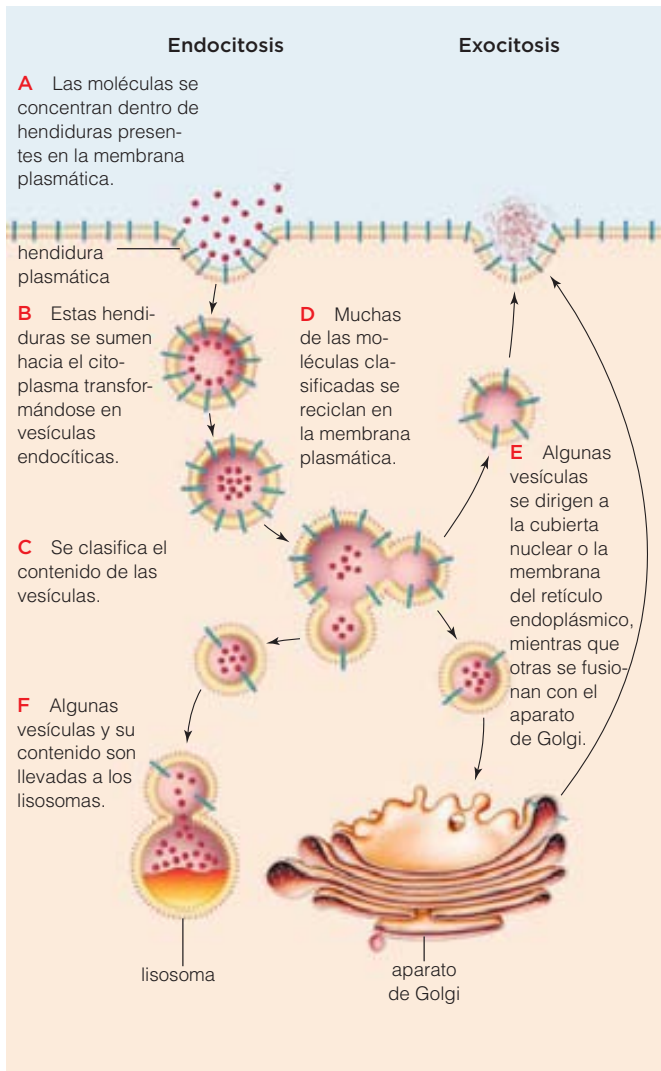


Figura 5.12 Animada Endocitosis y exocitosis.

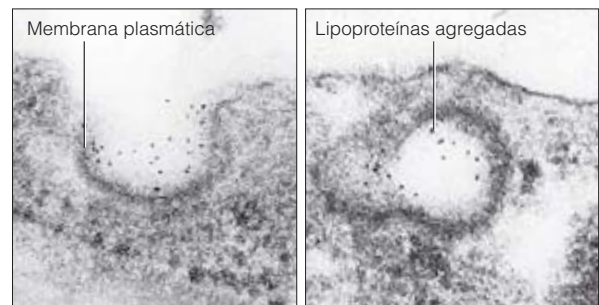


Figura 5.13 Endocitosis de agregados de lipoproteína.

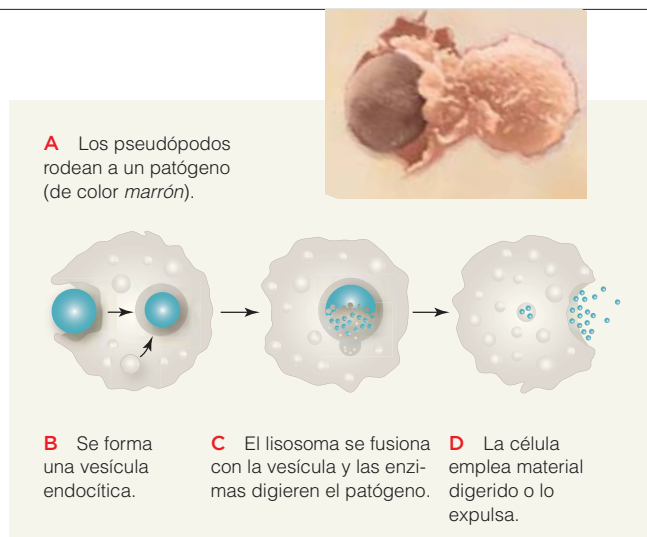


Figura 5.14 Animada Fagocitosis. (a) Microfotografía de una célula fagocítica con sus pseudópodos (los lóbulos de citoplasma que se extienden) englobando un patógeno.

(b-d) Diagrama que muestra lo que ocurre dentro de una célula fagocítica cuando los pseudópodos (los lóbulos del citoplasma que se extienden) rodean un patógeno. La membrana plasmática por encima de los lóbulos abultados se fusiona formando una vesícula endocítica. Dentro del citoplasma, la vesícula se fusiona con un lisosoma, que digiere su contenido.

Sabemos que el nombre de endocitosis mediada por un receptor es poco exacto, porque los receptores también tienen funciones de fagocitosis. Cuando estos receptores se enlazan con un blanco, provocan el ensamble de microfilamentos en una red por debajo de la membrana plasmática, los cuales se contraen y obligan a que parte del citoplasma y membrana plasmática por encima de él se abulten formando un lóbulo o pseudópodo (figuras 4.28b y 5.14). Los pseudópodos engloban un blanco y se fusionan como vesícula, que se une en el citoplasma fusionándose con un lisosoma (sección 4.9). Las enzimas del lisosoma descomponen el contenido de la vesícula. Digiriendo también la vesícula en fragmentos y moléculas reutilizables más pequeñas.

La endocitosis a granel no es tan selectiva. Se forma una vesícula en torno a un pequeño volumen de líquido extracelular sin importar el tipo de sustancias disueltas en él.

Reciclado de la membrana

Siempre que la célula continúe viva, la endocitosis y la exocitosis reemplazarán y retirarán continuamente parches de su membrana plasmática, como se ve en la figura 5.12.

La composición de la membrana plasmática se inicia en el retículo endoplásmico (sección 4.9). Se sintetizan y modifican proteínas y lípidos de la membrana, y ambos formarán parte de las vesículas que los transportan al aparato de Golgi para su modificación final. Las proteínas y lípidos terminados son reempacados a manera de nuevas vesículas que viajan hacia la membrana plasmática y se fusionan con

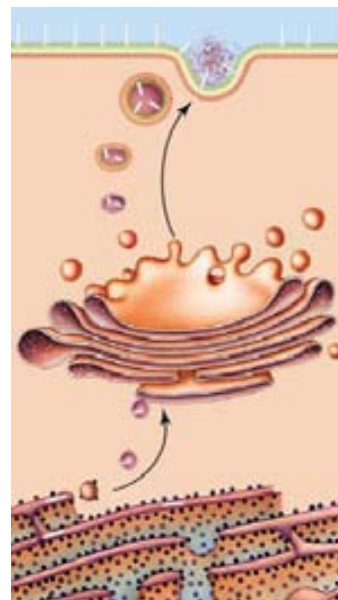


Figura 5.15 Manera en que las proteínas de membrana se orientan hacia el interior o el exterior de la célula.

Las proteínas de la membrana plasmática se sintetizan en el retículo endoplásmico y se modifican dentro del aparato de Golgi. Las proteínas formarán parte de las membranas de las vesículas que surgen del aparato de Golgi. Las proteínas de membrana automáticamente se orientan en sentido correcto cuando las vesículas se fusionan con la membrana plasmática.

Investiga: ¿Qué proceso representa la flecha superior?

Respuesta: Exocitosis

ella. Los lípidos y proteínas de la membrana de la vesícula formarán ahora parte de la membrana plasmática. Éste es el proceso por el cual se forma nueva membrana plasmática.

En la figura 5.15 se muestra lo que ocurre cuando una vesícula exocítica se fusiona con la membrana plasmática. El aparato de Golgi empaca proteínas de membrana hacia el interior de una vesícula, de modo que tras la fusión, las proteínas quedan orientadas hacia el exterior de la célula.

En una célula que ha dejado de crecer, el área total de membrana plasmática permanece más o menos constante. La membrana se pierde como resultado de la endocitosis, pero es reemplazada por membrana que llega en vesículas exocíticas.

Para repasar en casa

¿Cómo captan las células partículas de gran tamaño y sustancias a granel?

- Mediante exocitosis y endocitosis se desplazan materiales a granel a través de las membranas plasmáticas.
- En la exocitosis, una vesícula citoplásmica se fusiona con la membrana plasmática y libera su contenido hacia el interior de la célula.
- Mediante endocitosis, una porción de la membrana plasmática se hunde hacia el interior de la célula formando una vesícula en el citoplasma.
- La endocitosis mediada por receptor y la fagocitosis son dos vías endocíticas que tienen lugar cuando sustancias específicas se enlazan con receptores. La endocitosis a granel no es tan específica.
- La membrana plasmática perdida durante la endocitosis es reemplazada por membrana que rodea vesículas exocíticas.

- El agua se difunde a través de las membranas celulares por ósmosis.
- La ósmosis es favorecida por la tonicidad y contrarrestada por la turgencia.
- Conexiones con Agua 2.5, Paredes de la célula vegetal 4.12.

Ósmosis

Como cualquier otra sustancia, las moléculas de agua tienden a difundirse a favor de su propio gradiente de concentración. Este desplazamiento se llama **ósmosis**. Como vimos con anterioridad, el agua atraviesa la membrana celular por sí sola y también a través de proteínas de transporte.

Quizá te preguntes: ¿cómo es posible que el agua esté más o menos concentrada? Piensa en la concentración del agua en términos del número relativo de moléculas de agua y moléculas de soluto. La concentración de agua depende de la cantidad total de moléculas o iones disueltos en ella. A medida que la concentración de soluto es más alta, la concentración de agua es menor.

Por ejemplo, al verter azúcar en un recipiente parcialmente lleno de agua, el volumen total del líquido aumenta. La cantidad de moléculas de agua no cambia, pero ahora quedan dispersas en un volumen más grande; como resultado del soluto agregado, el número de moléculas de agua por unidad de volumen (la concentración de agua) disminuye.

Tonicidad

La tonicidad se refiere a las concentraciones relativas de solutos en dos líquidos separados por una membrana con permeabilidad selectiva. Cuando las concentraciones de solutos difieren, el líquido con menor concentración de solutos recibe

el nombre de **hipotónico**, y el que tiene concentración más alta de solutos se llama **hipertónico**. Los líquidos **isotónicos** tienen la misma concentración de solutos.

La tonicidad dicta el sentido de desplazamiento del agua a través de las membranas: el agua se difunde de un líquido hipotónico a otro hipertónico. Supongamos que el recipiente está dividido en dos secciones por una membrana permeable al agua, pero no al azúcar. Si vertemos agua en ambos compartimientos y agregamos azúcar sólo a uno de ellos, se formará un gradiente de concentración. La solución de azúcar es hipertónica. Mediante ósmosis, el agua seguirá su gradiente difundiéndose a través de la membrana hacia la solución de azúcar (figura 5.16).

Ahora imagina que tenemos una placa de manera selectiva que puede ser atravesada por el agua, pero no por la sacarosa. Hacemos una bolsa con la membrana y la llenamos con solución de sacarosa al 2%. Al colocar la bolsa en una solución con 2% de sacarosa (una solución isotónica), la bolsa permanece del mismo tamaño (figura 5.17a). Si la colocamos en una solución con 10% de sacarosa (una solución hipertónica), la bolsa se encogerá pues el agua se difundirá hacia su exterior. Si colocamos la bolsa en agua que no tenga sacarosa (hipotónica con respecto a la solución), la bolsa de hinchará al difundirse el agua hacia su interior.

La célula es esencialmente una bolsa de líquido con membrana semipermeable. ¿Qué ocurre cuando el líquido fuera de la célula es hipertónico? El agua sigue su gradiente y atraviesa la membrana hacia el lado hipertónico y el volumen de la célula disminuye a medida que pierde agua. Si el líquido externo es muy hipotónico, el volumen de la célula aumentará a medida que entra agua a ella.

La mayoría de las células que viven en libertad contrarrestan los cambios de tonicidad por el transporte selectivo de solutos a través de la membrana plasmática. La mayoría de las células de especies multicelulares no pueden hacer esto. En los organismos multicelulares, mantener la tonicidad de los líquidos extracelulares es parte de la homeostasis. De este modo, el líquido tisular suele ser isotónico con el líquido que está dentro de las células (figura 5.17b). Si el líquido tisular queda hipertónico, las células perderán agua y se encogerán (figura 5.17c). Si el líquido queda hipotónico, se difundirá mucha agua hacia el interior de las células y estallarán (figura 5.17b).

Efectos de la presión del líquido

La **presión hidrostática** o, como dicen los botánicos, la **turgencia**, a menudo contrarresta la ósmosis. Ambos términos se refieren a la presión que ejerce un volumen de líquido contra una pared celular, membrana, túbulo o cualquier otra estructura que lo contiene. Las paredes de las células de las plantas, muchos protistas, hongos y bacterias, se resisten al aumento del volumen del citoplasma. Las paredes de los vasos sanguíneos se resisten a un aumento del volumen de sangre. La cantidad de presión hidrostática que impide que el agua se difunda hacia el líquido citoplásmico u otra solución hipertónica se llama **presión osmótica**.

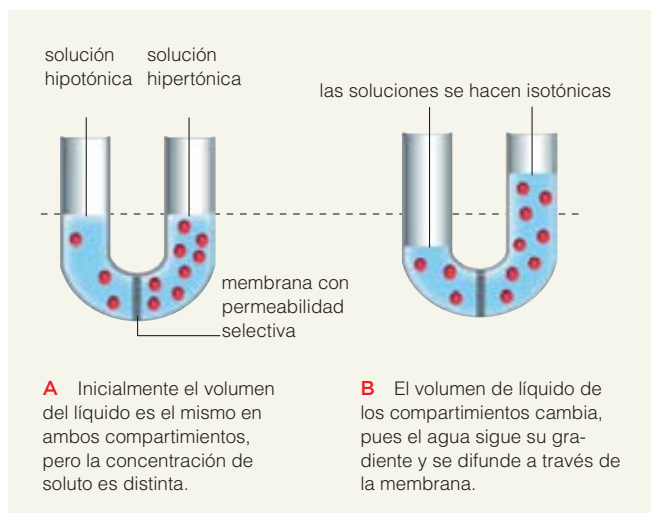


Figura 5.16 Animada Experimento para demostrar el cambio de volumen de un líquido a causa de la ósmosis. Las dos regiones están separadas por una membrana con permeabilidad selectiva.

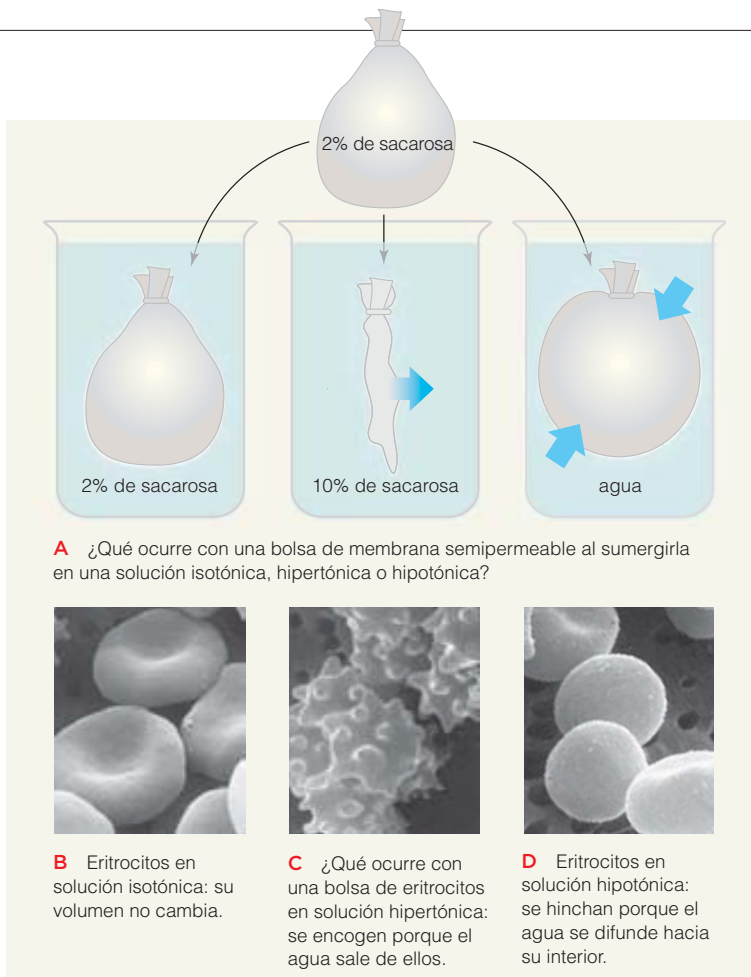


Figura 5.17 Animada (a) Experimento de tonicidad. (b-d) Las microfotografías muestran eritrocitos humanos sumergidos en líquidos de diferente tonicidad.

Por ejemplo, las células de las plantas en crecimiento son hipertónicas en relación con el agua del suelo (el líquido citoplásmico suele tener más solutos que el agua del suelo). El agua que se difunde al interior de las células de las plantas jóvenes por ósmosis ejerce presión líquida sobre la pared primaria. Esta pared flexible y delgada, se expande bajo la presión permitiendo que el volumen del citoplasma aumente (sección 4.12). La expansión de la pared (y de la célula) termina cuando la presión osmótica dentro de la célula aumenta lo suficiente para evitar la captación de agua adicional.

La presión hidrostática también sirve de apoyo a las partes blandas de la planta. Cuando una planta con hojas verdes y suaves se desarrolla bien en suelo con suficiente agua, la presión hidrostática mantiene hinchadas las células y la planta tiene apariencia erecta. A medida que la tierra se seca, la concentración de sales en el agua del suelo aumenta. Si el agua del suelo queda hipertónica respecto al líquido citoplásmico, se difunde agua hacia el exterior de la célula de la planta y la presión hidrostática del interior

desciende. El citoplasma se encoge y la planta se marchita. Al agregar sal a la tierra se produce el mismo efecto. En la figura 5.18 se muestra lo que ocurre al verter agua con sal a la tierra en torno a las raíces de una planta de tomate. A los treinta minutos, la planta se marchita.



Figura 5.18 (a) Planta de tomate que se marchita osmóticamente a los treinta minutos después de que se agrega agua salada a la tierra de la maceta. (b) Las células de un pétalo de flor de lis se hinchan de agua. Su citoplasma y su vacuola central se extienden hasta la pared celular. (c) Células de un pétalo de flor de lis marchito. El citoplasma y la vacuola central están encogidos y la membrana plasmática está separada de la pared.

Para repasar en casa

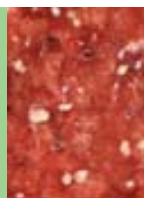
¿Por qué entra y sale agua de las células y cómo?

- El agua se desplaza en respuesta a su propio gradiente de concentración, el cual depende de la concentración de solutos.
- La ósmosis es una difusión neta de agua entre dos soluciones que difieren en concentración de agua y están separadas por una membrana con permeabilidad selectiva.
- El agua tiende a desplazarse osmóticamente hacia regiones con mayor concentración de solutos (de la solución hipotónica a la hipertónica). No ocurre difusión neta entre soluciones isotónicas.
- La presión líquida que la solución ejerce contra una membrana o pared, influye en el desplazamiento osmótico del agua.

La CFTR es un transportador activo de iones cloruro. En aproximadamente el 90% de los enfermos de fibrosis quística, la pérdida de un solo aminoácido de la proteína provoca un trastorno. Las proteínas mutadas de CFTR son funcionales, pero las enzimas las destruyen antes que lleguen a la membrana plasmática. De ese modo, la fibrosis quística a menudo es resultado de una alteración del tráfico de membrana de la proteína CFTR.

¿Por qué opción votarías?

El tejido pulmonar de un bebé con fibrosis quística; los parches blancos son mucosidad. ¿Será conveniente tamizar a los prospectos padres para detectar mutaciones de fibrosis quística? Ve más detalles en CengageNOW y vota en línea.



Resumen

Secciones 5.1, 5.2 La membrana celular es una barrera con **permeabilidad selectiva** que separa el entorno interno del externo. La membrana es un mosaico de lípidos (principalmente fosfolípidos) y proteínas. Los lípidos están organizados como doble capa con las colas no polares de ambas capas formando un emparedado entre las cabezas polares. Las membranas de las bacterias y células eucariontes pueden describirse por el modelo del **mosaico fluido**; las de las arqueas no son fluidas.

Las proteínas asociadas transitoria o permanente con la membrana llevan a cabo la mayoría de las funciones de ésta. Todas las membranas tienen **proteínas de transporte**. Las membranas plasmáticas también incorporan **proteínas receptoras**, **proteínas de adhesión**, **enzimas** y **proteínas de reconocimiento** (tabla 5.1).

- Emplea la animación de CengageNOW para aprender acerca de la estructura de la membrana y los experimentos que se emplearon para estudiarla.

- Emplea la animación de CengageNOW para familiarizarte con las funciones de las proteínas receptoras.

Sección 5.3 Una diferencia en la **concentración** de una sustancia entre regiones líquidas adyacentes constituye un **gradiente de concentración**. Las moléculas o iones tienden a seguir del gradiente más alto al más bajo, desplazándose hacia la región donde están menos concentradas, por el comportamiento llamado **difusión**. La magnitud del gradiente, la temperatura, el tamaño del soluto, la carga y la presión influyen en la tasa de difusión.

Los gases, el agua y las moléculas pequeñas no polares se difunden a través de la membrana. La mayoría de las demás moléculas e iones atraviesa únicamente con ayuda de proteínas de transporte.

- Usa la interacción de CengageNOW para investigar la difusión a través de las membranas.

Sección 5.4 Las proteínas de transporte desplazan solutos específicos a través de las membranas. Los tipos de proteínas de transporte en la membrana determinan qué sustancias la atraviesan. Las proteínas de **transporte activo** como las **bombas de calcio** usan energía, generalmente del ATP, para desplazar un soluto en contra de su gradiente de concentración. Las proteínas de **transporte pasivo** trabajan sin suministro de energía; el desplazamiento de soluto es impulsado por el gradiente de concentración. Los **cotransportadores** desplazan solutos en diferentes sentidos a través de la membrana.

- Usa la animación de CengageNOW para comparar los procesos de transporte pasivo y activo.

Sección 5.5 La **exocitosis**, **endocitosis** y **fagocitosis** desplazan sustancias a granel y partículas grandes a través de las membranas plasmáticas. En la exocitosis, una vesícula del citoplasma se fusiona con la membrana plasmática, y libera su contenido hacia el lado externo de la célula. Los lípidos y proteínas de membrana de la vesícula se hacen parte de la membrana plasmática. En la endocitosis, una parte de la membrana plasmática se hunde hacia el interior de la célula, formando una vesícula que se libera en el citoplasma. La membrana plasmática perdida por endocitosis es reemplazada por vesículas exocíticas.

- Usa la animación de CengageNOW para descubrir cómo se reciclan los componentes de la membrana y explora la fagocitosis.

Sección 5.6 La **ósmosis** es la difusión de agua a través de una membrana selectivamente permeable, de la región de concentración más baja de soluto (**hipotónica**) hacia la región con concentración más alta de soluto (**hipertónica**). No hay desplazamiento neto de agua entre soluciones **isotónicas**. La **presión osmótica** es la cantidad de **turgencia** o **presión hidrostática** (presión del líquido contra una membrana celular o pared) que detiene la ósmosis.

- Usa la animación de CengageNOW para explorar la ósmosis.

Tabla 5.1 Tipos comunes de proteínas de membrana

Categoría	Función	Ejemplos
Transportadores pasivos	Permiten que iones o moléculas pequeñas atraviesen la membrana hacia el lado donde están menos concentrados. Canales abiertos o proteínas portadoras.	Porinas; transportadores de glucosa.
Transportadores activos	Bombear iones o moléculas a través de las membranas hacia el lado donde están más concentrados. Requieren suministro de energía, por ejemplo del ATP.	Bomba de calcio; transportador de serotonina.
Receptores	Inician el cambio de actividad celular respondiendo a una señal externa (por ejemplo, enlazándose con una molécula señalizadora).	Receptor de insulina; receptor de células B.
Moléculas de adhesión celular	Ayudan a las células a pegarse entre sí y con la matriz extracelular.	Integrinas; caderinas.
Proteínas de reconocimiento	Identifican a las células como pertenecientes al ser (propias del cuerpo o tejido).	Moléculas de histocompatibilidad.
Enzimas	Aceleran las reacciones sin ser alteradas por ellas.	Diversas hidrolasas

Ejercicio de análisis de datos

En la mayoría de los individuos con fibrosis quística, el amonoácido 508 de la proteína CFTR (una fenilalanina) falta. Una proteína CFTR con este cambio se sintetiza correctamente, y puede transportar iones de manera correcta, pero nunca llega a la membrana plasmática para hacer su tarea.

Sergei Bannykh y colaboradores desarrollaron un procedimiento para medir las cantidades relativas de proteína CFTR ubicada en diferentes regiones de la célula. Compararon el patrón de distribución de CFTR en células normales con el que se observa en células con mutación en CFTR. En la figura 5.19 se muestra un resumen de sus resultados.

1. ¿Qué organelo contiene menor cantidad de proteínas CFTR en las células normales? ¿Y en las células con fibrosis quística? ¿Cuál contiene mayor cantidad?
2. ¿En qué organelo es la cantidad de proteínas CFTR en células con fibrosis quística más cercana a la cantidad de células normales?
3. ¿En dónde se retiene las proteínas CFTR con mutación?

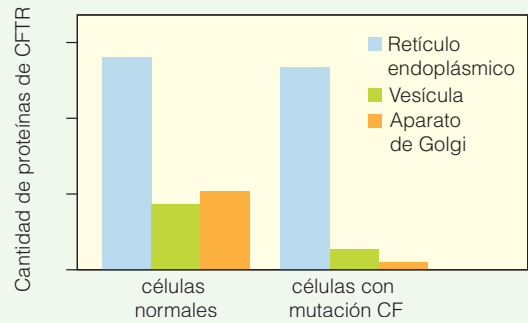


Figura 5.19 Comparación de las cantidades de proteínas CFTR asociadas con retículo endoplásmico (azul), vesículas que viajan del retículo endoplásmico al aparato de Golgi (verde) y aparato de Golgi (naranja). Los patrones de distribución de CFTR en células normales y células con mutación más común en fibrosis quística fueron comparadas en este experimento.

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

1. Las membranas celulares constan principalmente de _____.
 - a. una bicapa de carbohidratos y proteínas
 - b. una bicapa de proteínas y fosfolípidos
 - c. una bicapa de lípidos y proteínas
2. En una bicapa de líquidos, _____ de todas las moléculas de lípidos se encuentran formando un empaquetado entre todas las _____.
 - a. colas hidrofílicas; cabezas hidrofóbicas
 - b. cabezas hidrofílicas; colas hidrofílicas
 - c. colas hidrofóbicas; cabezas hidrofílicas
 - d. cabezas hidrofóbicas; colas hidrofílicas
3. Según el modelo _____, las membranas celulares son estructuras flexibles compuestas de una mezcla de distintos tipos de moléculas.
4. La mayoría de las funciones de membranas son efectuadas por _____.
 - a. proteínas
 - b. fosfolípidos
 - c. ácidos nucleicos
 - d. hormonas
5. Las membranas de organelos se incorporan _____.
 - a. proteínas de transporte
 - b. proteínas de adhesión
 - c. proteínas de reconocimiento
 - d. todos los anteriores
6. Algunas proteínas _____ también son receptores.
7. La difusión es el desplazamiento de iones o moléculas de una región donde su concentración es _____ (mayor/menor) hacia otra región donde su concentración es _____ (mayor/menor).
8. Nombra una molécula que se difunde fácilmente a través de la bicapa de lípidos.
9. Algunos iones sodio atraviesan la membrana celular a través de sus proteínas de transporte que primero deben ser activadas por un suministro de energía. Éste es un ejemplo de _____.
 - a. transporte pasivo
 - b. transporte activo
 - c. difusión facilitada
 - d. a y c
10. Al sumergir una célula viva en una solución hipotónica, el agua tenderá a _____.
 - a. desplazarse hacia el interior de la célula
 - b. salir de la célula
 - c. no presentar movimiento neto
 - d. entrar por endocitosis

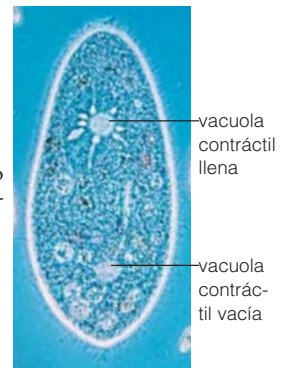
11. La presión de un líquido contra la pared o membrana celular se llama _____.
12. Las vesículas se forman por _____.
 - a. endocitosis
 - b. exocitosis
 - c. fagocitosis
 - d. halitosis
 - e. a y c
 - f. a a c
13. Ordena las siguientes estructuras según la vía de tráfico exocítica.
 - a. membrana plasmática
 - b. aparato de Golgi
 - c. retículo endoplásmico
 - d. vesículas pos-Golgi
14. Relaciona el término de la izquierda con su descripción más adecuada.

_____ Fagocitosis	a. proteína de identidad
_____ Transporte pasivo	b. base de la difusión
_____ Proteína de reconocimiento	c. importante en las membranas
_____ Transporte activo	d. una célula engloba a otra.
_____ Fosfolípido	e. requiere de suministro de energía.
_____ Gradiente	f. se ancla para señales y sustancias en la superficie de la célula.
_____ Receptores	g. no requiere suministro de energía para desplazamiento de solutos.

■ Visita [CengageNOW](#) para encontrar preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. El agua se desplaza osmóticamente al interior del *Paramecium*. Un protista acuático unicelular. Si no se controlara, esta entrada hincharía la célula rompiendo su membrana plasmática y la célula moriría. Un mecanismo que requiere de energía incluye vacuolas contráctiles (*derecha*) permite expulsar el exceso de agua. El agua entra por las extensiones tubulares de la vacuola y se recolecta en el interior. La vacuola llena se contrae expulsando agua de la célula a través de un poro. ¿Serán hipotónicos, hipertónicos o isotónicos los alrededores del *Paramecium*?



Reglas básicas del metabolismo

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Un brindis por el alcohol deshidrogenasa

La próxima vez que alguien te ofrezca un trago, detente un momento y piensa en las células de tu cuerpo que desintoxican el alcohol. No hay diferencia en que bebas una botella de cerveza, un vaso de vino o 1½ onzas de vodka. Cada uno de ellos tiene la misma cantidad de alcohol, o para llamarlo de manera más precisa, etanol ($\text{CH}_3\text{CH}_2\text{OH}$). Sus moléculas se desplazan rápidamente del estómago e intestino delgado al torrente sanguíneo. Casi todo el etanol que se bebe llega al hígado, el cual tiene cantidades impresionantes de enzimas metabolizadoras de alcohol. Una de ellas, el alcohol deshidrogenasa, ayuda a liberar al cuerpo de etanol y otros alcoholes tóxicos (figura 6.1).

Desintoxicar el alcohol es difícil para las células hepáticas. Provoca que la síntesis de proteínas y glucosa se haga más lenta, y altera la descomposición de lípidos y carbohidratos. Las mitocondrias usan oxígeno en el metabolismo del etanol; ese oxígeno normalmente participaría en la descomposición de ácidos grasos. De este modo, los ácidos grasos se acumulan en grandes glóbulos de grasa en el tejido de los bebedores fuertes. A medida que las células hepáticas mueren por falta de oxígeno, quedan menos para efectuar la desintoxicación. Uno de los posibles resultados es la hepatitis alcohólica, enfermedad común caracterizada por inflamación y destrucción de este tejido. La cirrosis alcohólica, que es otra posibilidad, deja el hígado permanentemente lleno de cicatrices. (La palabra cirrosis se deriva del griego *kirros*, o color anaranjado, por el color anormal de la piel de quienes padecen esta enfermedad.) Posteriormente el hígado deja de trabajar, con consecuencias graves para la salud.

El hígado es la mayor glándula del cuerpo humano y pesa alrededor de 1.4 kg. Se encuentra en el lado superior derecho de la cavidad abdominal. El hígado tiene muchas funciones importantes que afectan a todo el cuerpo. Ayuda a la digestión de grasa y la regulación del nivel de azúcar en sangre y descompone muchos compuestos tóxicos, no sólo el etanol. También sintetiza proteínas plasmáticas que circulan en la sangre. Dichas proteínas son esenciales para la coagulación sanguínea, el funcionamiento inmunológico y preservación del equilibrio de solutos en los líquidos corporales.

Pensemos ahora en el comportamiento destructivo llamado "beber excesivamente por periodos". En este caso se consume gran cantidad de alcohol en un periodo breve. Beber por periodos constituye actualmente el problema de drogas más grave en los campus estudiantiles de Estados Unidos. Por ejemplo, un estudio realizado en 2006 indicó que casi la mitad de 4,580 estudiantes encuestados beben muy fuerte en ciertos periodos, lo que indica que consumen cinco o más bebidas alcohólicas en un periodo de dos horas por lo menos una vez al año en el curso de la encuesta.

Beber fuerte esporádicamente causa mucho más daño al hígado. Además de las 500,000 lesiones relacionadas con accidentes, los 600,000 asaltos realizados por estudiantes intoxicados, los 100,000 casos de violaciones en citas y las 400,000 incidencias de relaciones sexuales sin protección entre estudiantes, beber muy fuerte por periodos provoca la muerte de más de 1,400 estudiantes al año. Después de este grave ejemplo, procederemos a examinar el metabolismo, que se define como la capacidad de la célula para adquirir energía y emplearla.



¡Mira el video! **Figura 6.1** Alcohol deshidrogenasa. Esta enzima que ayuda al cuerpo a descomponer el etanol y otros alcoholes tóxicos, permite a los seres humanos beber cerveza, vino y otras bebidas alcohólicas.

Conceptos básicos



El flujo de energía en el mundo de los seres vivos

La energía tiende a dispersarse espontáneamente. Cada vez que se transfiere energía, una parte de la misma se dispersa. Los organismos mantienen su organización sólo cosechando energía continuamente. El ATP acopla reacciones en las que se libera energía útil con reacciones que requieren de energía. [Secciones 6.1, 6.2](#)



¿Cómo funcionan las enzimas?

Las enzimas aumentan considerablemente la velocidad de las reacciones metabólicas. Los factores del entorno como temperatura, la sal y el pH, influyen en las funciones de las enzimas. [Sección 6.3](#)



La naturaleza del metabolismo

Las vías metabólicas son secuencias impulsadas por energía de reacciones mediadas por enzimas. Permiten concentrar, transformar o desechar materiales de las células. El control de las enzimas que rigen pasos clave de vías metabólicas permite que la actividad celular se realice con rapidez. [Sección 6.4](#)



El metabolismo en todos sitios

El conocimiento sobre el metabolismo, así como el funcionamiento de las enzimas, te ayudará a interpretar algunos fenómenos naturales. [Sección 6.5](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo, explicaremos cómo los organismos utilizan el flujo bilateral de energía para preservar su organización (1.2).
- Tus conocimientos sobre enlaces químicos (2.4) y carbohidratos (3.3) te ayudarán a comprender cómo almacenan y recuperan energía las células en los enlaces químicos. También veremos de qué manera el ATP (3.7) conecta los procesos de metabolismo que requieren energía (3.2) con los que la liberan.
- En este capítulo revisaremos la relación entre la estructura y funcionamiento de las proteínas (3.5, 3.6), esta vez dentro del contexto de las enzimas (1.2) y su funcionamiento. Los factores como la temperatura (2.5) y el pH (2.6) afectan el funcionamiento de las enzimas.
- Comenzaremos a pensar en la manera en que las células cosechan energía de moléculas orgánicas en secuencias de transferencia electrónica (2.3), y en las proteínas de membrana (5.2) que llevan a cabo este tipo de reacciones.
- Veremos un ejemplo de cómo emplean los científicos reacciones metabólicas para fabricar marcadores (2.2), los cuales nos ayudan a entender mejor fenómenos naturales como las biopelículas (4.5).

¿Por qué opción votarías? Algunas personas se han dañado el hígado por beber demasiado alcohol; otras han experimentado infecciones que dañan el hígado. Como no hay suficientes donadores de hígado, ¿sería conveniente basarse en el estilo de vida para decidir a quién se le da un trasplante? Ve más detalles en CengageNOW y vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- La síntesis de moléculas de la vida se inicia con suministro de energía a las células vivas.
- Conexiones con Organización de los seres vivos 1.2, Enlaces químicos 2.4, Carbohidratos 3.3.

La energía se dispersa

La **energía** es la capacidad para realizar trabajo, aunque ésta no es una definición perfecta, ni los mejores físicos pueden explicar con exactitud qué es la energía. Sin embargo, aun sin una definición perfecta, podemos entender la energía refiriéndonos a los tipos de energía que conocemos como luz, electricidad, presión, calor y movimiento (figura 6.2).

También comprendemos que una forma de energía puede transformarse a otra. Por ejemplo, un foco transforma la electricidad en luz, y un automóvil transforma la energía química de la gasolina en energía para el movimiento. Lo que quizá no es evidente es que la cantidad total de energía en cada conversión de este tipo no varía. La energía no se crea ni se destruye, sólo se transforma, concepto que recibe el nombre de **primera ley de la termodinámica**.

Otro concepto describe cómo se comporta la energía: tiende a dispersarse espontáneamente. Por ejemplo, el calor fluye de una sartén caliente al aire circundante frío de la cocina hasta que la temperatura de ambos se iguala. Nunca hemos visto que el aire frío aumente la temperatura de una sartén caliente. Cada forma de energía (no sólo la calorífica) tiende a dispersarse hasta que se reparte equitativamente en todo el sistema.

La entropía mide la cantidad de energía de un sistema dado que se ha dispersado. Emplearemos como ejemplo la sartén caliente en la cocina fría. Al fluir calor de la sartén hacia el aire circundante, la entropía del sistema aumenta. Esa entropía continúa aumentando hasta que el calor se distribuye uniformemente en toda la cocina y deja de existir flujo neto de calor de un área a otra. El sistema ha alcanzado ahora su máxima entropía con respecto al calor (figura 6.3).

Al decir que la energía se dispersa, nos referimos a que el sistema tiende a cambiar hacia un estado de máxima entropía. El concepto de que la entropía aumenta espontáneamente, es la **segunda ley de la termodinámica**. Cuando vemos una reducción de entropía, es de esperarse que haya ocurrido algún cambio de energía que haya dado lugar al mismo.

Los biólogos usan el concepto de entropía aplicado a los enlaces químicos, porque el flujo de energía al mundo de los seres vivos ocurre principalmente a través de síntesis y ruptura de enlaces químicos. ¿Cómo se relaciona la entropía con el enlace químico? Pensemos en él en términos de movimiento: dos átomos no enlazados pueden vibrar, girar y rotar en todos sentidos: tienen alta entropía con respecto al movimiento. Cuando se forma un enlace covalente entre átomos los restringe, de modo que se mueven menos que antes de enlazarse. Por lo tanto, la entropía de dos átomos disminuye cuando se forma un enlace entre ellos.

Los cambios de entropía son parte del motivo por el cual algunas reacciones ocurren espontáneamente y otros requieren de suministro de energía, como veremos en la siguiente sección.



Figura 6.2 Demostración de un tipo conocido de energía: la energía de movimiento o cinética.

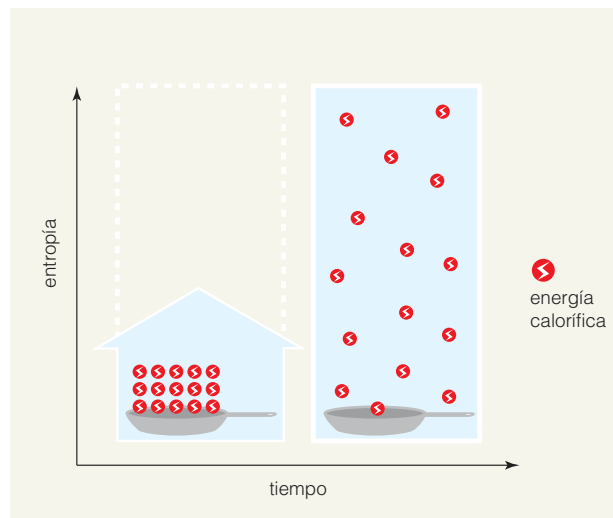


Figura 6.3 La entropía se refiere a la "distribución" de energía. La entropía tiende a aumentar, pero la cantidad total de energía permanece igual.



Figura 6.4 Se requieren más de 10,000 libras de frijol de soya y maíz para criar un becerro de 1,000 libras. ¿A dónde van las 9,000 libras restantes? El cuerpo del animal descompone las moléculas de los alimentos para tener acceso a la energía almacenada en los enlaces químicos y sólo alrededor de 10% de esa energía se emplea para sintetizar masa corporal. Parte de la energía restante se emplea en actividades (como el movimiento) y la mayoría se pierde durante las transformaciones de energía.

El flujo unilateral de energía

Al transferirse energía de uno a otro sitio se produce trabajo, y dichas transferencias de energía a menudo incluyen que una forma de energía se transforme en otra. Desde el punto de vista biológico, esta afirmación implica que todos los organismos emplean la energía que obtienen del entorno para realizar trabajo celular. Por ejemplo, las células fotosintéticas de los productores captan energía solar y la transforman en energía química que se almacena en los enlaces de los carbohidratos. La mayoría de los organismos tienen acceso a la energía química almacenada en los enlaces de los carbohidratos rompiéndolos. Ambos procesos incluyen muchas transferencias de energía.

Una parte de la energía escapa en cada transferencia, generalmente en forma de calor. Ésta es otra forma de interpretar la segunda ley: las transferencias de energía no son totalmente eficientes. Por ejemplo, un foco incandescente típico transforma aproximadamente 5% de la energía de la electricidad a luz. La energía restante, alrededor de 95%, se escapa como calor que se irradia del foco. El calor dispersado no es muy útil para realizar trabajo, ni se transforma con facilidad a otra forma más útil de energía (como electricidad). Debido a que parte de la energía en toda transferencia se dispersa como calor y éste no es útil para realizar trabajo, podemos decir que la cantidad total de energía disponible para realizar trabajo en el universo siempre disminuye.

¿Constituyen los seres vivos una excepción a este flujo depresivo? Un cuerpo organizado no está disperso. La energía se concentra en cada nuevo organismo a medida que se sintetizan moléculas de la vida y se organiza en células. No obstante, la segunda ley sigue siendo aplicable. Los seres vivos constantemente usan energía para crecer, desplazarse, obtener nutrientes, reproducirse y otros procesos. Ocurren pérdidas inevitables durante las transferencias de energía para mantener la vida (figura 6.4). A menos que dichas pérdidas sean repuestas con energía de otra fuente, la organización compleja de los seres vivos llegará a su fin. La mayor parte de la energía que da lugar a la vida sobre la Tierra es energía solar; el Sol ha perdido energía desde que se formó, hace 4.5 mil millones de años.



ENTRADA DE ENERGÍA

La luz solar llega a los entornos terrestres. Los productores de casi todos los ecosistemas captan y transforman la luz solar a diversas formas de energía almacenada. Éstos y todos los demás organismos transforman la energía almacenada en formas que permiten realizar trabajo celular.

SALIDA DE ENERGÍA

En cada conversión hay un flujo unilateral de algo de energía que escapa de regreso al entorno. Se efectúan ciclos de nutrientes entre productores y consumidores.

Figura 6.5 Flujo unilateral de energía a los organismos vivos que compensa el flujo unilateral de energía que sale de ellos. El suministro de energía impulsa el reciclado de materiales entre productores y consumidores.

En nuestro mundo la energía fluye del Sol a los productores y después a los consumidores (figura 6.5). Durante este viaje la energía cambia de forma y de ubicación muchas veces. Cada vez algo de energía escapa como calor, hasta que tarde o temprano toda ella se dispersa irrevocablemente. Sin embargo, la segunda ley no dice con qué rapidez ocurre esta dispersión. La dispersión espontánea de energía es evitada por los enlaces químicos. Pensemos en todos los enlaces en las incontables moléculas que constituyen la piel, el corazón, el hígado, los líquidos y otras partes del cuerpo. Gracias a estos enlaces, las moléculas y el cuerpo humano permanece junto, por lo menos durante cierto tiempo.

Para repasar en casa

¿Qué es la energía?

- La energía es la capacidad para realizar trabajo. Puede transformarse de uno a otro tipo, pero no se crea ni se destruye.
- La energía tiende a dispersarse espontáneamente.
- Los organismos mantienen su organización compleja sólo mientras mantengan la energía que obtienen de otros sitios.

- Todas las células almacenan y recuperan la energía de los enlaces químicos de las moléculas de la vida.
- Conexión con Formación de enlaces 2.4, Carbohidratos 3.3, Nucleótidos 3.7.

La energía entra, la energía sale

Como ya sabes, los enlaces químicos unen a los átomos para formar moléculas. Cuando las moléculas interactúan se forman y rompen enlaces químicos. Una **reacción** es el proceso por el cual ocurren estos cambios químicos. En el curso de una reacción química, uno o más **reactivos** (moléculas que participan en la reacción) cambian a uno o más **productos** (moléculas que quedan al finalizar la reacción). Una reacción química suele representarse mediante una ecuación (figura 6.6).

Todo enlace químico contiene energía. La cantidad específica de energía que contiene cada enlace depende de los elementos que participan en él. Por ejemplo, el enlace covalente entre un átomo de hidrógeno y un átomo de oxígeno en cualquier molécula de agua siempre contiene la misma cantidad de energía. Ésta es la cantidad de energía que se requiere para romperlo y también la cantidad de energía que se libera cuando se forma ese enlace.

La energía de enlace y la entropía contribuyen a la **energía libre** de la molécula, que es la cantidad de energía disponible (libre) para hacer trabajo.

En la mayoría de las reacciones, la energía libre de los reactivos difiere de la energía libre de los productos. Las reacciones en las cuales los reactivos tienen menos energía libre que los productos, requieren de un suministro neto de energía para realizarse. Dichas reacciones reciben el nombre de **endotérmicas**, lo que significa “que requieren de energía” (figura 6.7a).

Las células almacenan energía realizando reacciones endotérmicas. Por ejemplo, la energía (en forma de luz) impulsa las reacciones generales de la fotosíntesis, en las que el dióxido de carbono y agua se transforman en glucosa y oxígeno.

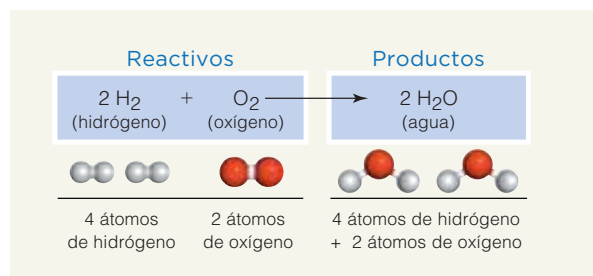


Figura 6.6 Contabilidad química. En las ecuaciones que representan reacciones químicas, los reactivos se escriben a la izquierda de una flecha que señala los productos. El número antes de la fórmula indica el número de moléculas.

Los átomos cambian de ubicación en la reacción, pero no desaparecen: el mismo número de átomos que entra a la reacción continúa allí cuando dicha reacción termina.

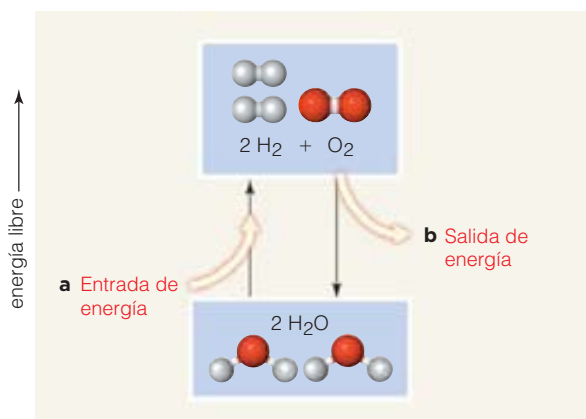


Figura 6.7 Suministro y generación de energía en reacciones químicas.

(a) Las reacciones endotérmicas requieren de suministro de energía porque en ellas las moléculas de energía libre más bajas se transforman en moléculas de energía libre mayor.

(b) Las reacciones exergónicas producen energía porque transforman moléculas con energía libre alta en moléculas de energía libre menor.

Investiga: ¿Qué ley de la termodinámica explica la entrada y salida de energía de las reacciones químicas?

Respuesta: la primera ley

geno. A diferencia de la luz, la glucosa puede almacenarse en el interior de la célula.

En otras reacciones, los reactivos tienen más energía libre que los productos. Estas reacciones se llaman **exergónicas**, que significa “con salida de energía”, porque en ellas hay una liberación neta de energía (figura 6.7b). Las células tienen acceso a la energía libre de las moléculas realizando reacciones exergónicas. Un ejemplo es el proceso general de respiración aerobia, por el cual la glucosa reacciona con oxígeno y se transforma en dióxido de carbono y agua con producción neta de energía.

¿Por qué el mundo no termina en un incendio?

Las moléculas de la vida liberan energía al combinarse con el oxígeno. Por ejemplo, pensemos en una chispa que enciende una madera en una fogata. La madera principalmente es celulosa, un carbohidrato que consta de largas cadenas de unidades repetitivas de glucosa (sección 3.3). Una chispa inicia la reacción que transforma la celulosa y el oxígeno en agua y dióxido de carbono. Esta reacción es exergónica, y libera suficiente energía para iniciar la misma reacción de otras moléculas de celulosa y oxígeno. Por eso, la hoguera continúa prendida después de que se enciende.

Si la Tierra es rica en oxígeno y en reacciones exergónicas potenciales, ¿por qué no estalla en llamas? Afortunadamente se requiere energía para romper los enlaces químicos de los reactivos, aun en una reacción exergónica. La **energía de activación** es la cantidad mínima de energía que permite que se inicie una reacción química (figura 6.8). Es indepen-

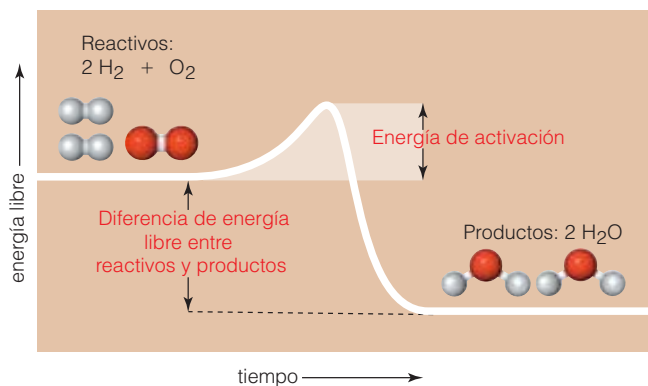


Figura 6.8 Energía de activación. La mayoría de las reacciones no proceden sin un suministro de energía de activación, la cual se muestra en este caso como una joroba en la curva de energía. En este ejemplo, los reactivos tienen más energía libre que los productos. La energía de activación impide que este tipo de reacciones exergónicas se produzca espontáneamente.

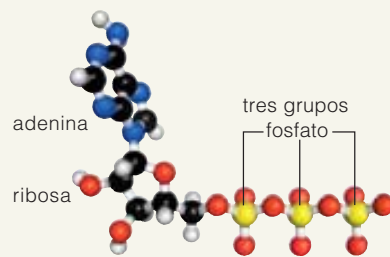
diente de cualquier diferencia de energía entre reactivos y productos.

Tanto las reacciones endotérmicas como exergónicas tienen una energía de activación, cuya cantidad varía con la reacción. Por ejemplo, el algodón de pólvora o nitrocelulosa es un derivado de la celulosa altamente explosivo. Christian Schönbein descubrió accidentalmente cómo fabricarlo al emplear un mandil de algodón para limpiar ácido nítrico derramado en la mesa de su cocina y después colgarlo junto a un horno. El mandil explotó. Por ser un químico de principios del siglo XIX, Schönbein tuvo de inmediato la idea de vender el algodón explosivo para armas de fuego, aunque se comprobó que era demasiado inestable. Se necesita tan poca energía de activación para que el algodón de pólvora reaccione con el oxígeno, que explota espontáneamente. ¿Cuál fue su sustituto? La pólvora, pues tiene una mayor energía de activación para reaccionar con el oxígeno.

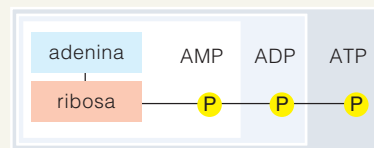
El ATP, la moneda energética de las células

ATP Las células realizan reacciones pareadas de las cuales una requiere energía y otra la libera. El ATP forma parte de ese proceso en diversas reacciones de las células. El **ATP**, o adenosín trifosfato, es un transportador de energía: acepta la energía liberada por reacciones exergónicas, y aporta energía a las reacciones endotérmicas. El ATP es la principal moneda de la economía energética de la célula, de modo que podemos usar una moneda de cartón para representarlo.

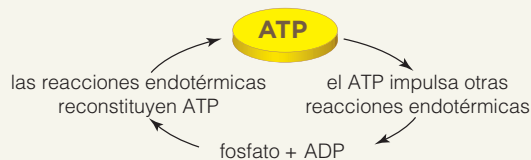
El ATP es un nucleótido que enlazado con tres grupos fosfato (figura 6.9a). Los enlaces que unen a esos grupos fosfato contienen muchísima energía. Cuando se transfiere un grupo fosfato del ATP a otra molécula, se transfiere energía junto con él. Dicha energía constituye un “aporte” a una reacción endotérmica. La transferencia de un grupo fosfato se llama **fosforilación**.



A Estructura del ATP (adenosín trifosfato).



B Esta molécula se llama ATP cuando tiene tres grupos fosfato. Al perder uno de estos grupos, la molécula recibe el nombre de ADP (adenosín difosfato); al perder dos grupos fosfato recibe el nombre de AMP (adenosín monofosfato).



C El ATP se forma cuando en una reacción endotérmica se produce un enlace covalente entre ADP y fosfato. La energía del ATP se transfiere a otra molécula junto con un grupo fosfato y se forma ADP nuevamente. La energía de las transferencias de este tipo impulsa reacciones endotérmicas muy importantes para el funcionamiento celular, como el transporte activo y la contracción muscular.

Figura 6.9 Animada El ATP. La moneda energética de todas las células.

Las células constantemente emplean ATP para realizar reacciones endotérmicas, de modo que lo reponen de manera constante. Cuando el ATP pierde un fosfato, se forma ADP (adenosín difosfato) (figura 6.9b). El ATP se regenera de nuevo cuando el ADP se enlaza con un fosfato en una reacción endotérmica. El ciclo de uso y reposición de ATP se llama **ciclo de ATP/ADP** (figura 6.9c).

Para repasar en casa

¿Cómo utilizan energía las células?

- Las células almacenan y recuperan energía formando y rompiendo enlaces químicos.
- La energía de activación es la cantidad mínima de energía necesaria para que se inicie una reacción química.
- Las reacciones endotérmicas no pueden realizarse sin un suministro neto de energía. Las reacciones exergónicas terminan con liberación neta de energía.
- El ATP, es el principal portador de energía en toda célula; acopla reacciones que liberan energía con reacciones que la requieren.

- Las enzimas hacen que ciertas reacciones ocurran mucho más rápido de lo que ocurrirían por sí solas.
- Conexiones con Temperatura 2.5, pH 2.6, Estructura de las proteínas 3.5, Desnaturalización 3.6.

Cómo funcionan las enzimas

Se requerirían varios siglos para que el azúcar se descompusiera en dióxido de carbono y agua por sí solo; sin embargo, esa misma conversión se realiza en pocos segundos dentro de una célula humana. Esto se debe a la presencia de **enzimas**, las cuales son catalizadores o moléculas que hacen que las reacciones químicas procedan mucho más rápido que por sí solas. La mayoría de las enzimas son proteínas, aunque algunas son ARN.

La mayoría de las enzimas no son consumidas ni se modifican al participar en una reacción y pueden trabajar en ella una y otra vez. Cada tipo de enzima reconoce y altera reactivos específicos o **sustratos**. Por ejemplo, la enzima trombina escinde un enlace peptídico específico en la proteína llamada fibrinógeno.

Las cadenas de polipéptidos de las enzimas están plegadas formando uno o más **sitios activos**. Estos sitios son sitios en los cuales se enlazan los sustratos y donde se efectúan las reacciones (figura 6.10). El sitio activo tiene forma, tamaño, polaridad y carga complementarios al sustrato. Esa adaptación es el motivo por el cual la enzima actúa sólo con sustratos específicos.

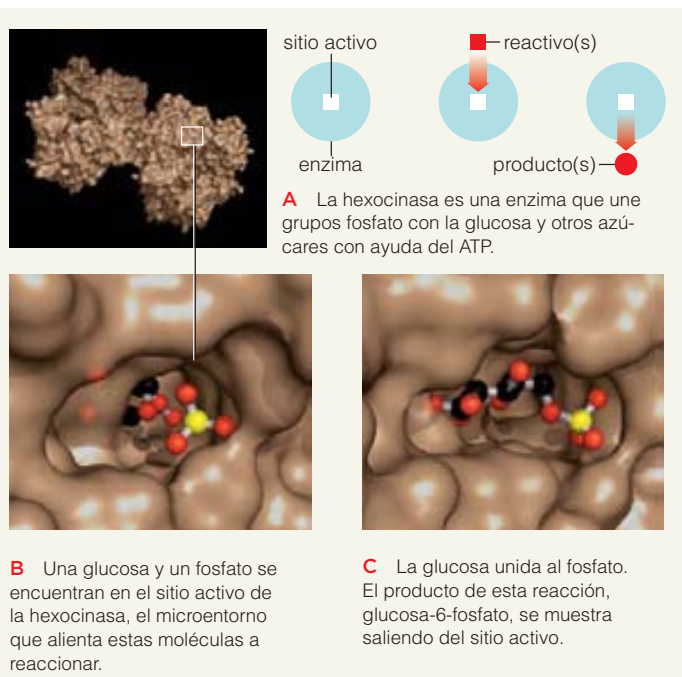


Figura 6.10 Sitio activo de una enzima.

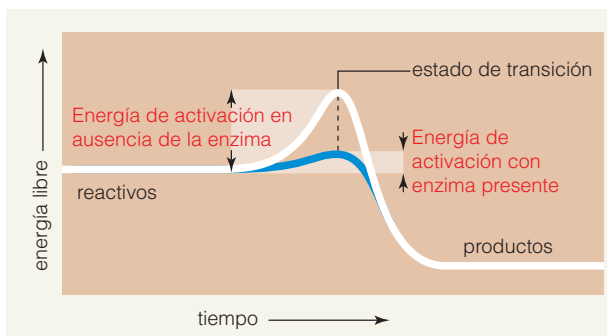


Figura 6.11 Animada Una enzima aumenta la velocidad de una reacción reduciendo su energía de activación. **Investiga:** ¿Es energónica o exergónica esta reacción? *Respuesta: exergónica*

La energía de activación se asemeja a una colina que debe ser escalada por reactivos para llegar al lado de los productos. Al hablar de energía de activación, en realidad nos referimos a la energía necesaria para romper los enlaces de los reactivos. Dependiendo de la reacción, dicha energía puede obligar a que los sustratos se acerquen, redistribuir su carga, o causar algún otro cambio. El cambio produce un **estado de transición**, en el cual los enlaces del sustrato alcanzan su punto de ruptura y la reacción comienza a darse espontáneamente para formar productos. Las enzimas permiten que se alcance el estado de transición reduciendo la energía de activación (figura 6.11). Para ello recurre a cuatro mecanismos, que funcionan solos o en combinación.

Ayuda para que los sustratos se unan A medida que las moléculas de sustrato están más cerca unas de otras, tienen más probabilidades de reaccionar. El enlace con un sitio activo es tan eficaz como llevar a los sustratos 10 millones de veces más cerca uno de otro.

Orientación de sustratos en posiciones que favorecen la reacción Por sí solos, los sustratos chocan en sentido aleatorio. En contraste, cuando se enlazan con un sitio activo, los sustratos se posicionan alineados adecuadamente para la reacción.

Introducción de adaptación entre enzima y sustrato Por el **modelo de adaptación inducida**, el sustrato no es totalmente complementario con el sitio activo. La enzima restringe al sustrato, alargándolo o apretándolo en una forma que a menudo permite que termine cerca de un grupo reactivo u otra molécula. Al obligar al sustrato a adaptarse al sitio activo, la enzima favorece el estado de transición.

Expulsión de moléculas de agua El metabolismo ocurre en líquidos acuosos, pero las moléculas de agua pueden interferir en ciertas reacciones. Los sitios activos de algunas enzimas repelan el agua, manteniéndola alejada de las reacciones.

Efectos de la temperatura, el pH y la salinidad

Agregar energía en forma de calor aumenta la energía libre por esto, en parte, el movimiento molecular aumenta con la temperatura (sección 2.5). A medida que la energía libre de los reactivos es mayor, la reacción se encuentra más cerca de su energía de activación. De este modo, la velocidad de una reacción enzimática de manera típica aumenta con la temperatura, pero sólo hasta determinado punto. Las enzimas se desnaturalizan por arriba de una temperatura característica. Después, la velocidad de reacción desciende marcadamente mientras que la forma de la enzima cambia y deja de funcionar (figura 6.12). Por ejemplo, una enzima de 42°C, afecta a muchas de las enzimas del cuerpo, es por esto que este tipo de fiebre es tan peligroso.

La tolerancia de las enzimas al pH es variable. En el cuerpo humano la mayoría de las enzimas funcionan mejor con un pH de 6 y 8. Por ejemplo, la molécula de hexocinasa de la figura 6.10 es más activa en áreas del intestino delgado donde el pH es cercano a 8. Algunas enzimas, como la pepsina, funcionan fuera del rango típico de pH. La pepsina sólo funciona en líquido estomacal, donde descompone las proteínas de los alimentos. Este líquido es muy ácido, con un pH cercano a 2 (figura 6.13).

La actividad de una enzima también depende de la cantidad de sal en el líquido circundante. El exceso o escasez de sal interfiere con la formación de puentes de hidrógeno que mantienen a la enzima en forma tridimensional.

Ayuda de cofactores

Los **cofactores** son átomos o moléculas (distintas de las proteínas) que pueden asociarse con enzimas necesarias para su funcionamiento. Algunos de ellos son iones metálicos. Los cofactores orgánicos se llaman **coenzimas**. Casi todas las vitaminas son coenzimas o precursores de ellas.

Emplearemos la enzima llamada catalasa como ejemplo del funcionamiento de los cofactores. Igual que la hemoglobina (sección 3.6), la catalasa tiene cuatro grupos hemo. El átomo de hierro en el centro de cada grupo hemo es un cofactor. El hierro, como otros átomos metálicos, afecta a los electrones de las moléculas cercanas. La catalasa funciona manteniendo una molécula de sustrato cerca de uno de sus átomos de hierro, el cual jala los electrones del sustrato llevándolo al estado de transición.

La catalasa es un **antioxidante**, es decir, neutraliza los radicales libres, los cuales son átomos o moléculas que presentan uno o más electrones desapareados. Estos peligrosos residuos de las reacciones metabólicas atacan la estructura de las moléculas biológicas. Los radicales libres se acumulan cuando envejecemos, en parte porque el cuerpo fabrica menos moléculas de catalasa.

Algunas enzimas están enlazadas fuertemente con una enzima. Otros, como NAD⁺ y NADP⁺, pueden difundirse con libertad por el citoplasma. A diferencia de las enzimas, muchas coenzimas se modifican en el curso de una reacción.

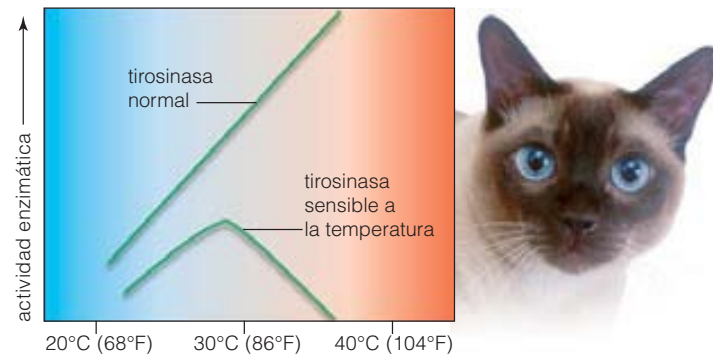


Figura 6.12 La enzima tirosinasa participa en la producción de melanina, pigmento negro en las células de la piel. Normalmente la actividad de la tirosinasa aumenta con la temperatura entre 20°C y 40°C. Las mutaciones provocan que la actividad de tirosinasa descienda mucho a temperaturas normales del cuerpo. La mutación de los gatos siameses, la inactiva en las partes más cálidas del cuerpo del gato, el cual presenta menos melanina en esos sitios y por lo tanto, piel más clara.

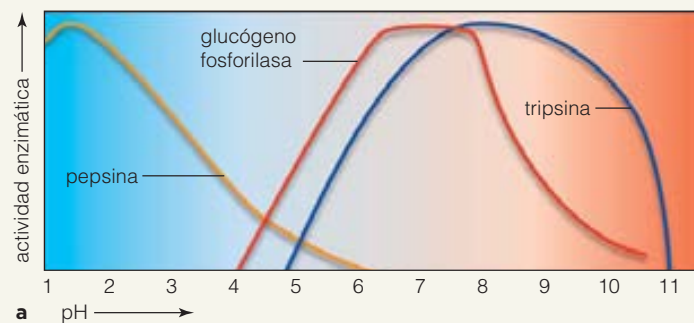


Figura 6.13 Las enzimas y el pH. (a) Manera en que los valores de pH afectan a tres enzimas. (b) Plantas carnívoras del género *Nepenthes* que crecen en hábitats pobres en nitrógeno. Secretan ácidos y enzimas que digieren proteínas a manera de líquido en una hoja modificada en forma de copa. Estas enzimas liberan nitrógeno para presas pequeñas, como los insectos, que son atraídos por el olor del líquido y se ahogan en él. Una de estas enzimas similar a la pepsina funciona mejor a pH 2.6.

Para repasar en casa

¿Cómo funcionan las enzimas?

- Las enzimas aumentan considerablemente las velocidades de reacciones específicas. Cuando un sustrato se enlaza con el sitio activo de una enzima alcanza su estado de transición, en el cual los enlaces del sustrato alcanzan el punto de ruptura.
- Cada enzima funciona mejor a ciertas temperaturas, pH y concentración de sal.
- Los cofactores se asocian con las enzimas y ayudan a su funcionamiento.

- El ATP, las enzimas y otras moléculas interactúan en las vías organizadas del metabolismo.
- Conexión con Electrones 2.3, Metabolismo 3.2, Aminoácidos 3.5, Proteínas de membrana 5.2.

Tipos de vías metabólicas

El metabolismo, como recordarás, se refiere a las actividades en las cuales las células obtienen y usan energía (sección 3.2). Cualquier serie de reacciones mediadas por enzimas en la cual la célula sintetice, reordene o rompa una sustancia química se llama una **vía metabólica**. Las vías en las que se sintetizan moléculas de mayor tamaño a par-

tir de otras más pequeñas son de biosíntesis o anabólicas. Otras vías en las que las moléculas se rompen son degradativas o catabólicas.

Muchas vías metabólicas son lineales, es decir, van directamente de reactivos a productos. Otras están ramificadas: sus intermediarios pueden continuar en más de una secuencia de reacciones. Otras más son cíclicas; en el último paso se regenera un reactivo para el primer paso. Por ejemplo, ocurre una vía cíclica durante la segunda etapa de la fotosíntesis. El punto inicial para la reacción es en la molécula llamada RuBP; en la última reacción de la vía un intermediario se transforma en otra molécula de RuBP.

Controles del metabolismo

Las reacciones enzimáticas no se producen únicamente de los reactivos hacia los productos. También pueden producirse en sentido inverso de manera simultánea, y parte de los productos se transformará de nuevo en reactivos. Las velocidades de la reacción hacia la derecha y hacia la izquierda a menudo dependen de las concentraciones de reactivos y productos: una concentración elevada de reactivos impulsa la reacción en sentido contrario. Una concentración alta de productos impulsa la reacción en sentido opuesto.

Las células conservan energía y recursos sintetizando lo que necesitan (no mayores o menores cantidades) en cualquier momento. ¿Cómo ajusta la célula el tipo y la cantidad de moléculas que produce? Los mecanismos de retroalimentación ayudan a la célula a conservar, aumentar o reducir su producción de miles de sustancias distintas. Algunos de estos mecanismos ajustan la rapidez con que se sintetizan moléculas de enzima. Otros activan o inhiben enzimas ya sintetizadas.

En algunos casos, las moléculas que se enlazan con la enzima la activan o inhiben directamente. Muchas moléculas regulatorias se enlazan no con el sitio activo, sino con un sitio alostérico de la enzima. El sitio **alostérico** es una región de la enzima distinta del sitio activo que puede enlazarse con moléculas regulatorias (*alo-* significa otro; *sterico* significa estructura). El enlace con un regulador alostérico altera la forma de la enzima de manera que aumenta o inhibe su funcionamiento (figura 6.14).

Los efectos alostéricos provocan **inhibición por retroalimentación**, en la cual el producto final de una serie de reacciones enzimáticas inhibe a la primera enzima de la serie (figura 6.15). Por ejemplo, la isoleucina inhibe su propia síntesis, de modo que las células fabrican mayores cantidades de este aminoácido cuando su concentración en el citoplasma declina. Las células consumen sus reservas de isoleucina y otros aminoácidos (bloques constitutivos de las proteínas) durante la síntesis proteica (sección 3.5). Cuando la síntesis de proteína se hace más lenta, se incorpora menos isoleucina a las proteínas, de modo que ese aminoácido se acumula. La isoleucina no empleada se enlaza con un sitio alostérico de una enzima de su propia vía de síntesis. Este enlace modifica la forma de la enzima, de modo que se forma menos isoleucina. Cuando la célula

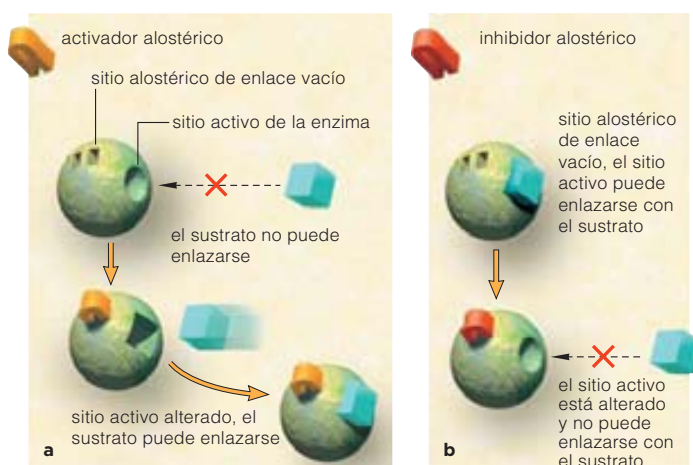


Figura 6.14 Animada Ejemplos de control alostérico. (a) El sitio activo se hace funcional cuando se enlaza con un activador. (b) El sitio activo deja de trabajar cuando se enlaza con un inhibidor.

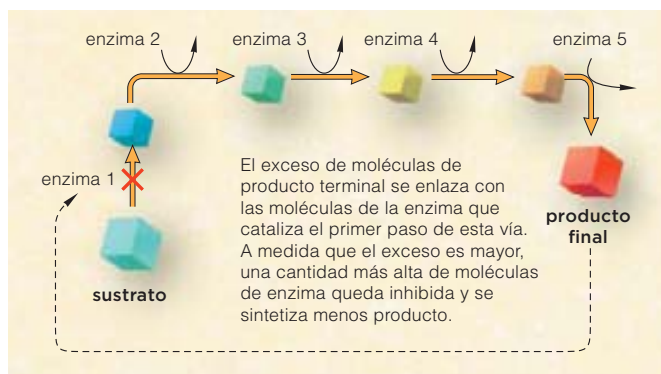
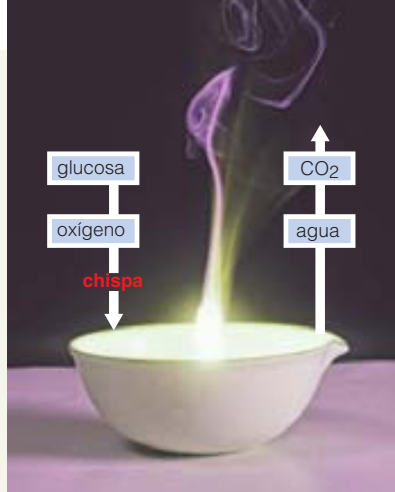
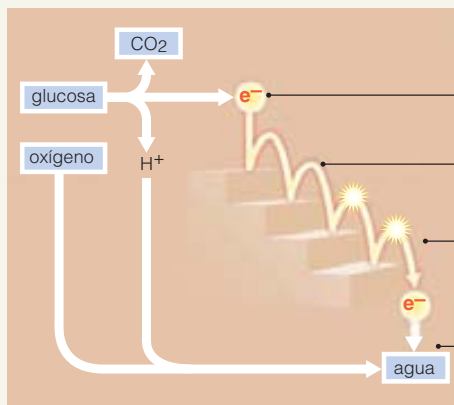


Figura 6.15 Animada Inhibición por retroalimentación. En este ejemplo, cinco tipos de enzimas actúan de manera secuencial para transformar un sustrato en producto, el cual inhibe la actividad de la primera enzima.



A La glucosa reacciona con oxígeno cuando se expone a una chispa. Se libera energía inmediatamente al formarse CO_2 y agua.



B La misma reacción general ocurre en pasos más pequeños en una cadena de transferencia de electrones. Se libera energía en cantidades que las células pueden utilizar para el funcionamiento celular, como la contracción muscular o el transporte activo.

Figura 6.16 Animada Liberación de energía sin control en comparación con liberación controlada de energía.

comienza a sintetizar proteínas de nuevo, utiliza la isoleucina acumulada hasta que todos los sitios alostéricos de las moléculas enzimáticas quedan liberados. Entonces, se inicia de nuevo la síntesis de isoleucina.

Reacciones redox

Cuando una molécula de glucosa se descompone en agua y dióxido de carbono, repentinamente libera energía de manera explosiva (figura 6.16a). Las explosiones no son buenas para las células. La única manera en que las células pueden captar energía de la glucosa es rompiendo la molécula a través de pasos más pequeños y manejables. La mayoría de ellos son **reacciones de oxidorreducción**. En cada una de estas reacciones “redox”, una molécula acepta electrones (se *reduce*) y otra molécula (la cual se *oxida*). Para recordar lo que significa la palabra reducido, pensemos en que en la carga negativa de un electrón “reduce” la carga de una molécula receptora. Pensemos en la x de la palabra oxidación como un signo +, que representa el aumento de carga que ocurre cuando la molécula pierde un electrón.

Las coenzimas son algunos de los diversos tipos de moléculas que aceptan electrones en las reacciones redox, que también se llaman reacciones con transferencia de electrones. En los próximos dos capítulos, aprenderás la importancia de las reacciones redox en las cadenas de transferencia de electrones. Una **cadena de transferencia de electrones** es una serie organizada de pasos de reacción, en las cuales arreglos de enzimas enlazados con la membrana y otras moléculas ceden y aceptan electrones mutuamente. Los electrones tienen un nivel energético más alto al entrar a la cadena que al salir de ella. Imagina que los electrones estuvieron descendiendo una escalera y que perdieron un poco de energía en cada escalón (figura 6.16b).

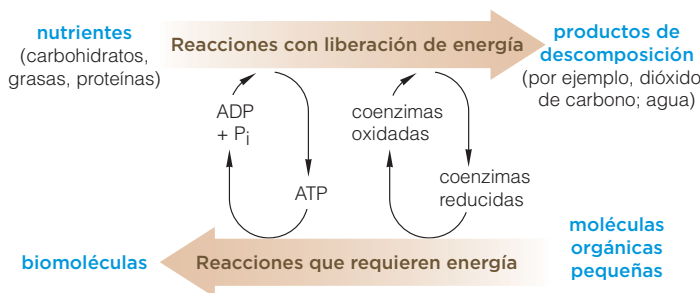


Figura 6.17 El ATP se forma en reacciones con liberación de energía, y después aporta energía a reacciones que la requieren. Las coenzimas (NAD^+ , NADP^+ y FAD) aceptan electrones e hidrógeno de reacciones donde se libera energía. Las coenzimas (reducidas a NADH , NADP y FADH_2) aportan su carga de electrones e hidrógeno a reacciones que requieren de energía.

Muchas coenzimas aportan electrones a cadenas de transferencia electrónica en la fotosíntesis y la respiración aerobia. La energía liberada en ciertos pasos de esas cadenas ayuda a impulsar la síntesis de ATP. En la figura 6.17 se muestran generalidades sobre cómo conectan el ATP y las coenzimas las vías de liberación de energía con las que requieren energía. En los próximos capítulos examinaremos en más detalle estas vías.

Para repasar en casa

¿Qué son las vías metabólicas?

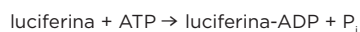
- Las vías metabólicas son secuencias de reacciones mediadas por enzimas. Algunas son de biosíntesis y otras son de degradación.
- Los mecanismos de control aumentan o inhiben la actividad de muchas enzimas. Estos ajustes ayudan a que las células produzcan sólo lo que necesitan en un intervalo dado.
- En muchas vías metabólicas se producen transferencias de electrones o reacciones de oxidorreducción. Las reacciones redox ocurren en cadenas de transferencia de electrones. Las cadenas con sitios importantes para intercambio de energía en la fotosíntesis y la respiración aerobia.

6.5 Luces nocturnas

- La bioluminiscencia es evidencia del metabolismo.
- Conexiones con Marcadores 2.2, Biopelículas 4.5.

Enzimas de bioluminiscencia Por la noche, las aguas tibias de los mares tropicales o el aire durante el verano en campos y jardines, brillarán con luces parpadeantes. Esta luz, emitida por reacciones metabólicas en organismos vivos, constituye la **bioluminiscencia** (del griego *bio-*, vida y del latín *lumen*, brillar). En diferentes especies ayuda a atraer a compañeros o presas, o a confundir a depredadores.

Los organismos bioluminiscentes emiten luz cuando las enzimas llamadas luciferasas transforman la energía de enlaces químicos en energía luminosa (luciferasa es un término genérico que se refiere a muchas enzimas distintas). En la figura 6.18 se muestra la luciferasa de una luciérnaga, una enzima sensible a la temperatura que emplea ATP para excitar a una molécula de pigmento emisora de luz. Cualquier sustrato de la luciferasa se llama luciferina:



Excitada por la transferencia, la luciferina modificada libera espontáneamente la energía adicional a manera de luz:



Diferentes luciferinas emiten colores en todo el espectro de la luz visible, desde el rojo al anaranjado, amarillo, verde, azul y púrpura. Algunas emiten inclusive luz infrarroja o ultravioleta.

Conexión con la investigación Muchas especies de protistas, hongos, bacterias, insectos, medusas y peces son bioluminiscentes. Los investigadores pueden transferir genes para bioluminiscencia de una de estas especies a otra especie no luminiscente, de modo que el organismo receptor se ilumina

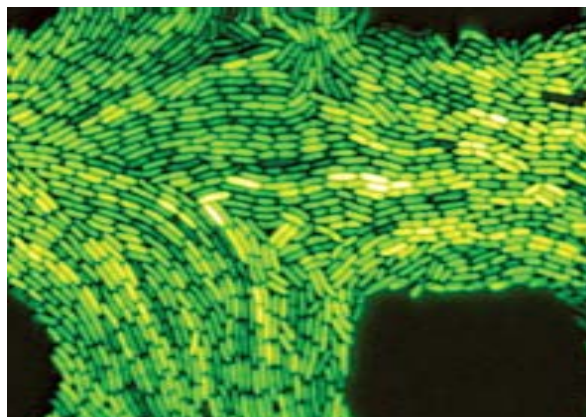


Figura 6.19 Biopelícula bioluminiscente. Estas bacterias son transformadas para que porten genes bioluminiscentes de una especie de medusa.

en ciertas condiciones. Podría parecer que fabricar organismos que brillen parece algo extraño, sin embargo, los investigadores utilizan la bioluminiscencia como un marcador visible en diversos experimentos.

Por ejemplo, las bacterias *Escherichia coli* de la figura 6.19 son receptores para genes de una medusa bioluminiscente típica. La luz bioluminiscente que emiten estas células indica su actividad metabólica. Las diferencias de intensidad luminosa de células individuales reflejan diferencias reales de actividad metabólica entre las células de esta biopelícula. Estas bacterias son idénticas desde el punto de vista genético. ¿Cómo es posible que difiera la actividad metabólica entre ella? Sin duda la respuesta es que el metabolismo de cada célula depende de su ubicación dentro de la biopelícula. Este tipo de investigaciones podrían ayudarnos a descubrir por qué algunas células bacterianas, y no otras, adquieren resistencia con los antibióticos y pueden establecer infecciones a largo plazo en humanos.

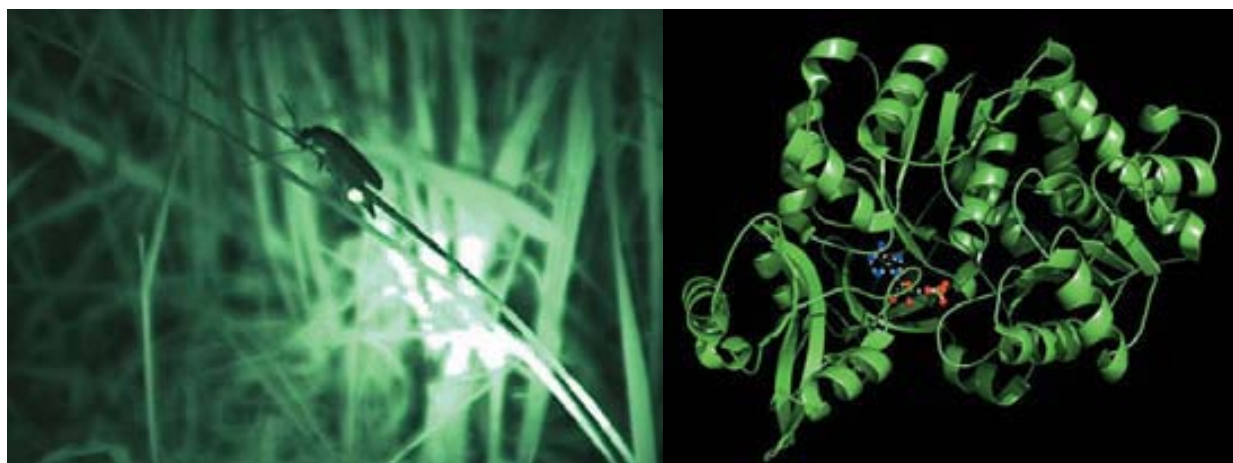
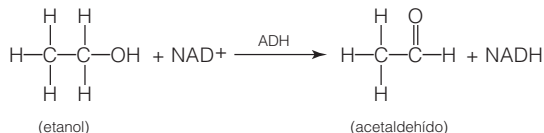
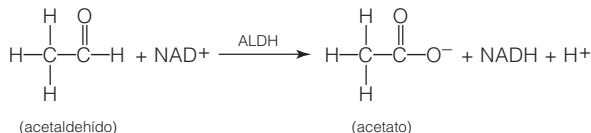


Figura 6.18 Bioluminiscencia. *Izquierda*, luciérnaga de América del Norte (*Photinus pyralis*) emite luz de su órgano luminoso que contiene peroxisomas empacados con moléculas de luciferasa. Estas emisiones de luz quizá ayuden a sus compañeros sexuales potenciales a encontrarse en la oscuridad. *Derecha*, estructura de la luciferasa de una luciérnaga.

En el cuerpo humano, el alcohol deshidrogenasa (ADH) transforma el etanol en acetaldehído, molécula orgánica aún más tóxica que el etanol y posible fuente de diversos síntomas de la llamada “cruda”:



Otra enzima llamada aldehído deshidrogenasa (ALDH), transforma con gran rapidez el acetaldehído tóxico en acetato no tóxico:



Por lo tanto, la vía general de metabolismo del etanol en los humanos es:



En el cuerpo de un adulto humano promedio esta vía metabólica puede desintoxicar entre 7 y 14 gramos de etanol por hora. Una bebida alcohólica promedio contiene entre 10 y 20 gramos de etanol, y por lo que, si se toma más de una bebida en un intervalo de dos horas, se puede padecer una “cruda”.

La mayoría de los organismos tienen alcohol deshidrogenasa, que desintoxica las diminutas cantidades de alcoholes que se forman en algunas vías metabólicas. En los animales, esta enzima también desintoxica los alcoholes sintetizados por bacterias que habitan en el intestino y en algunos organismos como los frutos maduros.

A pesar de las pequeñas cantidades de alcohol con las que los humanos se encuentran naturalmente, el cuerpo sintetiza por lo menos nueve tipos distintos de alcohol deshidrogenasa. Es interesante especular por qué evolucionaron tantos de ellos.

Ya entendemos que algunas mutaciones del pueden afectar el metabolismo del alcohol. Por ejemplo, algunas mutaciones provocan que una de las enzimas ADH sea excesivamente activa, lo cual causa que el acetaldehído se acumule más rápidamente de lo que ALDH puede desintoxicarlo.



Las personas que portan este tipo de mutación quedan ruborizadas y se sienten muy mal cuando beben inclusive cantidades pequeñas de alcohol. Esta experiencia desagradable podría ser en parte el motivo de que este tipo de personas tengan menos probabilidades de hacerse alcohólicas que otras.

Otras mutaciones que provocan que ALDH sea subactiva, también ocasionan que el acetaldehído se acumule:



¿Por qué opción votarías?

Algunas personas sufren daño hepático por haber bebido demasiado alcohol; otras padecen infecciones que dañan el hígado. No hay suficientes donadores para todos aquellos que aguardan a un trasplante de hígado. ¿Crees que el estilo de vida debería tomarse en cuenta para decidir quién recibe un trasplante? Ve más detalles en CengageNOW y vota en línea.

Estas mutaciones se asocian con el mismo efecto (y la misma protección contra el alcoholismo) que las mutaciones que ocasionan que ADH sea sobreactiva. Ambos tipos de mutaciones son comunes en personas de ascendencia asiática. Por este motivo, la reacción que provoca ruborización al beber alcohol se denomina “rubor asiático”.

Las mutaciones que alteran la actividad de la enzima ADH producen un efecto opuesto. Dichas mutaciones ocasionan un metabolismo más lento del alcohol y las personas que las presentan quizá no perciban los efectos nocivos de beber bebidas alcohólicas tanto como otras; tienden a hacerse alcohólicos. En el estudio mencionado al principio del capítulo decimos que la cuarta parte de los estudiantes que consume alcohol de manera excesiva por periodos, presentó otras señales de alcoholismo.

Los alcohólicos continúan bebiendo a pesar de saber que el hacerlo produce considerables consecuencias dañinas para el organismo. En Estados Unidos, el abuso del alcohol es la principal causa de cirrosis hepática. En estos casos, el hígado queda cubierto por tejido cicatricial, endurecido y lleno de grasa, por lo que deja de funcionar (figura 6.20), ya que no puede sintetizar la proteína albúmina lo que causa que el balance de soluto en los líquidos corporales se altere y que las piernas y el abdomen se hinchen de líquido acuoso. En estos casos, el hígado no puede eliminar drogas y otras toxinas de la sangre, de modo que éstas se acumulan en el cerebro, alterando el funcionamiento mental y la personalidad. La restricción de flujo de sangre por el hígado provoca que las venas aumenten de tamaño y se rompan. De modo que otro riesgo es la hemorragia interna. Los daños al cuerpo se producen por aumento de susceptibilidad a la diabetes y cáncer hepático. Una vez que se diagnostica cirrosis a una persona ésta tiene aproximadamente 50% de probabilidades de morir en los próximos 10 años.

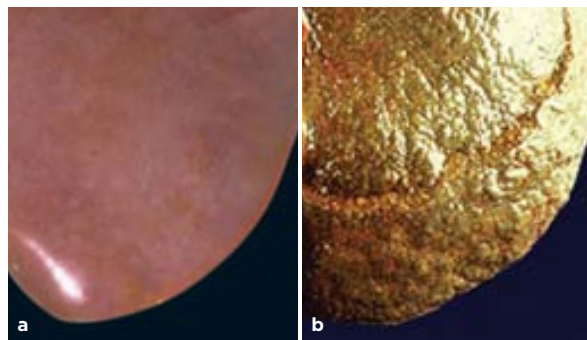


Figura 6.20 Enfermedad hepática producida por el alcohol. (a) Hígado humano. (b) Hígado cirrótico de un alcohólico amplificado. Hasta dos bebidas alcohólicas al día pueden ocasionar esta enfermedad.

Resumen

Sección 6.1 La **energía** se define como la capacidad para realizar un trabajo. La energía no se crea ni se destruye (**primera ley de la termodinámica**), pero puede transformarse de una a otra forma y transferirse así entre objetos y sistemas. La energía tiende a dispersarse espontáneamente (**segunda ley de la termodinámica**). En cada transferencia de energía se dispersa una parte de ésta, generalmente en forma de calor.

Todos los seres vivos mantienen su organización sólo mientras pueden obtener energía en otros sitios. La energía fluye en un sentido a través de la biosfera, procediendo principalmente del Sol, entrando y saliendo de los ecosistemas. Los productores y después los consumidores emplean la energía para sintetizar, reordenar y descomponer moléculas orgánicas que se reciclan entre los organismos de los ecosistemas.

Sección 6.2 Las células almacenan y recuperan **energía libre** sintetizando y rompiendo enlaces químicos a través de **reacciones** metabólicas, en las cuales los **reactivos** se transforman en **productos** (tabla 6.1). La **energía de activación** es la energía mínima necesaria para que una reacción se inicie. Las reacciones **endotérmicas** requieren de suministro neto de energía. Las reacciones **exergónicas** producen liberación neta de energía.

El ATP es un transportador de energía en sitios de reacción en las células. Tiene tres enlaces fosfato; cuando transfiere un fosfato a otra molécula, la energía del enlace se transfiere junto con él. Las transferencias de grupos fosfato (**fosforilaciones**) a reacciones acopladas con ATP liberan energía que es utilizada en reacciones que la requieren. Las células regeneran ATP a través del **ciclo de ATP/ADP**.

■ Usa la animación de CengageNOW para aprender cómo se modifica la energía en las reacciones químicas y el papel del ATP.

Sección 6.3 Las **enzimas** son proteínas o ARN que aumentan considerablemente la velocidad de una reacción química. Las enzimas reducen la energía de activación de la reacción aumentando la concentración local de **sustratos**, orientándolos

en posiciones que favorecen la reacción, induciendo la adaptación entre el sustrato y el **sitio activo de la enzima (modelo de adaptación inducida)**, y en ocasiones excluyendo al agua, y todo esto lleva al sustrato al **estado de transición**. Cada tipo de enzima funciona mejor en un rango característico de temperatura, concentración de sal y pH. La mayoría de las enzimas requiere la ayuda de **cofactores**, que son iones metálicos o **coenzimas** orgánicas. Los cofactores de algunos **antioxidantes** ayudan a la desintoxicación de radicales libres.

■ Usa la animación y la interacción de CengageNOW para investigar cómo facilitan reacciones las enzimas.

Sección 6.4 Las células concentran, convierten y disponen de la mayoría de las sustancias a través de secuencias de reacciones medidas por enzimas llamadas **vías metabólicas**. Los sitios **alostéricos** son puntos de control, en los cuales la célula ajusta el tipo y la cantidad de sustancias que sintetiza. Un ejemplo de control enzimático es la **inhibición por retroalimentación**. Las **reacciones de óxido-reducción** (redox) en **cadena de transferencia electrónica** permiten que las células cosechen energía en incrementos manejables.

■ Usa la animación de CengageNOW para comparar el efecto de liberación de energía controlada y no controlada y observar mecanismos que ejercen control sobre las enzimas.

Sección 6.5 La **bioluminiscencia** es la luz emitida por organismos vivos. La mayor parte de la misma es producto de reacciones mediadas por enzimas en las que a menudo participa el ATP.

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

- _____ constituye la fuente primaria de energía para la vida.
a. los alimentos b. el agua c. la luz solar d. el ATP
- La energía _____.
a. no se crea ni se destruye
b. cambia de una forma a otra
c. tiende a dispersarse espontáneamente
d. todos los anteriores
- La entropía _____. (Elige todas las respuestas correctas.)
a. se dispersa c. siempre aumenta en general
b. es una medida del desorden d. es energía
- Si consideramos que una reacción química es similar a una colina de energía, entonces una reacción _____ sería como correr colina arriba.
a. endotérmica c. con ayuda de ATP
b. exergónica d. tanto a como c
- Si consideramos que una reacción química es como una colina de energía, entonces la energía de activación sería similar a _____.
a. un periodo de alta velocidad
b. una joroba en la parte superior de la colina
c. descender lentamente la colina
d. tanto a como b
- _____ siempre se intercambian participando en una reacción. (Elige todos los correctos.)
a. Las enzimas c. Los reactivos
b. Los cofactores d. Los intermediarios
- Las enzimas _____.
a. son todas proteínas, excepto algunos ARN
b. reducen la energía de activación de una reacción
c. se modifican en las reacciones que catalizan
d. a y b

Tabla 6.1 Principales participantes en las reacciones metabólicas

Reactivo	La sustancia que participa en una reacción metabólica también se llama sustrato de una enzima.
Intermediario	Sustancia que se forma en una reacción o vía entre reactivos y productos.
Producto	Sustancia que queda al final de una reacción o vía.
Enzima	Proteína o ARN que aumenta considerablemente la velocidad de una reacción, pero no se modifica al participar en ella.
Cofactor	Molécula o ion que ayuda a las enzimas; puede transportar electrones, hidrógeno o grupos funcionales a otros sitios de reacción.
Portador de energía	Principalmente ATP; acopla reacciones donde se libera energía con reacciones que requieren de energía.

Ejercicio de análisis de datos

El etanol es una toxina, de modo que tiene sentido que beberlo provoque varios síntomas de intoxicación: cefalea, dolor estomacal, náusea, fatiga, alteraciones de la memoria, mareo, temblores y diarrea, entre otros. Todos éstos son síntomas de “la resaca”, palabra que se emplea comúnmente para describir lo que ocurre mientras el cuerpo se recupera de un periodo en que se bebió en exceso.

El tratamiento más eficaz para la “cruda” es evitar beber en primer lugar. Algunos remedios comunes (como aspirina, café, plátanos, más alcohol, miel, cebada, pizza, malteadas, glutamina, huevos crudos, tabletas de carbón o col) abundan, pero pocos de ellos han sido estudiados científicamente. En 2003, Max Pittler y colaboradores probaron uno de ellos. Los investigadores dieron a 15 participantes una píldora no marcada que contenía extracto de alcachofa, o un placebo (sustancia inactiva), justo antes o después de beber suficiente alcohol como para provocar una cruda. Los resultados se muestran en la figura 6.21.

1. ¿Cuántos participantes experimentaron una cruda más aguda con placebo que con el extracto de alcachofa?
2. ¿Cuántos participantes experimentaron una cruda más aguda con el extracto de alcachofa?
3. Calcular la cantidad encontrada en las preguntas 1 y 2 con un porcentaje del número total de participantes. ¿Cuánta diferencia hay entre estos porcentajes?
4. ¿Cómo apoyan estos datos la hipótesis de que el extracto de alcachofa es un tratamiento eficaz contra la cruda? ¿Por qué lo apoyan o no lo apoyan?

Participante (edad, género)	Severidad de la cruda	
	Extracto de alcachofa	Placebo
1 (34, F)	1.9	3.8
2 (48, F)	5.0	0.6
3 (25, F)	7.7	3.2
4 (57, F)	2.4	4.4
5 (34, F)	5.4	1.6
6 (30, F)	1.5	3.9
7 (33, F)	1.4	0.1
8 (37, F)	0.7	3.6
9 (62, M)	4.5	0.9
10 (36, M)	3.7	5.9
11 (54, M)	1.6	0.2
12 (37, M)	2.6	5.6
13 (53, M)	4.1	6.3
14 (48, F)	0.5	0.4
15 (32, F)	1.3	2.5

Figura 6.21 Resultados de un estudio donde se probó extracto de alcachofa como medida para prevenir la cruda. Todos los participantes fueron probados una vez con placebo y una vez con el extracto con intervalo de una semana entre pruebas. Cada uno de ellos clasificó la severidad de 20 síntomas de cruda en una escala de 0 (no experimentado) a 5 (“lo más malo imaginable”). Las 20 calificaciones fueron promediadas como una sola clasificación general, que se enlista en la tabla.

8. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones no es correcta?
Una vía metabólica _____.
a. es una secuencia de reacciones mediadas por enzimas
b. puede ser de biosíntesis o degradación
c. genera calor
d. puede incluir una cadena de transferencia de electrones
e. ninguno de los anteriores
9. Una molécula que dona electrones se _____, y la que acepta electrones se _____.
a. reduce; oxida
b. reduce; reduce
c. oxida; reduce
d. oxida; oxida
10. Un radical libre es un átomo o molécula que _____.
a. no tiene carga
b. tiene demasiados electrones
c. tiene un electrón desapareado
d. tiene muy pocos electrones
11. Un antioxidante es una molécula que _____.
a. desintoxica los radicales libres
b. degrada toxinas
c. balancea carga
d. oxida radicales libres
12. Relaciona cada término con la descripción más adecuada.
____ Reactivo
____ Enzima
____ Entropía
____ Producto
____ Reacción redox
____ Cofactor
____ Primera ley
a. ayuda a las enzimas
b. se encuentra allí al finalizar la reacción
c. participa en una reacción
d. aumenta espontáneamente
e. la energía no se crea ni se destruye
f. una forma de dar y recibir
g. generalmente no sufre modificaciones al participar en una reacción

■ Visita [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Los estudiantes novatos de física a menudo aprenden conceptos fundamentales de termodinámica memorizando dos frases: Primero, no se puede ganar. Segundo, no se puede salir parejo. Explícalas.
2. Dixie Bee deseaba preparar bebidas alcohólicas con gelatina JELL - O para su próxima fiesta, pero se sentía culpable de alentar a sus invitados a consumir alcohol. Trató de compensar la toxicidad del alcohol agregando pedazos de piña fresca y saludable a las bebidas, pero cuando lo hizo, la gelatina no cuajó. ¿Qué ocurrió? Sugerencia: la gelatina JELL - O es principalmente azúcar y colágeno, una proteína.
3. Los radicales libres son átomos o moléculas similares a iones, pero con un número incorrecto de electrones. Se forman en muchas reacciones catalizadas por enzimas, como la digestión de grasas y aminoácidos. Escapa de las cadenas de transferencia de electrones. Se forman cuando los rayos X y otros tipos de radiación ionizante chocan contra el agua y otras moléculas. Los radicales libres reaccionan fácilmente con las biomoléculas y pueden destruirla.
El peróxido de hidrógeno (H_2O_2) se forma en la mayoría de los organismos como subproducto de la respiración aerobia. Esta molécula tóxica con facilidad puede transformarse en un radical libre aún más peligroso, de modo que las células deben desecharla con rapidez o sufrir daños por su presencia. Una molécula de catalasa puede activar cerca de 6 millones de moléculas de peróxido de hidrógeno por minuto al combinarse con dos de ellas a la vez. La catalasa inactiva también otras toxinas, incluyendo el etanol. Dado que su sitio activo se enlaza específicamente con el peróxido de hidrógeno, ¿cómo es posible que esta enzima pueda actuar con otras sustancias?
4. La catalasa se combina con dos moléculas de peróxido de hidrógeno ($H_2O_2 + H_2O_2$) para formar dos moléculas de agua. También se forma un gas. ¿Qué gas se forma?
5. El peróxido de hidrógeno burbujea si se coloca gota a gota en una herida abierta, pero no burbujea si se coloca sobre piel intacta. Explica el motivo.

La fotosíntesis: el inicio de todo

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Combustibles biológicos

Las plantas y otros organismos fotosintéticos atrapan energía solar y la almacenan en los enlaces químicos o moléculas orgánicas que sintetizan a partir de dióxido de carbono y agua. Este proceso se llama fotosíntesis y es la forma de alimentación que nutre a las plantas, organismos fotosintéticos, al hombre y a la mayor parte de los seres vivos sobre la Tierra. La fotosíntesis satisface gran parte de las necesidades humanas de combustible y energía, como calentar el hogar, cocinar los alimentos y encender maquinaria. Hace 300 millones de años, la fotosíntesis sostuvo el desarrollo de enormes bosques de los pantanos, dichos bosques experimentaron descomposición, se compactaron y se transformaron en combustibles fósiles que ahora son extraídos de la tierra. El carbón, el petróleo y el gas natural están formados por moléculas sintetizadas originalmente por organismos fotosintéticos antiguos y, en consecuencia, su suministro es limitado.

¿De dónde obtendremos energía cuando el suministro de combustibles fósiles de la Tierra se agote? El Sol desprende gran cantidad de energía pero, a diferencia de las plantas, nosotros no podemos captar la energía solar de manera accesible económicamente. Por fortuna para nosotros los organismos fotosintéticos siguen captándola y las moléculas que sintetizan dan lugar a vegetación, productos agrícolas y, en último término, a animales y desperdicios animales, todo esto constituye la biomasa (materia orgánica no fosilizada).

La biomasa contiene una gran cantidad de energía, podríamos quemarla pero esto no es un método eficaz ya que resulta contaminante al liberar su energía. Sin embargo, podemos transformarla en aceites, gases o alcoholes que se queman de manera limpia y nos permiten obtener más energía por volumen unitario que al quemar la biomasa por sí sola. Estos combustibles biológicos o biocombustibles constituyen una fuente renovable de energía:

pueden derivarse de cosechas, hierbas o lo que actualmente podríamos considerar “un desperdicio”. Ahora se puede obtener biodiesel de aceites provenientes de algas, frijol de soya, colza, semilla de lino, e inclusive de las cocinas de los restaurantes. El metano escapa de estanques de estiércol, del relleno sanitario y de las vacas: simplemente necesitamos encontrar un método eficaz para recolectarlo.

También podemos fabricar etanol a partir de biomasa. Primero, es necesario descomponer los carbohidratos de la biomasa en los azúcares componentes. Fabricar etanol a partir de los azúcares y alimentar con estos azúcares a microorganismos para que la conviertan en etanol. Resulta más complicado descomponer los carbohidratos de la biomasa de manera eficaz considerando el costo y sin combustibles fósiles. A medida que la biomasa contiene más celulosa el proceso es más complejo, pues la celulosa es un carbohidrato insoluble y resistente. Para romper los enlaces entre los azúcares que la componen se requieren muchos productos químicos y energía, lo cual aumenta el costo del biocombustible producido.

En la actualidad preparamos etanol a partir de cosechas ricas en azúcar, como maíz, remolacha y caña de azúcar. Puede ser caro cultivar estas cosechas y, además, al ser utilizadas para fabricar biocombustibles, compete con el suministro de alimentos. Por lo tanto, los investigadores están buscando una manera no costosa de descomponer la abundante celulosa de hierbas que crecen rápido, como el mijo (figura 7.1), y desechos agrícolas como desperdicios de madera, paja de trigo, tallos de algodón y cáscara de maíz, toda ésta es biomasa que actualmente se usa como relleno sanitario o para quemar.



¡Mira el video! Figura 7.1 Combustibles biológicos o biocombustibles. (a) Mijo (*Panicum virgatum*), crece en las praderas de América del Norte. (b) Las investigadoras Ratna Sharma y Mari Chinn en la Universidad Estatal de Carolina del Norte. Actualmente trabajan para producir biocombustible a partir de biomasa como mijo y desechos agrícolas para lograr un proceso económicamente atractivo.

Conceptos básicos



En busca del arcoíris

El flujo de energía en la biosfera se inicia cuando las clorofilas y otros pigmentos fotosintéticos absorben energía de la luz visible. [Secciones 7.1, 7.2](#)



Síntesis de ATP y NADPH

La fotosíntesis sucede en dos etapas distintas, tanto en los cloroplastos, como en varios tipos de protistas. En la primera etapa, la luz solar se transforma en energía de enlace químico del ATP y la coenzima NADPH se transforma para también liberar oxígeno. [Secciones 7.3-7.5](#)



Síntesis de azúcares

La segunda etapa es la "síntesis" que forma parte de la fotosíntesis. Se sintetizan azúcares a partir de CO_2 y en las reacciones se usa ATP y NADPH que se forman en la primera etapa de la fotosíntesis. Los detalles de las reacciones varían de uno a otro organismo. [Secciones 7.6, 7.7](#)



Evolución y fotosíntesis

La evolución de la fotosíntesis modificó la composición de la atmósfera de la Tierra. Evolucionaron nuevas vías que detoxificaron el oxígeno, que es subproducto de la fotosíntesis. [Sección 7.8](#)



Fotosíntesis, CO_2 y calentamiento global

La fotosíntesis de los autótrofos retira CO_2 de la atmósfera; el metabolismo de todos los organismos lo devuelve. Las actividades humanas han alterado este equilibrio, contribuyendo al calentamiento global. [Sección 7.9](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- El concepto de flujo de energía (sección 6.1) ayuda a explicar cómo los organismos fotosintéticos atrapan la energía solar. Es recomendable repasar los niveles de energía de los electrones (2.3) y el enlace químico (2.4).
- La fotosíntesis es la función primaria de los cloroplastos (4.11). Las especializaciones de la superficie celular (4.12) ayudan indirectamente la fotosíntesis de las plantas.
- Veremos cómo los transportadores de energía del tipo del ATP enlazan reacciones metabólicas que liberan energía con otras que la requieren (6.2), y de qué manera las células obtienen energía a través de cadenas de transferencia de electrones (6.4).
- Tus conocimientos acerca de carbohidratos (3.3), proteínas de membrana (5.2) y gradientes de concentración (5.3) te ayudarán a entender los procesos químicos de la fotosíntesis.
- Veremos de qué manera los radicales libres (6.3) influyeron en la evolución de los organismos que cambiaron nuestra atmósfera.
- Un ejemplo de reciclado de nutrientes (1.2) ilustra una de las maneras en que la fotosíntesis conecta la biosfera con sus habitantes.

¿Por qué opción votarías? El etanol y otros combustibles que se fabrican a partir de cosechas cuestan más que la gasolina; son fuentes de energía renovable que producen menos emisiones. ¿Pagarías extra por manejar un vehículo que utiliza biocombustible? De ser así, ¿qué cantidad? Ve más detalles en CengageNOW, y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- Los organismos fotosintéticos utilizan pigmentos para captar la energía de la luz solar.
- Conexiones con Electrones 2.3, Enlaces 2.4, Carbohidratos 3.3, Energía 6.1, Metabolismo 6.4.

El flujo de energía en casi todos los ecosistemas de la Tierra empieza cuando los organismos fotosintéticos captan la energía solar. Examinaremos detalles sobre el proceso.

Propiedades de la luz

La luz visible forma parte del espectro de radiación electromagnética del Sol. Esta energía radiante viaja en ondas por el espacio como si fueran las olas de un océano. La distancia entre las crestas de dos ondas luminosas sucesivas se llama **longitud de onda**, y se mide en nanómetros (nm).

La energía electromagnética de la luz está organizada en paquetes llamados fotones. La energía del fotón y su longitud de onda están relacionadas, de modo que todos los fotones que viajan a la misma longitud de onda tienen la misma cantidad de energía. Los fotones con menor energía viajan a longitudes de onda más largas y los de mayor energía a longitudes de onda más cortas.

La vía metabólica de la **fotosíntesis** permite a los organismos utilizar la energía solar para síntesis de moléculas orgánicas a partir de materia prima inorgánica. Sólo la luz de 380 a 750 nanómetros sirve para la fotosíntesis. Los

humanos y muchos otros organismos perciben la luz de estas longitudes de onda combinada en forma de luz blanca y determinadas longitudes de onda como colores distintos. La luz blanca se separa en los colores que la componen al atravesar un prisma, el cual desvía más las longitudes de onda largas que las más cortas, formando un arcoiris de colores (figura 7.2).

En la figura 7.2 también se muestra dónde se encuentra la luz visible dentro del espectro electromagnético, que es el rango de todas las longitudes de onda de energía radiante. Las longitudes de onda de la luz UV (ultravioleta), los rayos X y los rayos gamma es más corta, de aproximadamente 380 nanómetros. Tiene suficiente energía para alterar o modificar enlaces químicos del ADN y otras moléculas biológicas, por lo que es una amenaza para la vida.

En busca del arcoiris

Los pigmentos son los puentes moleculares entre la luz solar y la fotosíntesis. Un **pigmento** es una molécula orgánica que absorbe selectivamente longitudes de onda específicas de la luz. Las longitudes de onda luminosa que no se absorben son reflejadas e imparten a cada pigmento su color característico. Por ejemplo, un pigmento que absorbe la luz violeta, azul y verde, refleja el espectro de luz visible restante: amarillo, anaranjado y rojo. Este pigmento tendrá apariencia anaranjada a simple vista.

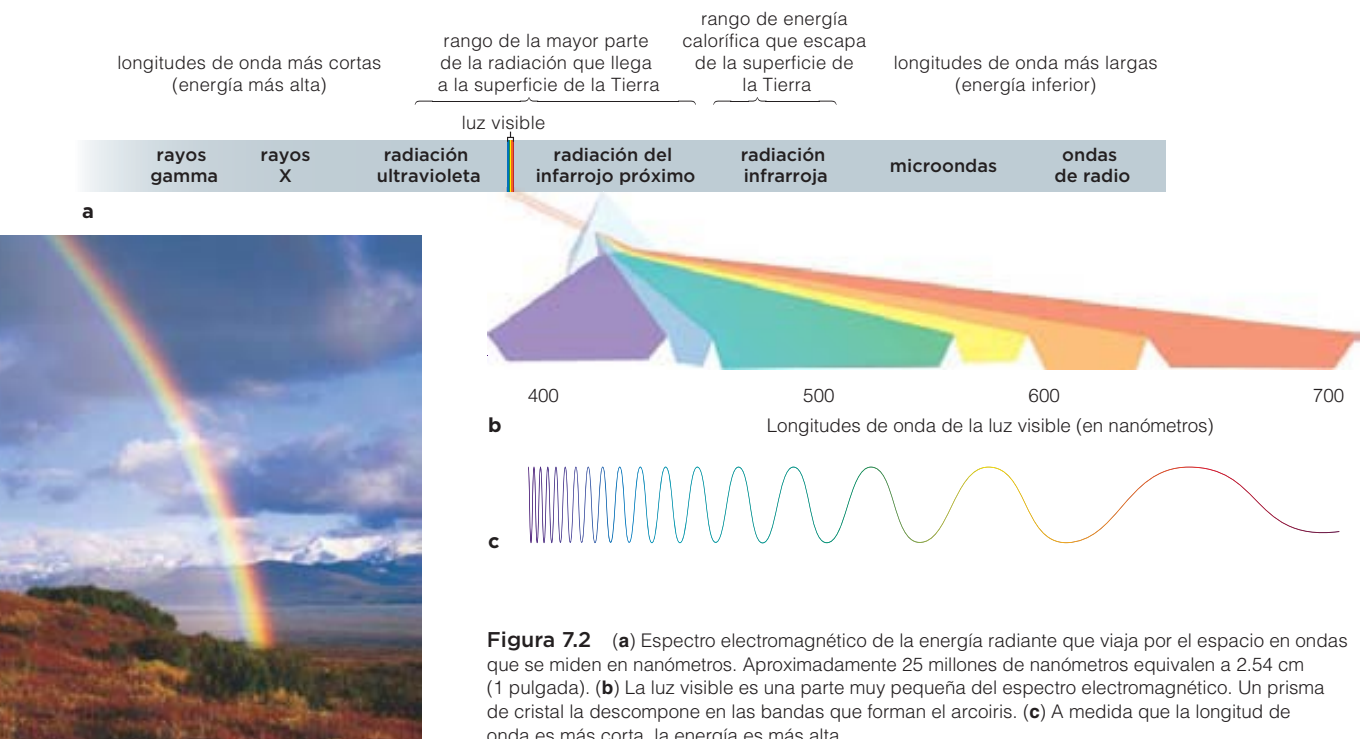




Tabla 7.1 Algunos pigmentos de la fotosíntesis

Pigmento	Color	Ocurrencia en organismos fotosintéticos			
		Plantas	Protistas	Bacterias	Arqueas
Clorofila a	verde	✗	✗	✗	
Otras clorofilas	verde	✗	✗	✗	
Ficobilinas					
ficocianina	azul		✗	✗	
ficoeritrobilina	rojo		✗	✗	
ficoviolobilina	morado		✗	✗	
ficourobilina	anaranjado		✗	✗	
Carotenoides					
Carotenos					
β-caroteno	anaranjado	✗	✗	✗	
α-caroteno	anaranjado	✗	✗	✗	
licopeno	rojo	✗	✗		
xantofilas					
luteína	amarillo	✗	✗	✗	
zeaxantina	amarillo	✗	✗	✗	
fucoxantina	anaranjado	✗	✗		
Antocianinas	morado	✗	✗	✗	
Retinal	morado				✗

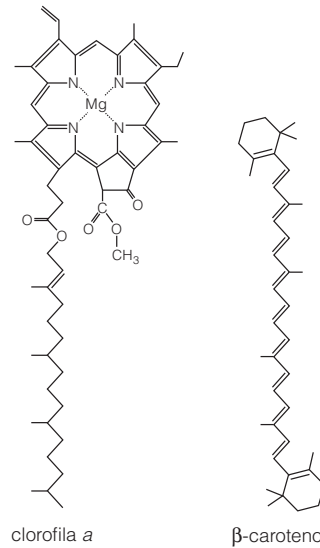


Figura 7.3 Estructura de dos pigmentos fotosintéticos. Ambas estructuras se derivan evolutivamente de la misma vía de síntesis. La parte que atrapa la luz en cada una es el conjunto de enlaces simples que alternan con enlaces dobles. En la clorofila, el arreglo es una estructura de anillo casi idéntica al grupo hemo. Los grupos hemo forman parte de la hemoglobina, que también es un pigmento (figura 3.3).

La **clorofila a** es el pigmento fotosintético más común en las plantas, protistas fotosintéticos y cianobacterias. La clorofila *a* absorbe la luz violeta y roja, de modo que tiene apariencia verde. Los pigmentos accesorios absorben colores adicionales de luz para la fotosíntesis. En la tabla 7.1 se mencionan algunos de los 600 pigmentos accesorios conocidos.

La mayoría de los organismos fotosintéticos emplean una mezcla de pigmentos para la fotosíntesis. En las hojas de las plantas comunes la clorofila suele abundar tanto, que enmascara el color de los demás pigmentos. En consecuencia, estas hojas suelen tener apariencia verde. Sin embargo, en el otoño la síntesis de pigmentos se hace más lenta en muchas plantas con hojas y la clorofila se descompone más rápido de lo que es reemplazada. Otros pigmentos tienden a ser más estables que la clorofila, de modo que las hojas de ese tipo de plantas adquieren color rojizo, anaranjado, amarillento o morado a medida que su contenido de clorofila disminuye y los pigmentos accesorios se hacen visibles.

Colectivamente, los pigmentos fotosintéticos absorben casi todas las longitudes de onda de la luz visible. Hay diferentes tipos agrupados en las membranas fotosintéticas. En conjunto, absorben una gama amplia de longitudes de onda como si fueran una antena de radio que capta diferentes estaciones.

La parte del pigmento que atrapa la luz es un conjunto de átomos en los cuales hay enlaces simples alternados con enlaces dobles (sección 2.4 y figura 7.3). Los electrones de estos átomos ocupan un gran orbital que abarca todos los

átomos. Los electrones de estos arreglos absorben fotones con facilidad, de modo que las moléculas de pigmento son similares a antenas especializadas en recibir la energía luminosa.

Al absorber un fotón los electrones se excitan. Recuerda que un suministro de energía puede llevar al electrón a un nivel energético más alto (sección 2.3). El electrón excitado regresa rápidamente a un nivel energético más bajo emitiendo la energía adicional. Como veremos en la sección 7.4, las células fotosintéticas captan la energía emitida del electrón como si se lanzara una pelota de voleibol a gran altura al equipo de pigmentos fotosintéticos. Cuando esta energía llega al capitán del equipo (un par de clorofilas especiales) se inician las reacciones de la fotosíntesis.

Para repasar en casa

¿Cómo absorben la luz los organismos fotosintéticos?

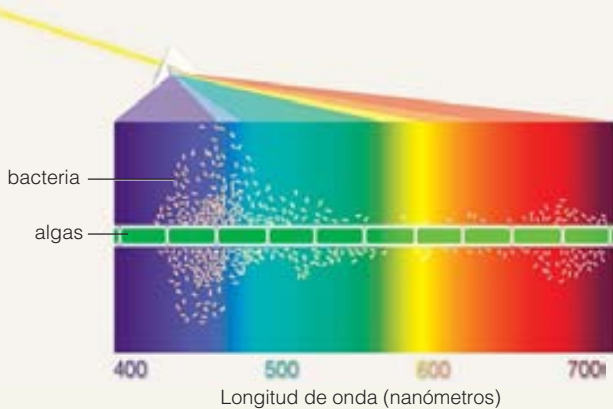
- La energía radiante del Sol viaja por el espacio en ondas y está organizada en paquetes llamados fotones.
- El espectro de energía radiante luminosa incluye la luz visible. Los humanos perciben la luz de ciertas longitudes de onda como diferentes colores. Mientras más corta es la longitud de onda de la luz, su energía es mayor.
- Los pigmentos absorben longitudes de onda específicas de la luz visible. Los organismos fotosintéticos emplean la clorofila *a* y otros pigmentos para captar la energía de la luz. Emplean esta energía para realizar las reacciones de la fotosíntesis.

7.2 Explorando el arcoíris

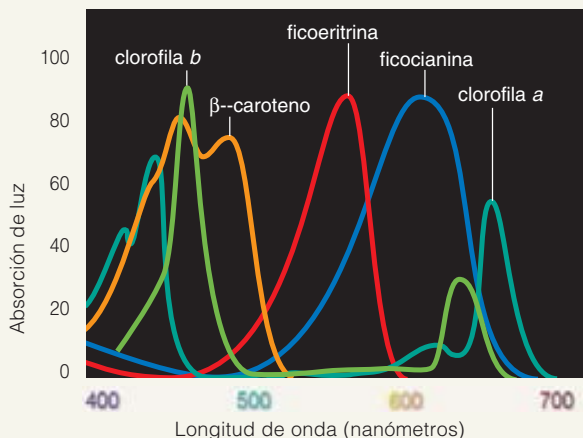
■ Los pigmentos fotosintéticos trabajan de manera conjunta para atrapar la luz de diferentes longitudes de onda.



A Microfotografía con microscopio de luz de células fotosintéticas en una tira de *Chladophora*. Engelmann empleó esta alga verde para demostrar que la luz de ciertos colores es mejor para la fotosíntesis.



B Engelmann dirigió la luz a través de un prisma para que las bandas de colores atravesaran una gotita de agua sobre un portaobjetos. El agua contenía una tira de *Chladophora* y bacterias que requieren oxígeno. Las bacterias se agruparon en torno a las células del alga que liberaban más oxígeno: las que participaban más activamente en la fotosíntesis. Esas células estaban debajo de la luz roja y violeta.



C Espectros de absorción de algunos pigmentos fotosintéticos. Las líneas de color indican el color característico de cada pigmento.

Anteriormente, las personas creían que las plantas sólo requerían de sustancias del suelo para crecer. En 1882 algunos químicos comprendieron que había más ingredientes en la receta: el agua, algo del aire y la luz. El botánico Theodor Engelmann diseñó un experimento para probar la hipótesis de que el color de la luz afecta la fotosíntesis. Desde hace mucho se sabía que la fotosíntesis libera oxígeno, de modo que Engelmann usó la cantidad de oxígeno liberado por las células fotosintéticas como medida del grado de fotosíntesis que realizaban.

En este experimento, Engelmann empleó un prisma para dividir un rayo de luz en los colores componentes y dirigió el espectro resultante a través de una sola tira del alga fotosintética (figura 7.4a) suspendida en una gota de agua. Aún no se había inventado equipo para percibir el oxígeno, de modo que Engelmann usó bacterias que requerían oxígeno para demostrar dónde era más alta la concentración de oxígeno en el agua. Las bacterias se desplazaron por el agua y se reunieron principalmente donde caía la luz violeta o roja a través de la tira del alga (figura 7.4b). Engelmann llegó a la conclusión de que las células de alga iluminadas por la luz de estos colores liberaban más oxígeno: señal de que la luz violeta y la luz roja fueron mejores para que se realizara la fotosíntesis.

Este experimento permitió a Engelmann identificar correctamente los colores de luz más eficaces para que se realizara la fotosíntesis en *Chladophora*. Sus resultados fueron un espectro de absorción: una gráfica que muestra con qué eficiencia las diferentes longitudes de onda luminosa son absorbidas por una sustancia. Los picos de la gráfica indican las longitudes de onda de luz que la sustancia absorbe mejor (figura 7.4c).

El espectro de absorción de Engelmann representa el espectro combinado de todos los pigmentos fotosintéticos en *Chladophora*. La mayoría de los organismos fotosintéticos usan una combinación de pigmentos para realizar la fotosíntesis, y dicha combinación difiere según la especie. ¿A qué se debe esto? Diferentes proporciones de longitudes de onda de la luz solar llegan a distintas partes de la Tierra. El conjunto especial de pigmentos de cada especie constituye una adaptación que permite al organismo absorber las longitudes de onda particulares de luz disponible en su hábitat. Por ejemplo, el agua absorbe luz entre 500 y 600 nm de longitud con menor eficacia que la de otras longitudes de onda. Las algas que viven en las profundidades del océano tienen pigmentos que absorben luz en el rango de 500 a 600 nm, que es el rango que el agua no absorbe muy bien. Las ficobilinas son los pigmentos más comunes en las algas de aguas profundas.

Figura 7.4 Animada Descubrimiento de que la fotosíntesis es favorecida por longitudes de onda luminosa de determinado color. Theodor Engelmann usó el alga verde *Chladophora* (a) en un experimento temprano sobre la fotosíntesis. (b) Gracias a sus resultados obtuvo uno de los primeros espectros de absorción.

(c) Los espectros de absorción de las clorofilas a y b, el β -caroteno y dos ficobilinas revelan la eficiencia con la cual estos pigmentos absorben diferentes longitudes de onda de luz visible.

Investiga: ¿Cuáles son los tres pigmentos fotosintéticos principales de *Chladophora*?

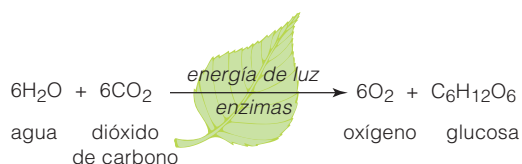
Respuesta: clorofila a, clorofila b y β -caroteno.

■ Los cloroplastos son organelos fotosintéticos de las plantas y otros eucariontes fotosintéticos.

El **cloroplasto** es un organelo especializado para la fotosíntesis en las plantas y muchos protistas (figura 7.5a,b). Los cloroplastos de las plantas tienen dos membranas externas y están llenos de una matriz semilíquida llamada **estroma**. Los estromas contienen ADN del cloroplasto, algunos ribosomas y la **membrana tilacoide**, que es la más interna y tiene muchos pliegues, los cuales típicamente forman apilamientos de discos (tilacoides) llamados grana, conectados por canales. El espacio por dentro de los discos y canales es un compartimiento único y continuo (figura 7.5b).

Embebidos en la membrana tilacoide hay muchos agrupamientos de pigmentos que atrapan la luz. Estos agrupamientos absorben fotones de distinta energía. La membrana también incluye **fotosistemas**, que son grupos de cientos de pigmentos y otras moléculas que funcionan como una unidad para iniciar las reacciones de la fotosíntesis. Los cloroplastos contienen dos tipos de fotosistemas, el tipo I y el tipo II, que fueron nombrados así por el orden en que fueron descubiertos. La mayoría de los tipos transforma energía luminosa a energía química.

A menudo la fotosíntesis se resume por la siguiente ecuación sencilla de reactivos a productos:

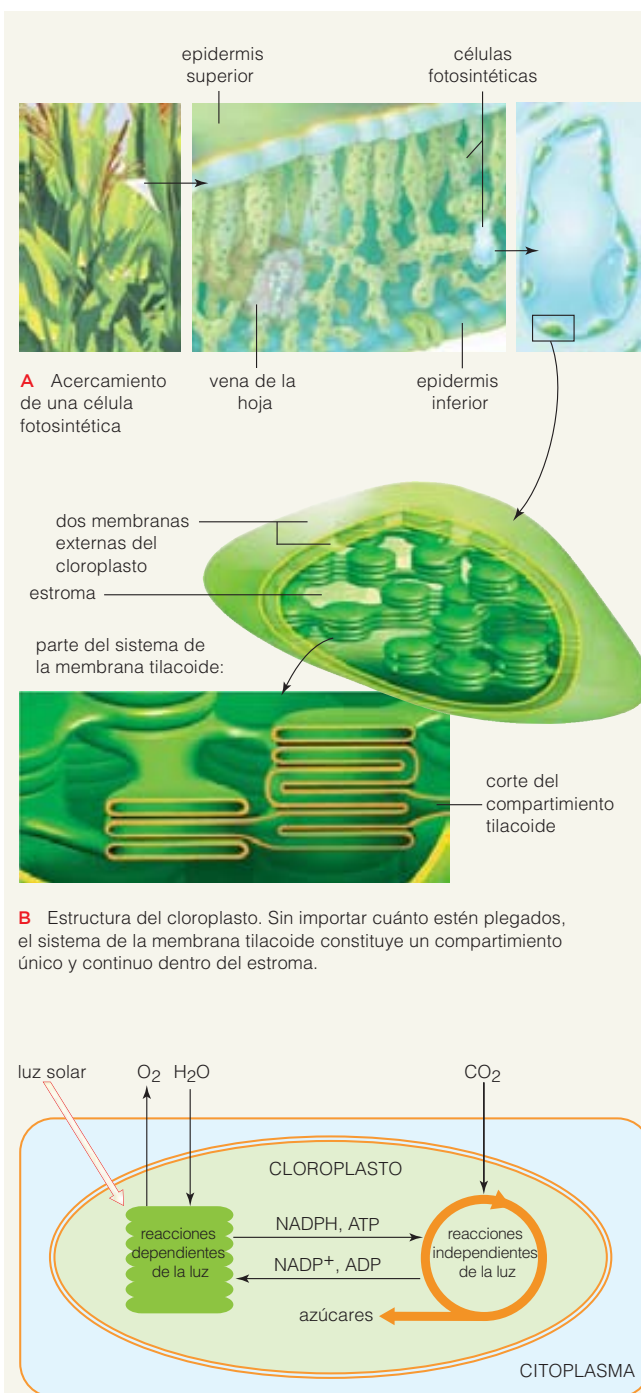


Sin embargo, la fotosíntesis es en realidad una serie de diversas reacciones que ocurren en dos etapas. En la primera etapa de **reacciones dependientes de la luz**, la energía luminosa se transforma en energía de enlaces químicos del ATP. De manera típica, la coenzima NADP^+ acepta electrones e iones hidrógeno para transformarse en NADPH. Los átomos de oxígeno liberados por la descomposición de moléculas de agua escapan de la célula como O_2 . La segunda etapa, que son las **reacciones independientes de la luz**, se emplea la energía suministrada por el ATP y NADPH formados en la primera etapa. Esta energía impulsa la síntesis de glucosa y otros carbohidratos a partir de dióxido de carbono y agua (figura 7.5c).

Para repasar en casa

¿Qué son las reacciones de la fotosíntesis y dónde se realizan?

- En los cloroplastos se realiza la primera etapa de la fotosíntesis en la membrana tilacoide. En estas reacciones dependientes de la luz, la energía luminosa impulsa la formación de ATP y NADPH y se libera oxígeno.
- La segunda etapa de la fotosíntesis tiene lugar en el estroma. En estas reacciones independientes de la luz, el ATP y el NADPH impulsan la síntesis de azúcares a partir de agua y dióxido de carbono.



B Estructura del cloroplasto. Sin importar cuánto estén plegados, el sistema de la membrana tilacoide constituye un compartimiento único y continuo dentro del estroma.

C En los cloroplastos se forma ATP y NADPH en la etapa dependiente de la luz de la fotosíntesis, la cual tiene lugar en la membrana tilacoide. La segunda etapa, en la que se sintetizan azúcares y otros carbohidratos, tiene lugar en el estroma.

Figura 7.5 Animada Sitios donde se realiza la fotosíntesis en una hoja de una planta común.

- Las reacciones en la primera etapa de la fotosíntesis transforman la energía luminosa en energía de enlaces químicos.
- Conexiones con Electrones y niveles de energía 2.3, Cloroplastos 4.11, Proteínas de membrana 5.2, Propiedades de la membrana y gradientes 5.3, Energía 6.1, Cadena de transferencia de electrones 6.4.

La primera etapa de la fotosíntesis es impulsada por la luz, de modo que en conjunto, las reacciones de esa etapa se consideran dependientes de la luz. Dos conjuntos distintos de reacciones dependientes de la luz constituyen la vía no cíclica y la cíclica. En ambas vías se transforma energía luminosa a energía de enlaces químicos en forma de ATP (figura 7.6). La vía no cíclica, que es la principal en los cloroplastos, da lugar a NADPH y O_2 además de ATP.

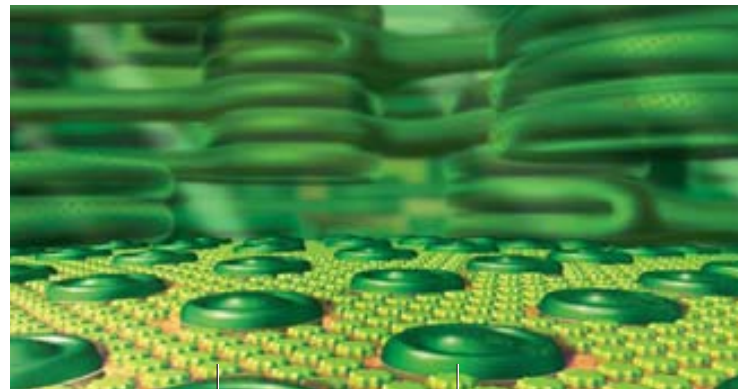
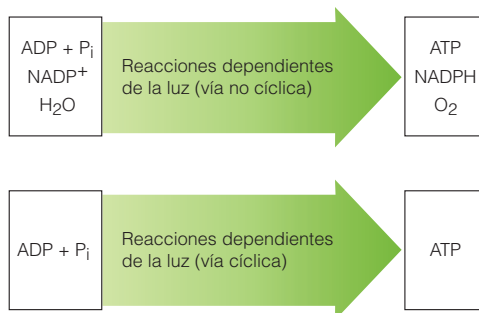
Captación de energía para la fotosíntesis Imagina lo que ocurre cuando un pigmento absorbe un fotón. La energía del fotón lleva uno de los electrones del pigmento a un nivel energético más alto (sección 2.3). El electrón emite con rapidez la energía adicional y regresa a su estado no excitado. Si no ocurriera otra cosa, la energía se disiparía hacia el entorno.

Sin embargo, en la membrana tilacoide la energía de los electrones excitados se utiliza. Embebidos en esta membrana se encuentran millones de complejos que atrapan la luz (figura 7.7). Estos conglomerados circulares de pigmentos fotosintéticos y proteínas atrapan la energía transmitiéndola a diversos sitios, como si fueran jugadores de voleibol transfiriendo el balón entre los miembros del equipo. La energía es transmitida de un grupo a otro hasta que un fotosistema la absorbe.

En el centro de cada fotosistema se encuentra un par especial de moléculas de clorofila *a*. El par del fotosistema I absorbe energía con longitud de onda de 700 nanómetros, de modo que se llama P700. El par del fotosistema II absorbe energía de longitud de onda de 680 nanómetros, de modo que se llama P680. Cuando el fotosistema absorbe energía, los electrones se desprenden de ese par en particular (figura 7.8a). Después entran a la cadena de transferencia de electrones (sección 6.4) en la membrana tilacoide.

Reemplazo de electrones perdidos El fotosistema puede donar pocos electrones a las cadenas de transferencia

Figura 7.6
Resumen de entradas y salidas en las reacciones no cíclicas y cíclicas dependientes de la luz en la fotosíntesis.



complejo que atrapa la luz fotosistema

Figura 7.7 Vista de alguno de los componentes de la membrana tilacoide desde el estroma.

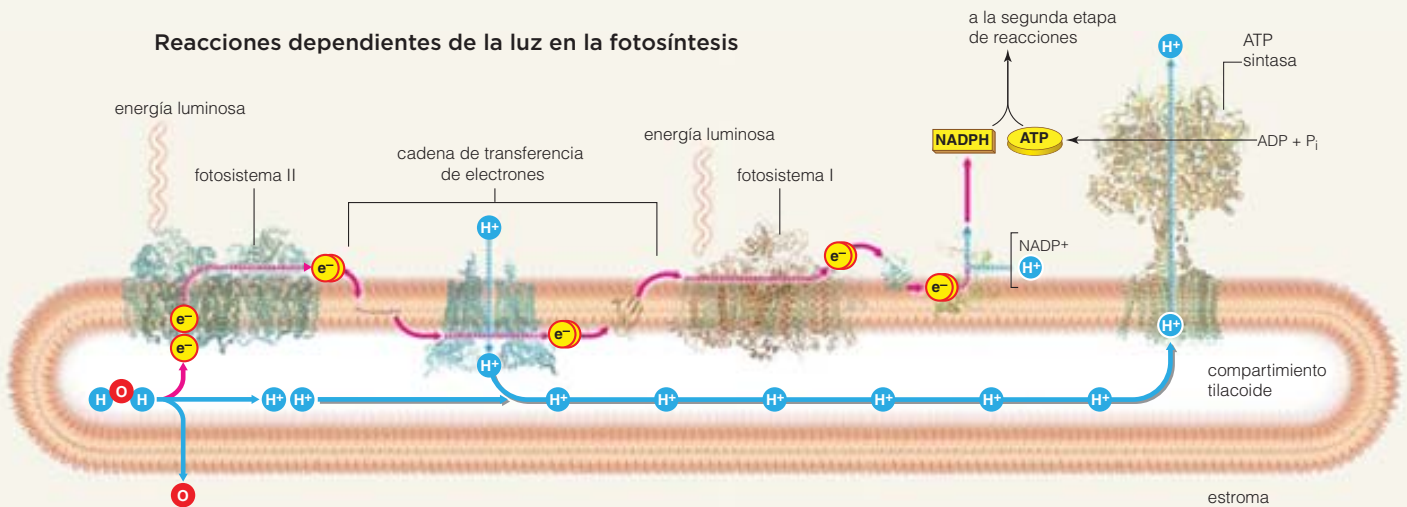
de electrones antes de necesitar más de ellos. ¿De dónde obtiene el reemplazo? El fotosistema II obtiene más electrones atrayéndolos de las moléculas de agua. Esta reacción es tan fuerte que provoca que las moléculas de agua se disocien en iones hidrógeno y oxígeno (figura 7.8b). El oxígeno liberado se difunde saliendo de la célula como O_2 . El proceso por el cual una molécula se descompone en presencia de energía luminosa se llama **fotoólisis**.

Captación de la energía de los electrones La energía luminosa se transforma en energía química cuando el fotosistema dona electrones a una cadena de transferencia de electrones (figura 7.8c). La luz no participa en las reacciones químicas, pero los electrones sí. A través de una serie de reacciones redox (sección 6.4), pasan de una molécula de la cadena de transferencia de electrones a la siguiente. En cada reacción, los electrones liberan un poco de su energía adicional.

Las moléculas de la cadena de transferencia de electrones emplean la energía liberada para desplazar iones hidrógeno (H^+) a través de la membrana, desde el estroma hasta el grana (figura 7.8d). Así, el flujo de electrones a través de cadenas de transferencia de electrones mantiene un gradiente de iones hidrógeno a través de la membrana tilacoide.

Este gradiente impulsa a los iones hidrógeno del compartimento tilacoide a difundirse de regreso al estroma. Sin embargo, los iones no pueden difundirse simplemente a través de una bicapa de lípidos (sección 5.3). El ion H^+ puede salir del compartimento tilacoide sólo pasando a través de proteínas de transporte de membrana llamada ATP sintasa (sección 5.2). El flujo de iones hidrógeno a través de la ATP sintasa provoca que esta proteína una un grupo fosfato al ADP (figura 7.8g,h). Así, el gradiente de iones hidrógeno a través de la membrana tilacoide impulsa la formación de ATP en el estroma.

Reacciones dependientes de la luz en la fotosíntesis



A La energía luminosa impulsa a los electrones a salir del fotosistema II.

B El fotosistema II obtiene electrones de reemplazo de las moléculas de agua, que se disocian en iones oxígeno e hidrógeno (fotólisis). El oxígeno sale de la célula como O_2 .

C Los electrones del fotosistema II entran a una cadena de transferencia de electrones.

D La energía perdida por los electrones al desplazarse por la cadena provoca que se bombee H^+ del estroma al compartimento tilacoide. Se forma un gradiente de H^+ a través de la membrana.

E La energía luminosa impulsa a los electrones al salir del fotosistema I, el cual acepta electrones de reemplazo de las cadenas de transferencia de electrones.

F Los electrones del fotosistema I se desplazan a través de una segunda cadena de transferencia de electrones, y después se combinan con $NADP^+$ y H^+ . Se forma NADPH.

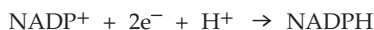
G Los iones hidrógeno del compartimento tilacoide son impulsados por el interior de las ATP sintasas descendiendo por su gradiente a través de la membrana tilacoide.

H El flujo de H^+ provoca que las ATP sintasas unan el fosfato con ADP, de modo que se forma ATP en el estroma.



Figura 7.8 Animada Vía no cíclica de la fotosíntesis. Los electrones que viajan en dos cadenas de transferencia de electrones distinta terminan en el NADPH, que los lleva para realizar reacciones para síntesis de azúcar en el estroma. La vía cíclica (no se muestra) emplea un tercer tipo de cadena de transferencia de electrones.

Captación de electrones Después de que los electrones del fotosistema II se desplazan a través de una cadena de transferencia de electrones, son aceptados por el fotosistema I. El fotosistema absorbe energía, y los electrones se desprenden de su par de clorofilas (figura 7.8e). Después los electrones entran a una segunda cadena de transferencia de electrones distinta. Al final de esta cadena, $NADP^+$ acepta los electrones junto con H^+ , de modo que se forma NADPH (figura 7.8f):



El ATP continúa formándose siempre que continúe el flujo de electrones por cadenas de transferencia en la membrana tilacoide. Sin embargo, cuando NADPH no se utiliza, se acumula en el estroma, y esa acumulación provoca que la vía no cíclica se haga más lenta o se detenga. Después, la vía cíclica se realiza de manera independiente en los fotosistemas tipo I. Esta vía permite que la célula continúe fabricando ATP, aunque no se esté realizando la vía no cíclica.

La vía cíclica incluye el fotosistema I y una cadena de transferencia de electrones que lleva a los electrones de

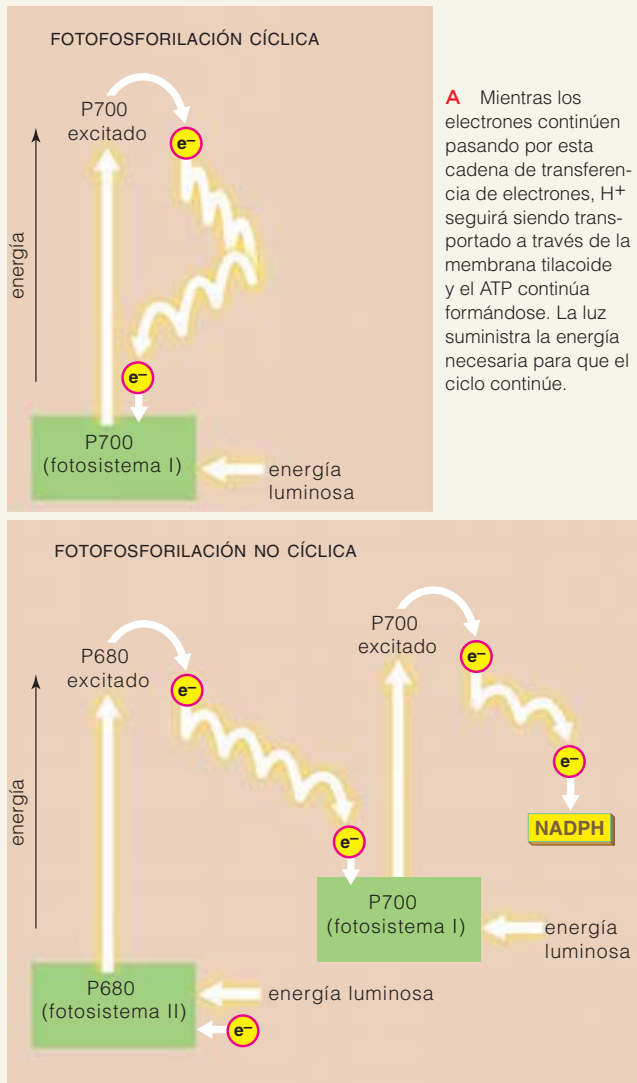
regreso a él. La cadena de transferencia de electrones que actúa en la vía cíclica utiliza la energía de electrones para desplazar iones hidrógeno hacia el grana. El gradiente de iones hidrógeno resultante impulsa la formación de ATP, del mismo modo que en la vía no cíclica. Sin embargo, no se forma NADPH porque los electrones al final de esta cadena son aceptados por el fotosistema I, no por $NADP^+$. Tampoco se forma oxígeno (O_2), porque el fotosistema I no realiza fotólisis para obtener más electrones.

Para repasar en casa

¿Qué ocurre en las reacciones de la fotosíntesis dependientes de la luz?

- En los cloroplastos se forma ATP durante las reacciones dependientes de la luz en la fotosíntesis, lo cual puede ocurrir en la vía cíclica o no cíclica.
- En la vía no cíclica, los electrones fluyen de las moléculas de agua, a través de dos fotosistemas y dos cadenas de transferencia de electrones y terminan en la coenzima NADPH. En esta vía se libera oxígeno y se forma ATP.
- En la vía cíclica, los electrones perdidos por el fotosistema I regresan a él después por una cadena de transferencia de electrones. Se forma ATP, pero no se forma NADPH ni se libera oxígeno.

- El flujo de energía en las reacciones que dependen de la luz es un ejemplo de la manera en que los organismos obtienen energía.
- Conexiones con Energía en el metabolismo 6.1, Reacciones redox 6.4.



A Mientras los electrones continúan pasando por esta cadena de transferencia de electrones, H^+ seguirá siendo transportado a través de la membrana tilacoide y el ATP continúa formándose. La luz suministra la energía necesaria para que el ciclo continúe.

B La vía no cíclica es un flujo unilateral de electrones procedentes del agua al fotosistema I y de este fotosistema a NADPH. Siempre y cuando los electrones continúen fluyendo a través de las dos cadenas de transferencia electrónica, H^+ continuará siendo transportado a través de la membrana tilacoide y se seguirá formando ATP y NADPH. La luz suministra la energía necesaria para que esta vía continúe.

Figura 7.9 Animada Flujo de energía en las reacciones dependientes de la luz de la fotosíntesis. P700 en el fotosistema I absorbe fotones de onda de 700 nanómetros. P680 del fotosistema II absorbe fotones de longitud de onda de 680 nanómetros. El suministro de energía lleva a P700 y P680 a un estado excitado en el cual pierden sus electrones.

Cualquier reacción impulsada por la luz en la cual el fosfato se une con una molécula, como el ADP, se llama **fotofosforilación**. Así, las dos vías de reacciones fotosintéticas dependientes de la luz también se llaman fotofosforilación cíclica y no cíclica. En la figura 7.9 se compara el flujo de energía en las dos vías.

La vía cíclica es más sencilla y evolucionó primero, y aún opera en casi todos los organismos fotosintéticos. La fotofosforilación cíclica produce ATP. No se forma NADPH ni se libera oxígeno. Los electrones perdidos en el fotosistema I se reciclan de nuevo a él (figura 7.9a).

Posteriormente, el mecanismo fotosintético de algunos organismos se modificó, de modo que el fotosistema II entró a formar parte de ellos. Esta modificación fue el comienzo de una secuencia de reacciones combinadas donde se retiran electrones de las moléculas de agua, con liberación de iones hidrógeno y oxígeno. El fotosistema II es el único sistema biológico suficientemente fuerte para oxidar (retirar electrones) el agua (figura 7.9b).

Los electrones que salen del fotosistema II no regresan a él, sino que terminan en NADPH, un agente reductor poderoso (donador de electrones). El NADPH aporta electrones a la reacciones de producción de azúcar en el estroma.

En la fotofosforilación tanto cíclica como no cíclica, las moléculas de las cadenas de transferencia de electrones emplean energía de los electrones para enviar H^+ a través de la membrana tilacoide. Los iones hidrógeno se acumulan en el compartimiento tilacoide, formando un gradiente que favorece la síntesis de ATP.

En la actualidad, la membrana plasmática de diferentes especies de bacterias fotosintéticas incorpora fotosistemas, ya sea tipo I o tipo II. Las cianobacterias, las plantas y todos los protistas fotosintéticos usan ambos tipos. La vía de fotofosforilación que predomina en cualquier momento dado depende de la demanda metabólica inmediata del organismo de ATP y NADPH.

Es eficiente contar con vías alternas, porque las células pueden dirigir la energía para producir NADPH y ATP y producir solamente ATP. El NADPH se acumula cuando no se emplea, y este exceso hace más lenta la vía no cíclica, de modo que predomina la cíclica. La célula sigue fabricando ATP, pero deja de fabricar NADPH. Cuando la producción de azúcar es muy alta, el NADPH se consume con rapidez y no se acumula, por lo que predomina la vía no cíclica.

Para repasar en casa

¿Cómo fluye la energía en la fotosíntesis?

- La luz suministra energía que mantiene el flujo de electrones a través de las cadenas de transferencia electrónica. La energía que pierden dichos electrones al fluir a través de las cadenas mencionadas da lugar a un gradiente de ion hidrógeno que impulsa la síntesis de ATP únicamente, o bien de ATP y NADPH.

- Las reacciones cíclicas independientes de la luz del ciclo de Calvin-Benson constituyen la parte de "síntesis" de la fotosíntesis.
- Conexiones con Carbohidratos 3.3, ATP como transportador de energía 6.2.

Las reacciones mediadas enzimáticamente del **ciclo de Calvin-Benson** dan lugar a síntesis de azúcares en el estroma de los cloroplastos. Estas reacciones son independientes de la luz, porque no se requiere luz para que se efectúen, sino que emplean energía de enlace del ATP y el poder reductor de las moléculas de NADPH formadas en las reacciones dependientes de la luz.

Las reacciones independientes de la luz dan lugar a síntesis de glucosa a partir de dióxido de carbono (figura 7.10). La extracción de átomos de carbono de una fuente inorgánica y su incorporación a una molécula orgánica se llama **fijación del carbono**. En la mayoría de las plantas, los protistas fotosintéticos y algunas bacterias, la enzima **RUBISCO** fija el carbono uniendo CO_2 a la RuBP de cinco carbonos o bisfosfato de ribulosa (figura 7.11a).

El intermediario de seis átomos de carbono que se forma es inestable y se divide de inmediato en dos moléculas de tres átomos de carbono o PGA (fosfoglicerato). Los PGA reciben un grupo fosfato del ATP e hidrógeno y electrones del NADPH (figura 7.11b). Así, se forman dos moléculas de tres carbonos de PGAL (fosfogliceraldehído).

Recuerda que la glucosa tiene seis átomos de carbono y para sintetizarla es necesario unir seis CO_2 a seis moléculas de RuBP, de modo que se formen 12 intermediarios PGAL. Dos de los PGAL se combinan para formar un azúcar de

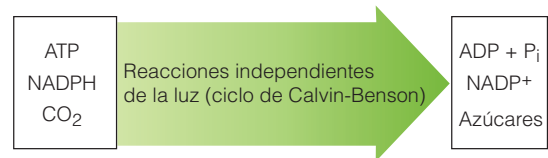


Figura 7.10 Resumen de las entradas y salidas en las reacciones independientes de la luz de la fotosíntesis.

seis carbonos (figura 7.11c). Los 10 PGAL restantes se combinan y regenera las seis RuBP (figura 7.11d).

Las plantas emplean la glucosa que fabrican en las reacciones independientes de la luz como bloques constitutivos para otras moléculas orgánicas, o bien, la descomponen para obtener la energía que contienen sus enlaces. Sin embargo, la mayor parte de la glucosa se transforma de inmediato en sacarosa o almidón por otras vías, en las que concluyen las reacciones independientes de la luz. El exceso de glucosa se almacena en forma de granos de almidón en el estroma de los cloroplastos. Cuando se requiere azúcar en otras partes de la planta, el almidón se descompone a monómeros de azúcar y se exporta.

Para repasar en casa

¿Qué ocurre durante las reacciones independientes de la luz en la fotosíntesis?

- Impulsadas por la energía del ATP, las reacciones independientes de la luz de la fotosíntesis emplean hidrógeno y electrones (del NADPH), carbono y oxígeno (del CO_2) para sintetizar glucosa y otros azúcares.

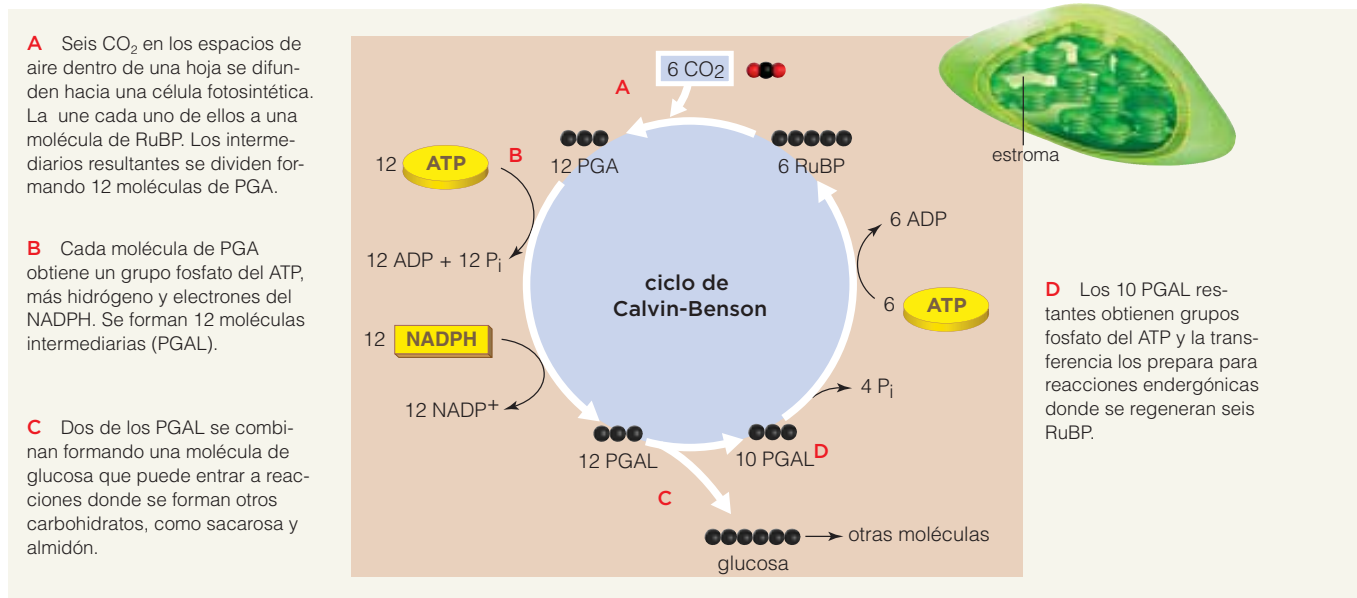
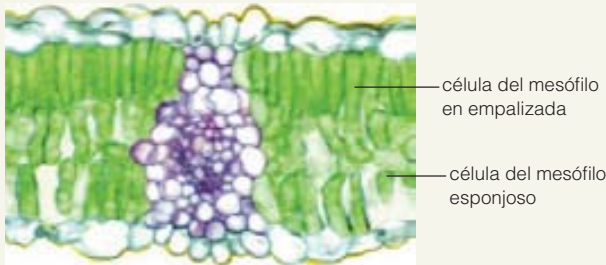
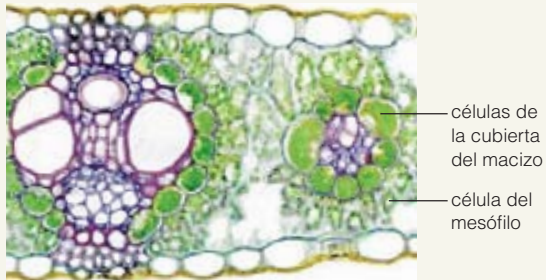


Figura 7.11 Animada Reacciones independientes de la luz de la fotosíntesis que, en los cloroplastos, tiene lugar en el estroma. El diagrama es un resumen de seis ciclos de reacciones de Calvin-Benson y su producto, una molécula de glucosa. Los círculos *negros* representan átomos de carbono. En el apéndice VI se dan detalles sobre los pasos de estas reacciones.

- Los entornos son distintos y, por lo tanto, también los detalles de la fotosíntesis.
- Conexiones con Especializaciones de la superficie celular 4.12, Controles sobre las reacciones metabólicas 6.4.



A Hojas de planta C3. Los cloroplastos están distribuidos equitativamente entre dos tipos de células del mesófilo en las hojas de las plantas C3 como la *Tilia* (*Tilia americana*). En ambos tipos de células ocurren reacciones dependientes e independientes de la luz.



B Hojas de plantas C4. En las plantas C4 como el maíz (*Zea mays*) el carbono se fija por primera vez en las células del mesófilo que están cerca de los espacios de las hojas que contienen aire, pero presentan pocos cloroplastos. Las células especializadas de la cubierta del macizo (bundle-sheath cells) que recubre las venas de las hojas están asociadas de manera cercana con las células del mesófilo. La fijación de carbono ocurre por segunda vez en las células de la cubierta del macizo que están llenas de cloroplastos que contienen RUBISCO.

La abundancia de la RUBISCO

Las plantas que utilizan únicamente el ciclo de Calvin-Benson para fijar el carbono se llaman **plantas C3**, porque el primer intermediario estable que se forma es el PGA de *tres-carbonos*. La mayoría de las plantas usan esta vía, pero pueden ser ineficientes en clima seco.

La superficie de la planta expuesta a la atmósfera generalmente tiene una cutícula cerosa para la conservación de agua (sección 4.12). También presenta **estomas**, que son pequeñas aperturas en la superficie de la epidermis de las hojas y los tallos verdes. Los estomas se cierran en los días secos, ayudando a la planta a reducir las pérdidas de agua por evaporación en hojas y tallos. Empero, igual que el agua, los gases también entran y salen a través de los estomas. Cuando los estomas están cerrados, el CO₂ necesario para reacciones independientes de la luz no puede difundirse de la atmósfera hacia hojas y tallos, y el O₂ producido por las reacciones dependientes de la luz no puede difundirse hacia el exterior. Así, cuando se realizan reacciones dependientes de la luz con los estomas cerrados, el oxígeno se acumula dentro de la planta, y esa acumulación desencadena una ruta alterna que reduce la capacidad de la célula para sintetizar azúcares.

Recuerda que la RUBISCO es la enzima que fija el carbono en el ciclo de Calvin-Benson. A niveles altos de O₂, la RUBISCO une el oxígeno (en vez del carbono) con la RuBP en la vía llamada **fotorrespiración**. El CO₂ es producto de la fotorrespiración, de modo que la célula pierde carbono en vez de fijarlo. Además, se emplean ATP y NADPH para derivar los intermediarios de la vía de regreso al ciclo de Calvin-Benson. De este modo, la producción de azúcares en las plantas C3 se hace ineficiente en los días secos (figuras 7.12a y 7.13a).

La fotorrespiración puede limitar el crecimiento; las plantas C3 compensan la ineficacia de la RUBISCO fabricándola en grandes cantidades. La RUBISCO es la proteína más abundante en la Tierra.

Plantas C4

En los últimos 50 a 60 millones de años, otro conjunto adicional de reacciones que compensan la ineficacia de la RUBISCO evolucionó independientemente en muchos linajes de plantas. Las plantas que emplean las reacciones adicionales cierra sus estomas en días secos, pero su producción de azúcar no declina. Algunos ejemplos son el maíz, el mijo y el bambú. Se llaman plantas **C4**, porque el oxaloacetato de *cuatro-carbonos* es el primer intermediario estable que se forma en sus reacciones de fijación de carbono (figuras 7.12b y 7.13b).

Figura 7.12 Diferentes tipos de plantas, diferentes tipos de células. Los cloroplastos tienen apariencia de parches verdes en los cortes transversales de las hojas. Las áreas de color morado son las venas de las hojas.

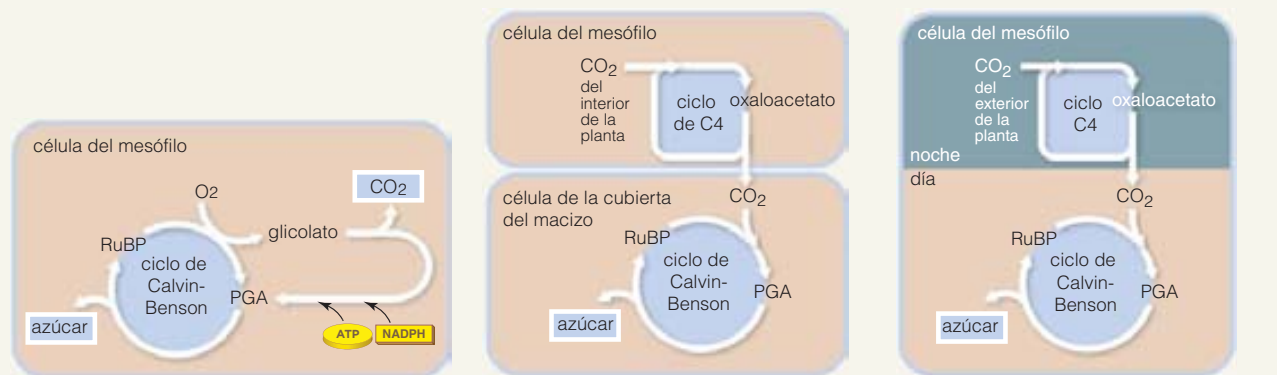


Figura 7.13 Reacciones independientes de la luz en tres tipos de plantas.

En las plantas de C₄, el primer conjunto de reacciones independientes de la luz tiene lugar en las células del mesófilo. En ese sitio el carbono es fijado por una enzima que no emplea oxígeno, aunque el nivel del mismo sea alto. Un intermediario es transportado a las células de la cubierta del macizo, donde una reacción que requiere ATP lo transforma en CO₂. La RUBISCO fija el carbono por segunda vez a medida que el CO₂ entra al ciclo de Calvin-Benson en las células de la cubierta del macizo. El ciclo C₄ mantiene el nivel de CO₂ cerca del máximo para la RUBISCO, de modo que minimiza la fotorrespiración. Las plantas C₄ emplean más ATP que las plantas C₃, pero en días secos pueden fabricar más azúcares.

Plantas CAM

Las plantas suculentas, los cactus y otras **plantas CAM** tienen una vía alterna para fijación de carbono que les permite conservar el agua en regiones donde las temperaturas durante el día pueden ser sumamente altas. Las siglas en inglés CAM corresponden a metabolismo del ácido crasuláceo (Crassulacean Acid Metabolism), por la familia de plantas Crasuláceas en las cuales se estudió esta vía por primera vez (figura 7.14). Al igual que las plantas C₄, las plantas CAM usan un ciclo C₄ además del ciclo Calvin-Benson, pero estos dos ciclos de fijación de carbono ocurren en diferentes momentos, en vez de ocurrir en distintas células. Los pocos estomas de la planta CAM abren por la noche, cuando el ciclo C₄ fija carbono de CO₂ atmosférico. El producto del ciclo, un ácido de cuatro carbonos, almacena en la vacuola central de la célula. Al cerrarse los estomas al día siguiente, el ácido sale de la vacuola y se descompone en CO₂, que entra al ciclo de Calvin-Benson (figura 7.13c).



Figura 7.14 Una planta CAM. *Crassula argentea* o planta jade.

Para repasar en casa

¿En qué varían las reacciones de fijación de carbono?

- Cuando los estomas están cerrados se acumula oxígeno dentro de las hojas de las plantas C₃. Entonces la RUBISCO atrapa el oxígeno (en vez del dióxido de carbono) uniéndolo con RuBP. Esta reacción de fotorrespiración reduce la eficiencia de producción de azúcares, de modo que puede limitar el crecimiento.
- Las plantas adaptadas a condiciones de sequía limitan la fotorrespiración fijando carbono dos veces. Las plantas C₄ separan los dos conjuntos de reacciones en el espacio; las plantas CAM las separan en el tiempo.

- La evolución de la fotosíntesis modificó de manera dramática y permanente la atmósfera terrestre.
- Conexión con Radicales libres 6.3.

Las plantas constituyen el punto inicial de casi todos los alimentos (compuestos a base de carbono) que consumimos. Son **autótrofos**, u organismos que “se alimentan a sí mismos”. Como otros autótrofos, las plantas sintetizan sus alimentos obteniendo energía directamente del entorno, y obtienen su carbono de moléculas inorgánicas (como el CO_2). La mayoría de las bacterias, muchos protistas, todos los hongos y todos los animales son **heterótrofos**. Es decir, obtienen su energía y su carbono de moléculas orgánicas ya sintetizadas por otros organismos, por ejemplo, alimentándose de autótrofos, unos de otros, o de desechos orgánicos. *Hetero-* significa otro, como en “nutrirse de otros”.

Las plantas son un tipo de **fotoautótrofos**. Mediante el proceso de la fotosíntesis, los fotoautótrofos sintetizan azúcar a partir de dióxido de carbono y agua empleando la energía solar. Al año, las plantas colectivamente producen alrededor de 220 miles de millones de toneladas de azúcar, lo sufi-

ciente como para preparar alrededor de 3,300 cuatrillones de cubos de azúcar, es decir, una cantidad enorme. También liberan grandes cantidades de oxígeno en el proceso.

No siempre fue así. Las primeras células de la Tierra no empleaban la luz solar, sino que eran **quimioautótrofas**, es decir, extraían energía y carbono de moléculas simples del entorno, como sulfuro de hidrógeno y metano. Ambos gases abundaban en la atmósfera terrestre, la cual contenía muchos compuestos.

Los métodos para sintetizar alimentos no cambiaron mucho durante mil millones de años. Entonces evolucionó la fotofosforilación cíclica en los primeros fotoautótrofos, y la luz solar ofreció a estos organismos un suministro de energía esencialmente ilimitado. Al poco tiempo, la vía cíclica se modificó en ciertos organismos. En la nueva vía llamada fotofosforilación no cíclica, las moléculas de agua se dividieron en hidrógeno y oxígeno. El oxígeno molecular que anteriormente era muy poco común en la atmósfera comenzó a acumularse y a partir de ese, entonces el mundo de los seres vivos sufrió modificaciones profundas (figura 7.15).

El enriquecimiento de la atmósfera temprana de la Tierra con oxígeno, ejerció una presión de selección muy considerable sobre los seres vivos. El oxígeno reacciona con los metales, incluyendo cofactores enzimáticos, y se forman radicales libres en el curso de esas reacciones. Recordemos que los radicales libres son tóxicos (sección 6.3). La mayoría de las células tempranas carecían de mecanismos para detoxificar los radicales de oxígeno, por lo cual se extinguieron. Sólo algunas de ellas persistieron en aguas profundas, sedimentos fangosos y otros hábitats libres de oxígeno.

Evolucionaron nuevas vías para detoxificación del oxígeno y en una de ellas se emplearon las propiedades reactivas del mismo: el oxígeno acepta electrones al final de las cadenas de transferencia de electrones en las reacciones de formación de ATP, que se denominan de manera colectiva respiración aerobia.

Mientras tanto, en las alturas de la antigua atmósfera, las moléculas de oxígeno se combinaron formando ozono (O_3), molécula que absorbe la radiación ultravioleta de onda corta de la luz solar. La capa de ozono que se formó lentamente en la atmósfera superior protegió a los seres vivos de las peligrosas radiaciones UV solares. Sólo entonces surgieron especies aerobias de las profundidades del océano del fango y los sedimentos para diversificarse a cielo abierto.



Figura 7.15 El ayer y el ahora, una vista de la manera en que nuestra atmósfera se alteró irrevocablemente debido a la fotosíntesis, la cual es actualmente la principal vía por la cual la energía y el carbono penetran en la red de los seres vivos. Las plantas de este huerto producen oxígeno y partes ricas en carbono (manzanas) en el rancho Jerzy Boyz de Chelan, Washington.

Para repasar en casa

¿Cómo afectó la fotosíntesis a la atmósfera temprana?

- La evolución de la fosforilación no cíclica modificó dramáticamente el contenido de oxígeno de la atmósfera terrestre.
- En algunos organismos que sobrevivieron al cambio, evolucionaron nuevas vías para detoxificación de los radicales oxígeno.
- Los organismos no vivían al descubierto hasta que se formó la capa de ozono para absorber la luz UV del Sol.

7.9

Una preocupación muy fuerte

■ El ciclo atmosférico natural del dióxido de carbono se encuentra desequilibrado, principalmente como resultado de la actividad humana.

■ Conexión con Reciclado de nutrientes 1.2.

¿Alguna vez te has preguntado de dónde provienen todos los átomos de tu cuerpo? Piensa un poco en los átomos de carbono. Tú consumes otros organismos para obtener los átomos de carbono que tu cuerpo utiliza como energía y como materia prima. Esos átomos han atravesado por otros heterótrofos antes de que tú los consumas, pero en algún momento formaron parte de organismos fotoautótrofos, los cuales toman el carbono del dióxido de carbono y después usan estos átomos para sintetizar compuestos orgánicos. Tus átomos de carbono y los de la mayoría de los organismos provienen del dióxido de carbono.

Por la fotosíntesis se retira dióxido de carbono de la atmósfera y sus átomos de carbono entran a formar parte de compuestos orgánicos. Cuando los organismos fotosintéticos y otros organismos aerobios descomponen los compuestos orgánicos para obtener energía, liberan átomos de carbono en forma de CO_2 que vuelve a pasar a la atmósfera. Desde que la fotosíntesis evolucionó, estos dos procesos han constituido un ciclo equilibrado en la biosfera. Aprenderás más sobre el ciclo del carbono en la sección 47.7. Por el momento, basta con decir que la cantidad de dióxido de carbono que es retirado por fotosíntesis de la atmósfera es aproximadamente la misma que los organismos liberan nuevamente hacia ella; por lo menos, así era hasta que surgió el ser humano.

Desde hace 8,000 años, los humanos comenzaron a quemar los bosques para limpiar la tierra y cultivarla. Al quemar árboles y otras plantas, la mayor parte del carbono que se encuentra en sus tejidos es liberado a la atmósfera como dióxido de carbono. Los incendios naturales liberan dióxido de carbono de este mismo modo.

En la actualidad se quema mucho más que antes. Además de madera, estamos quemando combustibles fósiles: carbón, petróleo y gas natural, para satisfacer nuestras demandas cada vez mayores de energía. Como verás en la sección 23.5, los combustibles fósiles son los restos orgánicos de antiguos organismos. Al quemar estos combustibles liberamos el carbono que contienen desde hace cientos de millones de años y éste pasa a la atmósfera como dióxido de carbono (figura 7.16).

Los investigadores encuentran bolsas de nuestra antigua atmósfera sobre la Antártida. La nieve y el hielo se han acumulado en capas en esos sitios, año tras año, durante por lo menos 15 millones de años. El aire y el polvo atrapado en cada capa revela la composición de la atmósfera que prevalecía cuando dicha capa se formó. Así sabemos que el nivel atmosférico de CO_2 fue relativamente estable durante aproximadamente 10,000 años antes de la Revolución Industrial. A partir de 1850, el nivel de CO_2 ha aumentado de manera continua. En 2006 fue más alto de lo que había sido en 23 millones de años.

La actividad humana ha alterado el equilibrio del ciclo atmosférico del carbono en la Tierra. Estamos agregando mucho más CO_2 a la atmósfera del que los organismos fotosintéticos pueden retirar de ella. En la actualidad, liberamos alrededor de 26 mil millones de toneladas de dióxido de carbono en la atmósfera al año. Más de 10 veces la cantidad que liberábamos en el año 1900. La mayoría proviene de quemar combustibles fósiles. ¿Cómo sabemos esto?

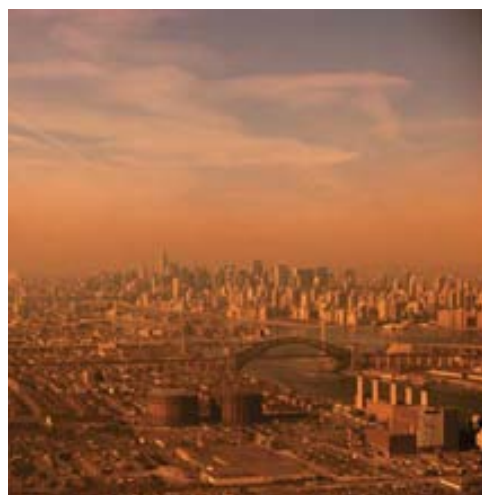


Figura 7.16 Evidencia visible de emisiones de combustibles fósiles a la atmósfera: cielo en la Ciudad de Nueva York en un día soleado.

Los investigadores pueden determinar el tiempo transcurrido desde que los átomos de carbono de una muestra de CO_2 formaban parte de un organismo vivo midiendo la proporción de diferentes isótopos de carbono en la misma. (Veremos más ampliamente las técnicas para fechar con radioisótopos en la sección 17.6.) Estos resultados se correlacionan con la extracción de combustibles fósiles, su refinación y las estadísticas comerciales.

El aumento de dióxido de carbono en la atmósfera está ejerciendo efectos dramáticos sobre el clima. El CO_2 contribuye al calentamiento global, como veremos en la sección 47.8. Estamos observando una tendencia al calentamiento que revela el aumento de niveles de CO_2 . La Tierra es ahora más caliente que en los últimos 12,000 años. El cambio de clima está afectando a los sistemas biológicos de todos los sitios. Los ciclos de vida se están modificando: las aves ponen huevos en etapa temprana, las plantas florecen en etapa equivocada; los mamíferos hibernan periodos más breves. También se modifican los patrones migratorios y los hábitats. Quizá estos cambios sean demasiado rápidos y muchas especies se extingan como resultado de ellos.

En circunstancias normales, el dióxido de carbono adicional estimula la fotosíntesis, lo cual implica captación adicional de CO_2 . No obstante, los cambios que ya percibimos en patrones de temperatura y humedad como resultado del calentamiento global, son superiores a estos beneficios. Dichos cambios han comprobado ser dañinos para las plantas y otros organismos fotosintéticos.

Gran parte de la investigación en nuestros días se dirige al desarrollo de fuentes de energía no basadas en combustibles fósiles. Por ejemplo, el fotosistema II cataliza la fotólisis, la reacción de oxidación más eficaz en la naturaleza. Los investigadores están trabajando para duplicar su función catalítica en sistemas artificiales. Si lo logran, quizá también logremos usar la luz para dividir el agua en hidrógeno, oxígeno y electrones, todos los cuales pueden emplearse como fuente limpia de energía. Otras investigaciones se enfocan a maneras de retirar dióxido de carbono de la atmósfera; por ejemplo, mejorando la eficiencia de la enzima RUBISCO en las plantas.

El maíz y la caña de azúcar son actualmente las dos principales cosechas de las cuales se obtiene etanol, que se emplea como biocombustible. Estas plantas C4 florecen en regiones cálidas y secas, donde la fotorrespiración limita el crecimiento de plantas C3. No crecen bien en áreas donde la temperatura durante la estación de crecimiento es en promedio inferior a 16°C, en parte debido a que la actividad de la RUBISCO disminuye a esta temperatura (sección 6.3). Las plantas C3 pueden compensar esta menor actividad fabricando nuevas enzimas, pero las plantas C4 no. Su especialización como células fijadoras de carbono significa que hay menos espacio en las hojas para cloroplastos que contengan RUBISCO. Estas restricciones espaciales indi-

¿Por qué opción votarías?

Los biocombustibles son más costosos que la gasolina. ¿Pagarías más por conducir un vehículo que emplee biocombustible? De ser así, ¿qué cantidad? Ve más detalles en CengageNow y después vota en línea.

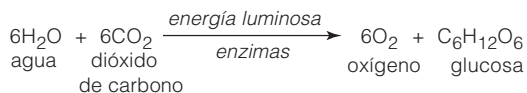
can la capacidad de las plantas C4 para fabricar RUBISCO adicional en climas fríos.

Resumen

Secciones 7.1, 7.2 A través de las vías metabólicas de la **fotosíntesis**, los organismos captan la energía luminosa y la emplean para sintetizar azúcares a partir de agua y dióxido de carbono. Los **pigmentos** como la **clorofila a**, absorben luz visible de determinadas **longitudes de onda** de la fotosíntesis.

- Usa la animación de CengageNOW para ver cómo obtuvo Engelmann un espectro de absorción para un alga fotosintética.

Sección 7.3 En los **cloroplastos**, las **reacciones dependientes de la luz** de la fotosíntesis ocurren en la **membrana tilacoide** que tiene muchos pliegues, y que incorpora dos tipos de **fotosistemas**. Esta membrana constituye un compartimiento continuo en el interior semilíquido del cloroplasto (el estroma), donde ocurren todas las **reacciones independientes de la luz**. Las reacciones generales de la fotosíntesis pueden resumirse como sigue:



- Usa la animación de CengageNOW para ver los sitios donde se realiza la fotosíntesis.

Secciones 7.4, 7.5 Los complejos que cosechan luz en la membrana tilacoide absorben fotones y transmiten la energía a los fotosistemas que liberan electrones a continuación.

En la fosforilación no cíclica, los electrones liberados del fotosistema II fluyen por una cadena de transferencia de electrones al final de la cual entran el fotosistema I. La energía de los fotones provoca que el fotosistema I libere electrones, que terminan en el NADPH. El fotosistema II reemplaza los electrones perdidos obteniéndolos del agua que se disocia en H⁺ y O₂ (fotólisis).

En la **fotofosforilación** cíclica, los electrones liberados del fotosistema I entran a una cadena de transferencia de electrones y son reciclados de nuevo en el fotosistema I. No se forma NADPH.

En ambas vías, los electrones que fluyen por las cadenas de transferencia de electrones provocan acumulación de H⁺ en el compartimiento tilacoide, por lo que constituye un gradiente de iones hidrógeno a través de la membrana tilacoide H⁺ fluye de regreso a través de la membrana a través de las ATP sintasas. Este flujo da lugar a formación de ATP en el estroma.

- Usa la animación de CengageNOW para revisar las vías por las cuales se emplea energía luminosa para formar ATP.

Sección 7.6 La **fijación de carbono** ocurre en reacciones independientes de la luz. Dentro del estroma, la enzima **rubisco** une un carbono del CO₂ con RuBP para iniciar el **ciclo de Calvin-Benson**, en el cual se emplea energía del ATP, el carbono y el oxígeno del CO₂, y el hidrógeno y electrones de NADPH para sintetizar glucosa.

- Usa la animación de CengageNOW para ver cómo se produce glucosa en reacciones independientes de la luz.

Sección 7.7 Los entornos difieren y también los detalles de producción de azúcar en reacciones independientes de la luz. En días secos, las plantas conservan el agua cerrando sus **estomas**, pero el O₂ de la fotosíntesis no puede escapar. En las **plantas C3** el nivel alto resultante de O₂ de las hojas provoca que la RUBISCO una O₂ en vez de CO₂ con RuBP. Esta vía llamada **fotorrespiración**, reduce la eficiencia de producción de azúcar. En las **plantas C4**, la fijación de carbono ocurre dos veces. Las primeras reacciones liberan CO₂ cerca de la RUBISCO, limitando la fotorrespiración cuando los estomas están cerrados. Las **plantas CAM** abren sus estomas y fijan carbono por la noche.

Sección 7.8 Los **autótrofos** sintetizan sus propios alimentos empleando energía que obtienen directamente del entorno, y carbono de fuentes inorgánicas como CO₂. Los **heterótrofos** obtienen energía y carbono de moléculas que otros organismos ya han sintetizado.

En la atmósfera temprana la Tierra tenía muy poco oxígeno libre, y los **quimioautótrofos** eran comunes. Cuando evolucionó la vía no cíclica de la fotosíntesis, el oxígeno liberado por los **fotoautótrofos** modificó la atmósfera permanentemente, y fue la fuerza selectiva que favoreció la evolución de nuevas vías metabólicas, incluyendo la respiración aerobia.

Sección 7.9 Los fotoautótrofos retiran CO₂ de la atmósfera; la actividad metabólica de la mayoría de los organismos lo devuelve a ella. Las actividades humanas alteran este ciclo agregando más CO₂ a la atmósfera del que los fotoautótrofos pueden eliminar de ella. El desequilibrio resultante contribuye al calentamiento global.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. Los autótrofos fotosintéticos usan _____ de la atmósfera como fuente de carbono y _____ como fuente de energía.
2. La clorofila a absorbe principalmente luz violeta y roja y refleja principalmente luz _____.
 - a. violeta y roja
 - b. verde
 - c. amarilla
 - d. azul

Ejercicio de análisis de datos

La mayor parte del maíz se cultiva intensamente en amplias parcelas en las cuales los agricultores emplean fertilizantes y pesticidas, la mayoría de los cuales se derivan con frecuencia de combustibles fósiles. El maíz es una planta anual y las cosechas anuales tienden a causar desechos, agotar la tierra y contaminar los ríos.

En 2006, David Tilman y colaboradores publicaron los resultados de un estudio de 10 años para comparar la producción neta de energía de diversos biocombustibles. Los investigadores cultivaron una mezcla de pastos perennes nativos sin irrigación, fertilizantes, pesticidas ni herbicidas, sobre suelo arenoso agotado por una agricultura intensiva y que por lo tanto, había sido abandonado. Midieron la energía utilizable en los biocombustibles fabricados a partir de estos pastos, y del maíz y la soya. También midieron la energía necesaria para cultivar y producir cada tipo de biocombustible (figura 7.17).

1. ¿Cuánta energía aproximadamente produjo el etanol de una hectárea de rendimiento de maíz? ¿Cuánta energía fue necesaria para cultivar y producir ese etanol?
2. ¿Qué biocombustible probado presentó mayor proporción de producción de energía respecto a energía necesaria para obtenerlo?
3. ¿Cuál de las tres cosechas requiere menos cantidad de tierra para producir determinada cantidad de energía biocombustible?

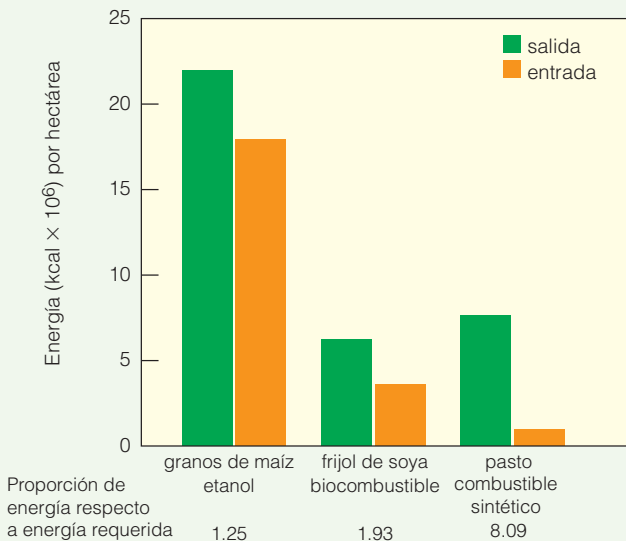


Figura 7.17 Entrada y salida de energía en los biocombustibles de diferentes fuentes: maíz y soya cultivados sobre tierra fértil de cultivo, y plantas de pasto cultivadas en tierra no fértil. Una hectárea son aproximadamente 2.5 acres.

3. Las reacciones dependientes de la luz en las plantas ocurren en _____.
 - a. la membrana tilacoide
 - b. la membrana plasmática
 - c. el estroma
 - d. el citoplasma
4. En las reacciones dependientes de la luz, _____.
 - a. se fija dióxido de carbono
 - b. se forma ATP
 - c. el CO₂ acepta electrones
 - d. se forman azúcares
5. ¿Qué se acumula dentro del compartimiento tilacoide (grana) durante las reacciones dependientes de la luz?
 - a. glucosa
 - b. RuBP
 - c. iones hidrógeno
 - d. CO₂
6. Cuando un fotosistema absorbe luz _____.
 - a. produce azúcares fosfatados
 - b. se transfieren electrones al ATP
 - c. la RuBP acepta electrones
 - d. se inician las reacciones dependientes de luz
7. Las reacciones independientes de la luz se realizan en _____.
 - a. el citoplasma
 - b. la membrana plasmática
 - c. el estroma
8. El ciclo de Calvin-Benson se inicia cuando _____.
 - a. hay luz disponible
 - b. el dióxido de carbono se une con RuBP
 - c. los electrones salen del fotosistema II
9. ¿Qué sustancia no forma parte del ciclo de Calvin-Benson?
 - a. ATP
 - b. NADPH
 - c. RuBP
 - d. PGAL
 - e. O₂
 - f. CO₂
10. Una planta C₃ absorbe un radioisótopo de carbono (como ¹⁴CO₂). ¿En qué compuesto orgánico aparecerá primero el carbono marcado radiactivamente? ¿Qué compuesto se formará primero si una planta C₄ absorbe el mismo radioisótopo de carbono?
11. Después de que evolucionó la fotofosforilación no cíclica, su subproducto _____, se acumuló y modificó la atmósfera.
12. Un gato se come un ave que se alimentó de una oruga que se había alimentado de una planta. ¿Qué organismos son autótrofos? ¿Y heterótrofos?

13. Relaciona cada evento de la izquierda con su descripción más adecuada.

- | | |
|----------------------------------|--|
| —Formación de PGAL | a. función de la RUBISCO |
| —Fijación de CO ₂ | b. las moléculas de agua se dividen |
| —Fotólisis | c. se requiere ATP y NADPH |
| —Se forma ATP; no se forma NADPH | d. los electrones son reciclados de regreso al fotosistema I |

■ Visita [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Hace alrededor de 200 años, Jan Baptista van Helmont quiso saber de dónde obtienen las plantas en crecimiento el material necesario para aumentar de tamaño. Plantó un arbolito con peso de 2.27 Kg (5 libras) en un barril lleno con 90.8 Kg (200 libras) de tierra y lo regó de manera regular. Cinco años después, el árbol pesaba 76.72 Kg (169 libras), y la tierra pesaba 90.32 kilos (199 libras). Como el árbol aumentó tanto de peso y la tierra perdió poco peso, llegó a la conclusión de que el árbol obtuvo todo su peso adicional absorbiendo el agua que había agregado al barril. ¿Qué fue lo que ocurrió en realidad?
2. Sólo se conocen aproximadamente ocho clases de moléculas de pigmento, pero este grupo limitado es muy útil. Por ejemplo, los fotoautótrofos fabrican carotenoides que se desplazan por las redes alimenticias, por ejemplo, cuando los caracoles de agua comen algas verdes y después los flamingsos consumen estos caracoles. Los flamingsos modifican los carotenoides, sus células descomponen el β-caroteno formando dos moléculas de vitamina A que es precursora del retinol, pigmento visual que transforma la energía luminosa en señales eléctricas en los ojos. El β-caroteno se disuelve en la grasa de la piel. Las células que dan lugar a las plumas de color rosado brillante lo captan. Investiga otro organismo para identificar las fuentes de pigmentos que imparten color a su superficie.



¿Cómo liberan las células la energía química?

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Cuando las mitocondrias se ponen a girar

A comienzos de la década de 1960, Rolf Luft, físico sueco, se preocupó por los extraños síntomas de una paciente; la joven mujer se sentía débil y caliente todo el tiempo, aun en los días más fríos del invierno, no dejaba de sudar y su piel siempre estaba ruborizada. Era delgada pero tenía muy buen apetito. Luft infirió que los síntomas de la paciente señalaban hacia un trastorno metabólico: sus células eran demasiado activas, aunque gran parte de la actividad se perdía como calor metabólico. Luft verificó la tasa de metabolismo de la paciente y la cantidad de energía que su cuerpo gastaba, resultó que la mujer en reposo consumía el nivel más alto de oxígeno registrado. El examen de una muestra de tejido reveló que el músculo esquelético de la paciente tenía gran cantidad de mitocondrias (que es donde se produce ATP en las células) y de forma anormal ya que estas mitocondrias fabricaban muy poco ATP, a pesar de hacerlo a gran de velocidad.

El trastorno que actualmente se conoce como síndrome de Luft, fue el primero en ligarse a mitocondrias defectuosas. Las células de las personas que sufren de este trastorno son como ciudades donde se queman toneladas de carbón en muchas plantas de producción de energía; aunque no se sintetiza mucha de ella, los músculos esqueléticos, cardíacos, el cerebro y otras

partes del cuerpo trabajan mucho, tienen alta demanda de energía y resultan las más afectadas.

Más de 40 trastornos relacionados con mitocondrias defectuosas se conocen en la actualidad. Uno de ellos, la ataxia de Friedreich, provoca pérdida de la coordinación (ataxia), músculos débiles y problemas cardíacos graves. Muchos afectados mueren en la juventud (figura 8.1).

Igual que los cloroplastos descritos en el capítulo anterior, las mitocondrias tienen un sistema de membrana interno replegado que les permite sintetizar ATP. En el proceso de respiración aerobia, las cadenas de transferencia de electrones en la membrana mitocondrial dan lugar a gradientes de H^+ que impulsan la formación de ATP.

En el síndrome de Luft, las cadenas de transferencia de electrones en las mitocondrias trabajan en exceso, aunque se forma muy poco ATP. En la ataxia de Friedreich, la proteína llamada frataxina, no funciona correctamente. Esta proteína ayuda a que se sintetizen algunas de las enzimas que no contienen hierro y se emplean en las cadenas de transferencia electrónica. Cuando funciona mal, los átomos de hierro que se suponía se incorporaban a las enzimas, se acumulan en el interior de las mitocondrias.

En la mitocondria hay oxígeno presente. Como explicamos en la sección 7.8, se forman radicales libres tóxicos cuando el oxígeno reacciona con metales. Un exceso de hierro en la mitocondria significa un exceso de radicales libres formados, los cuales destruyen las biomoléculas más rápido de lo que la célula puede repararlas o reemplazarlas. Tarde o temprano, la mitocondria deja de trabajar y la célula muere.

Ya hemos explicado la manera en que las células cosechan energía en las cadenas de transferencia electrónica. Los detalles de estas reacciones varían de un tipo de organismos a otro, pero todo se basa en este mecanismo para formación de ATP. Al describir las mitocondrias en el capítulo, recuerda que si no existieran, el cuerpo no fabricaría suficiente ATP ni siquiera para leer acerca de este proceso.

¡Mira el video! Figura 8.1 Hermana, hermano, y mitocondria defectuosa. (a) Las mitocondrias son los sitios donde se produce ATP en el organismo.

(b) La ataxia de Friedreich, un trastorno genético, impide que se fabrique suficiente ATP en las mitocondrias. Leah (*izquierda*) comenzó a perder su sentido del equilibrio y coordinación a los cinco años. Seis años más tarde tenía que usar silla de ruedas y actualmente está diabética y parcialmente sorda. Su hermano Joshua (*derecha*) dejó de caminar a los once años, y actualmente está ciego. Ambos tienen problemas cardíacos y tuvieron que someterse a intervención quirúrgica para fusión de la columna vertebral. El equipo especial les permite asistir a la escuela y trabajar medio tiempo. Leah es modelo profesional.



Conceptos básicos



Energía de la composición de carbohidratos

En diversas vías de degradación, la energía química de la glucosa y otros compuestos orgánicos se transforma en energía química del ATP. La respiración aerobia produce más ATP a partir de cada molécula de glucosa. En los eucariontes, se lleva a cabo dentro de la mitocondria.

[Sección 8.1](#)



Glucólisis

La glucólisis es la primera etapa de la respiración aerobia y de las vías de fermentación anaerobia. Las enzimas de la glucólisis transforman la glucosa en piruvato. [Sección 8.2](#)



Cómo finaliza la respiración aerobia

En las etapas finales de la respiración aerobia, el piruvato se descompone hasta CO_2 . Muchas coenzimas que se redujeron aportan electrones e iones hidrógeno a las cadenas de transferencia de electrones. La energía liberada por los electrones fluye a través de las cadenas y es captada en último término por el ATP. El oxígeno acepta electrones al final de las cadenas. [Secciones 8.3, 8.4](#)



Cómo finalizan las vías anaerobias

Las vías de fermentación se inician con la glucólisis, sustancias distintas del oxígeno aceptan electrones al final de las mismas, en comparación con la respiración aerobia, el rendimiento neto de ATP por la fermentación es bajo. [Secciones 8.5, 8.6](#)



Otras vías metabólicas

Además de la glucosa, otras moléculas también son fuentes comunes de energía. Diferentes vías transforman los lípidos y proteínas en sustancias que pueden experimentar glucólisis o entrar al ciclo de Krebs. [Sección 8.7](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo ampliamos el cuadro que describe el flujo de energía en el mundo de los seres vivos (sección 6.1). Nos concentraremos en las vías metabólicas (6.4) para fabricación de ATP (6.2) por degradación de glucosa y otras moléculas.
- Las reacciones de las vías de descomposición de carbohidratos tienen lugar en el citoplasma (4.2) o dentro de la mitocondria (4.11). Sería conveniente que repasaras la estructura de la glucosa y otros carbohidratos (3.3).
- Describiremos más ejemplos de cadenas de transferencia de electrones (7.4) y reflexionaremos sobre la conexión global entre la respiración aerobia y la fotosíntesis (7.8).

¿Por qué opción votarías? El desarrollo de nuevos fármacos es costoso, de modo que las compañías farmacéuticas tienden a prestar poca atención a la ataxia de Friedreich y otros trastornos que afectan a relativamente pocas personas; ¿Consideras que los gobiernos deberían conceder fondos a las compañías privadas para desarrollar tratamientos para enfermedades poco comunes? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- Los fotoautótrofos sintetizan ATP durante la fotosíntesis y lo emplean para sintetizar glucosa y otros carbohidratos.
- La mayoría de los organismos, incluyendo los fotoautótrofos, sintetizan ATP descomponiendo la glucosa y otros compuestos orgánicos.
- Conexiones con Energía 6.1 y 6.2, Metabolismo 6.4.

Los organismos permanecen vivos sólo mientras puedan continuar suministrándose a sí mismos la energía que obtienen del entorno (sección 6.1). Las plantas y otros fotoautótrofos obtienen su energía directamente del Sol; los heterótrofos consumen autótrofos o unos a otros. Sin importar su fuente, la energía debe transformarse de manera que pueda impulsar las diversas reacciones necesarias para sostener la vida. Una de estas formas es el adenosín trifosfato (ATP), moneda común para el gasto energético de todas las células.

Comparación de las principales vías

La mayoría de los organismos sintetizan ATP por vías metabólicas donde se descomponen carbohidratos y otras moléculas orgánicas. Algunas vías son **aerobias** (emplean oxígeno); mientras que otras son **anaerobias** (se realizan en ausencia de oxígeno).

Las principales vías por las cuales las células obtienen energía de moléculas orgánicas se llama **respiración aerobia**, y **fermentación anaerobia**. La mayoría de las células eucariontes emplean exclusivamente la respiración aerobia, o la mayor parte del tiempo. Muchos procariontes y protistas de hábitats anaerobios emplean vías alternas. Algunos procariontes tienen su versión singular de la respiración aerobia, pero nos concentraremos en la manera en que se realiza en las células eucariontes.

La fermentación y la respiración aerobia se inician con la misma reacción en el citoplasma. Ésta es la **glucólisis**, donde se transforma una molécula de seis carbonos de glucosa en dos **piruvatos**, que es una molécula orgánica con cadena principal de tres átomos de carbono. Después de la glucólisis, las vías de la fermentación y la respiración aerobia divergen.

La respiración aerobia finaliza dentro de las mitocondrias, donde el oxígeno acepta los electrones al final de las cadenas de transferencia electrónica (figura 8.2). Cada aliento que tomas suministra a tus células que respiran aeróbicamente, oxígeno fresco. La fermentación termina en el citoplasma, donde una molécula distinta del oxígeno acepta electrones al final de la vía.

La respiración aerobia es mucho más eficaz que las vías de fermentación, que termina con un rendimiento neto de dos ATP por molécula de glucosa. La respiración aerobia da aproximadamente 36 ATP por molécula de glucosa. El hombre y otros organismos multicelulares no podrían vivir sin este rendimiento más alto de la respiración aerobia.

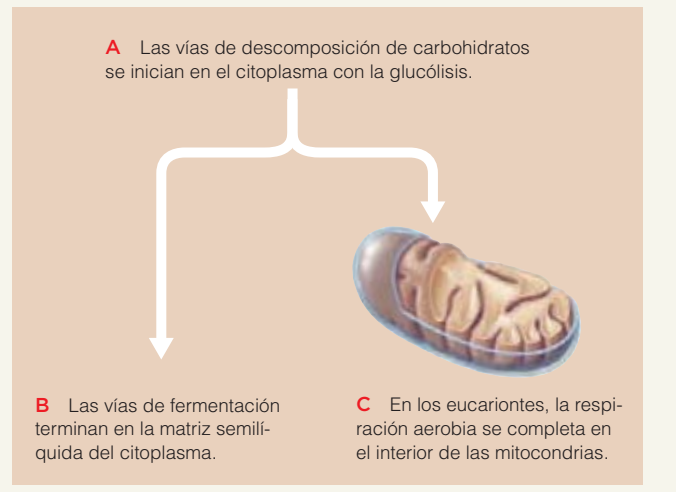


Figura 8.2 Animada Donde se inician y terminan las diversas vías para descomposición de los carbohidratos. La respiración aerobia por sí sola puede suministrar suficiente ATP para el mantenimiento de organismos multicelulares de gran tamaño, como los seres humanos, las secuías y los gansos de Canadá.

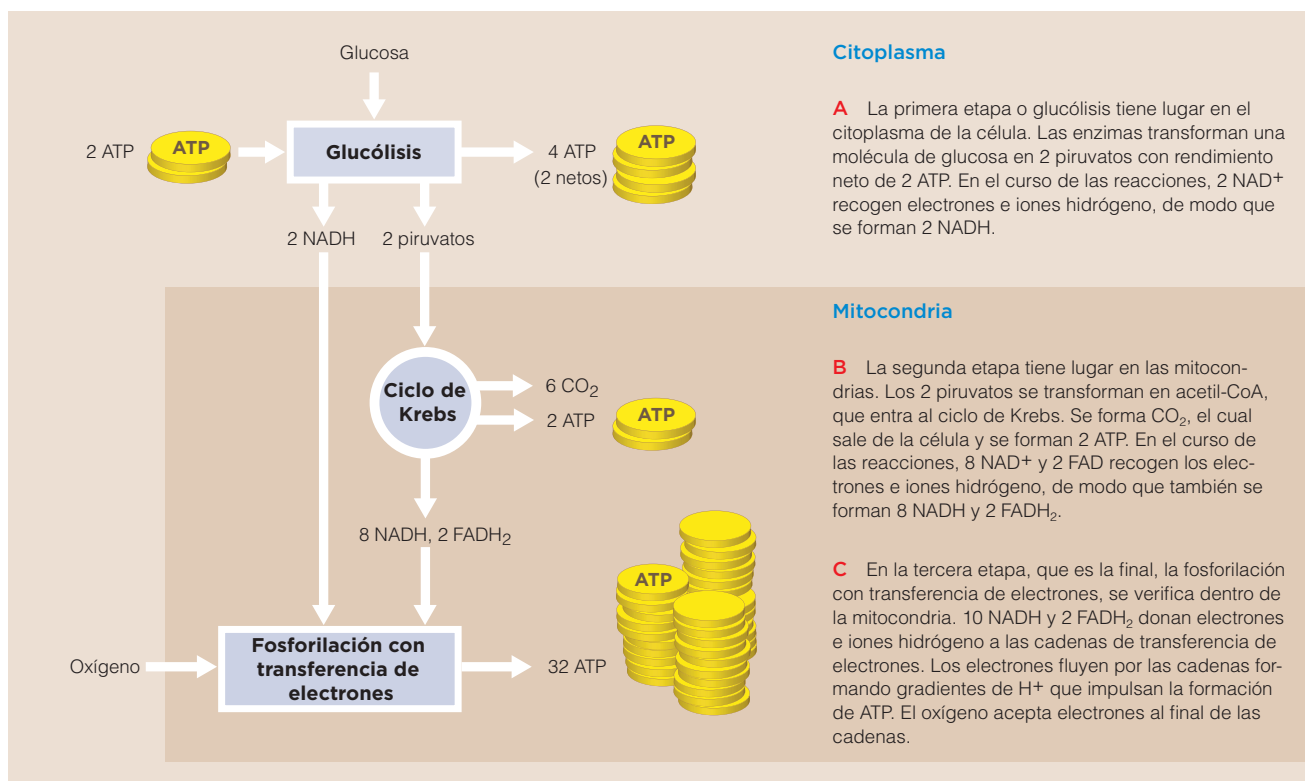


Figura 8.3 Animada Generalidades de la respiración aerobia. Las reacciones se inician en el citoplasma y terminan dentro de la mitocondria. Las entradas y salidas a la vía se resumen a la derecha. **Investiga:** ¿Cuál es el rendimiento de ATP de la respiración aerobia?

Respuesta: 38 - 2 = 36 ATP por glucosa.



Generalidades de la respiración aerobia

En la siguiente ecuación se resume la respiración aerobia:



Esta ecuación muestra únicamente las sustancias al comienzo y al final de la vía, pero no las que se forman en las tres etapas intermedias (figura 8.3). En la primera etapa o glucólisis, la glucosa se transforma en piruvato. En la segunda etapa el piruvato se transforma en acetil-CoA, que entra al ciclo. El dióxido de carbono formado en las reacciones de la segunda etapa sale de la célula.

Los electrones e iones hidrógeno liberados por las reacciones de las dos primeras etapas son recogidos por las dos coenzimas, NAD⁺ (dinucleótido de nicotinamida adenina) y FAD (dinucleótido de flavina adenina). Cuando estas dos coenzimas reciben electrones e hidrógeno, se reducen (sección 6.4), y se denominan NADH y FADH₂.

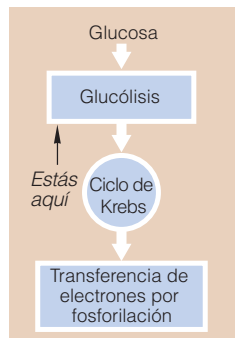
Se forman pocos ATP durante las dos primeras etapas. La formación más importante tiene lugar en la tercera etapa, cuando las coenzimas ceden sus electrones e hidrógeno a las cadenas de transferencia de electrones: los mecanismos para la fosforilación con transferencia de electrones. El funcionamiento de las cadenas de transferencia da lugar a gradientes de iones hidrógeno (H⁺) que impulsan la formación de ATP. El oxígeno de la mitocondria acepta electrones y H⁺ al final de las cadenas de transferencia, de modo que se forma agua.

Para repasar en casa

¿Cómo tienen acceso las células a la energía química de los carbohidratos?

- La mayoría de las células transforman la energía química de los carbohidratos en energía química del ATP por las vías de respiración aerobia y fermentación, las cuales se inician en el citoplasma con la glucólisis.
- Las vías de fermentación terminan en el citoplasma, y no empleando oxígeno. Su rendimiento neto por molécula de glucosa es dos ATP.
- En los eucariontes, la respiración aerobia termina en la mitocondria. En ella se emplea oxígeno y el rendimiento neto por molécula de glucosa es 36 ATP.

- La inversión de energía del ATP se inicia en la glucólisis.
- Conexiones con Hidrólisis 3.2, Glucosa 3.3, Endotérmico 6.2.



La glucólisis es una serie de reacciones que da comienzo a las vías de descomposición de carbohidratos en la mayoría de los tipos de células. Las reacciones, que tienen lugar en el citoplasma, transforman la molécula de glucosa en dos piruvatos para un rendimiento neto de dos ATP y dos NADH. La palabra “glucólisis” (del griego *gluc-*, dulce; y *-lisis*, aflojamiento) se refiere a la liberación química de los azúcares.

Diferentes azúcares pueden entrar a la glucólisis, pero para mayor claridad nos concentraremos en la glucosa.

La glucólisis se inicia cuando una molécula de glucosa entra a la célula a través de una proteína de transporte de membrana (sección 5.2). La célula invierte dos ATP en las reacciones endotérmicas que dan comienzo a la vía (sección 6.2). En la primera reacción, la enzima transfiere un grupo fosfato del ATP a la glucosa, formando así la glucosa-6-fosfato (figura 8.4a).

A diferencia de la glucosa, la glucosa-6-fosfato no pasa por los transportadores de glucosa de la membrana plasmática, de modo que queda atrapada dentro de la célula. Casi toda la glucosa que entra a la célula se transforma de inmediato en glucosa-6-fosfato. Esta fosforilación mantiene la concentración de glucosa en el citoplasma más baja que en el líquido fuera de la célula, y gracias a ese gradiente a través de la membrana plasmática, la célula capta aún más glucosa.

La glucólisis continúa cuando la glucosa-6-fosfato acepta un grupo fosfato de otro ATP y se divide en dos (figura 8.4b). PGAL es una abreviación para los dos intermediarios de tres carbonos resultantes.

Las enzimas añaden un fosfato a cada PGAL, formando dos moléculas de PGA (figura 8.4c). En esta reacción, dos electrones y un ion hidrógeno son transferidos de cada PGAL a NAD^+ , de modo que se forman dos NADH. Estas coenzimas reducidas ceden su carga de electrones e iones hidrógeno en las reacciones que siguen a la glucólisis.

Se transfiere un grupo fosfato de cada PGA al ADP, de modo que se forman dos ATP (figura 8.4d). Otros dos ATP se forman cuando se transfiere un fosfato de otro par de intermediarios a dos ADP (figura 8.4e). Ambas reacciones son **fosforilaciones a nivel sustrato**: transferencias directas de un grupo fosfato de un sustrato al ADP.

Recuerda que se invierten dos ATP para iniciar las reacciones de la glucólisis. Se forma un total de cuatro ATP, de modo que el rendimiento *neto* son dos ATP por molécula de glucosa que entra a la glucólisis (figura 8.4f).

La glucólisis termina con la formación de dos moléculas de piruvato con tres carbonos. Estos productos ahora pueden entrar a las reacciones de la segunda etapa de la respiración aerobia o fermentación.

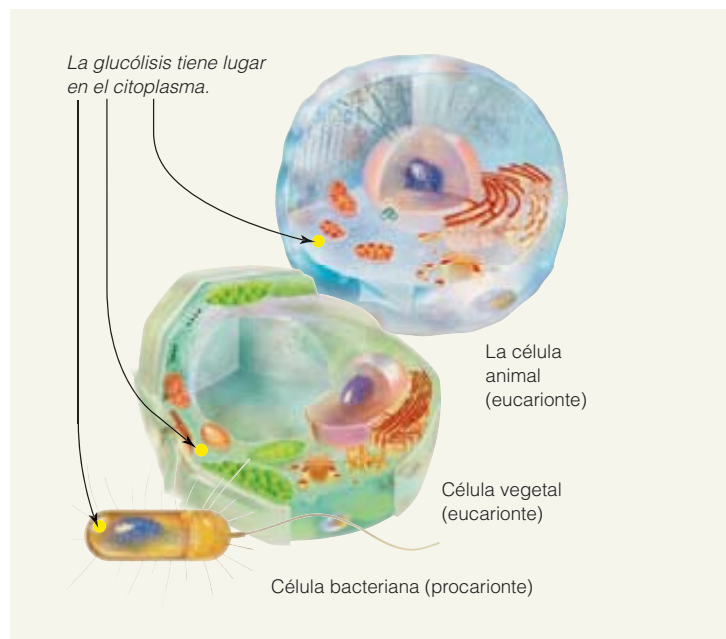


Figura 8.4 Animada La glucólisis. Ésta es la primera etapa de la descomposición de carbohidratos y se inicia y termina en el citoplasma de las células procariontes y eucariontes.

La glucosa (*derecha*) es el reactivo en el ejemplo que se muestra en la página opuesta. Daremos seguimiento a sus seis átomos de carbono (*círculos negros*). En el apéndice VI se muestran las estructuras completas de intermediarios y productos.



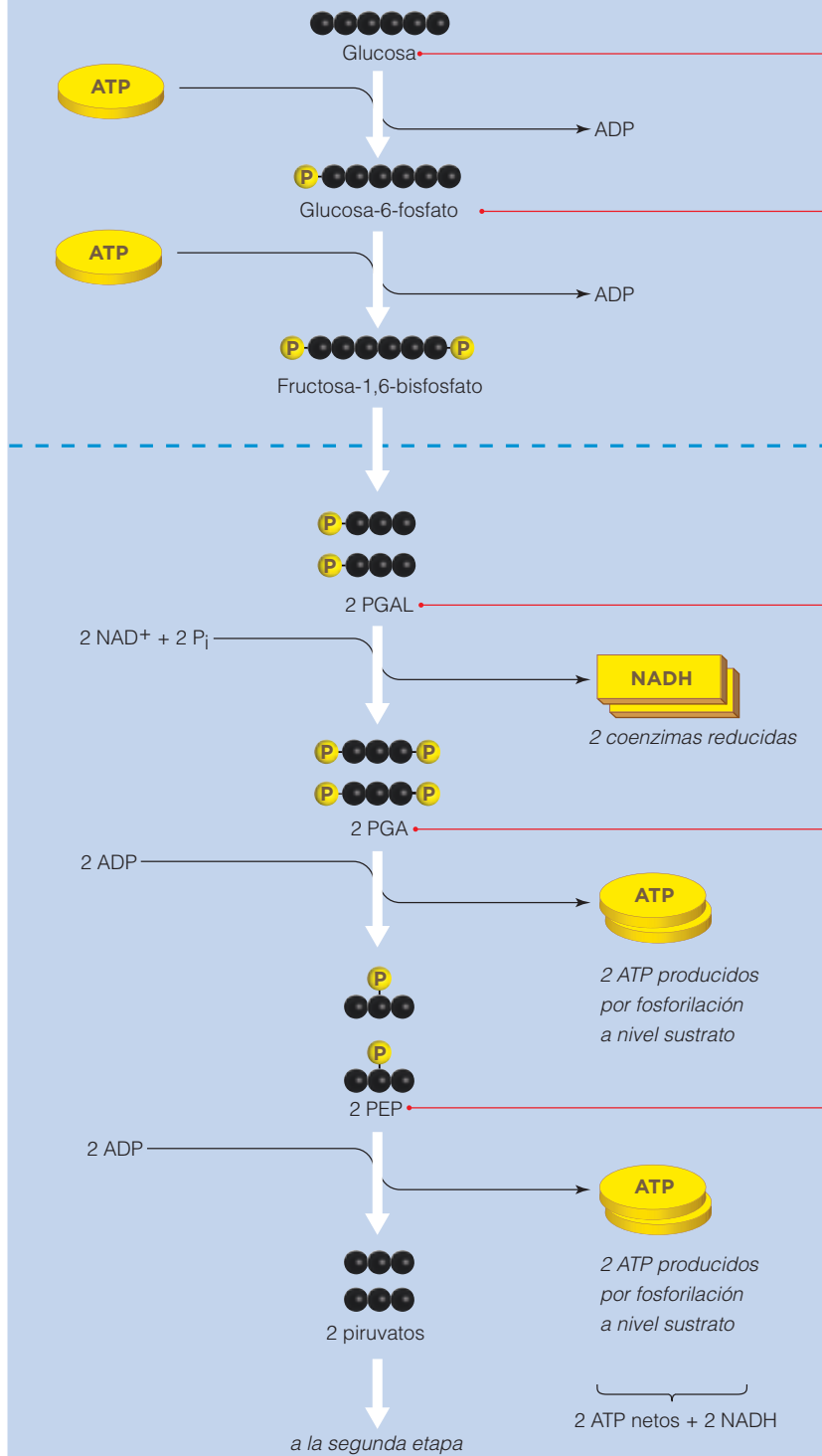
Las células invierten dos ATP para iniciar la glucólisis, de modo que el rendimiento *neto* de energía por una molécula de glucosa son dos ATP. También se forman dos NADH y el producto final son dos moléculas de piruvato (*arriba*).

Para repasar en casa

¿Qué es la glucólisis?

- La glucólisis es la primera etapa de la descomposición de carbohidratos en la respiración aerobia y la fermentación.
- En la glucólisis, una molécula de glucosa se transforma en dos moléculas de piruvato, con un rendimiento neto de energía de dos ATP. También se forman dos NADH. Las reacciones tienen lugar en el citoplasma.

Glucólisis



Pasos que requieren ATP

A Una enzima transfiere a un grupo fosfato del ATP a la glucosa, formando glucosa-6-fosfato.

B Un grupo fosfato de un segundo ATP se transfiere a la glucosa-6-fosfato y la molécula resultante es inestable, por lo que se divide en dos moléculas de tres átomos de carbono, las cuales son interconvertibles, de modo que las llamaremos PGAL (fosfogliceraldehído).

Hasta el momento se han invertido dos ATP en las reacciones.

Pasos que generan ATP

C Las enzimas unen un fosfato a los dos PGAL, y transfieren dos electrones y un ion hidrógeno de cada PGAL al NAD⁺. El resultado son dos PGA (fosfogliceratos) y dos NADH.

D Dos enzimas transfieren un grupo fosfato de cada PGA al ADP. De este modo, se forman dos ATP por fosforilación a nivel sustrato.

La inversión original de energía de dos ATP se ha recuperado.

E Las enzimas transfieren un grupo fosfato de cada uno de los dos intermediarios al ADP. Así se forman dos ATP más por fosforilación a nivel sustrato.

En ese último paso de la reacción se forman dos moléculas de piruvato.

F Para resumir, la glucólisis produce dos NADH, dos ATP (netos), y dos piruvatos por cada molécula de glucosa.

Dependiendo del tipo de célula y de las condiciones del entorno, el piruvato puede entrar a la segunda etapa de la respiración aerobia, o bien emplearse de otras maneras, como en la fermentación.

- La segunda etapa de la respiración aerobia termina la descomposición de la glucosa iniciada en la glucólisis.
- Conexiones con Mitocondria 4.11, Metabolismo 6.4.

La segunda etapa de la respiración aerobia tiene lugar dentro de la mitocondria, e incluye dos conjuntos de reacciones: la formación de acetil-CoA y el **ciclo de Krebs**, para descomposición del piruvato producido en la glucólisis (figura 8.5). Todos los átomos de carbono que anteriormente eran parte de la glucosa terminan como CO_2 , que sale de la célula. Sólo se forman dos ATP. La gran recompensa es la formación de muchas coenzimas reducidas que impulsan la tercera etapa de la respiración aerobia, que es la final.

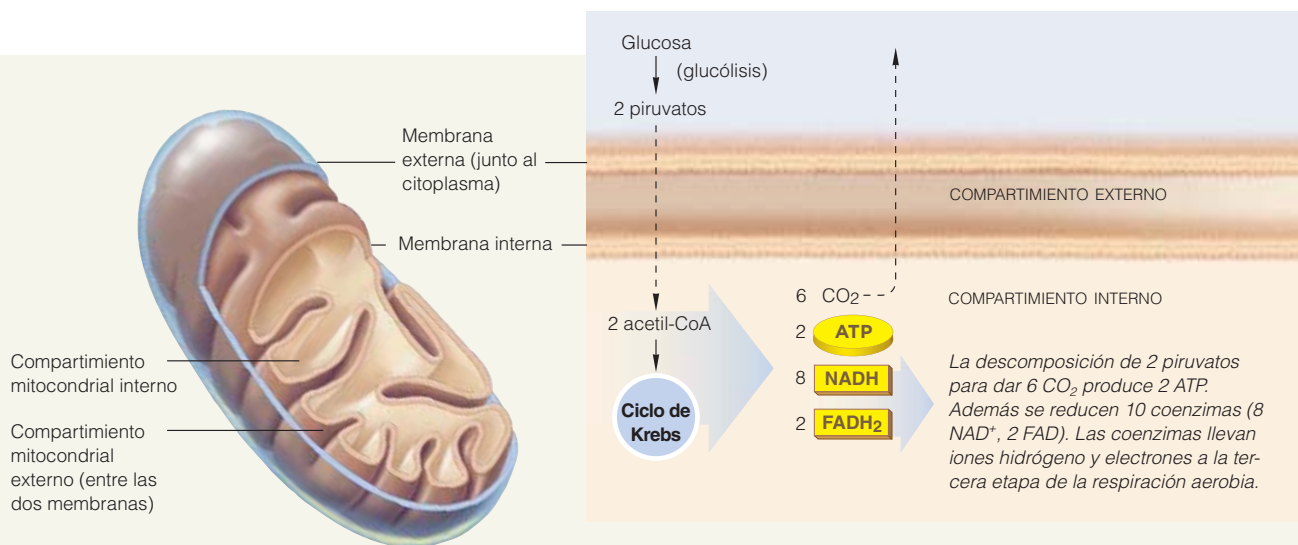
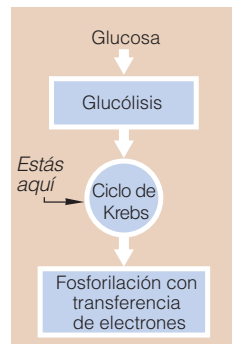
Formación de acetil-CoA

Las reacciones de la segunda etapa se inician cuando dos piruvatos formados por la glucólisis entran al compartimiento interno de la mitocondria. Una enzima divide cada piruvato de tres carbonos en una molécula de CO_2 y un grupo acetilo de dos carbonos (figura 8.6a). El CO_2 por difusión de la célula y el grupo acetilo se combina con la coenzima A (se abrevia CoA), para formar acetil-CoA. Los electrones y los iones hidrógeno liberados en la reacción se combinan con la coenzima NAD^+ formando NADH.

El ciclo de Krebs

En el ciclo de Krebs se descompone la acetil-CoA para dar CO_2 . Este ciclo no es un objeto físico, como una rueda; es una vía, es decir, una secuencia de reacciones mediadas enzimáticamente. Se le llama ciclo porque la última reacción de la secuencia regenera el sustrato de la primera (sección 6.4). En el ciclo de Krebs, el sustrato de la primera reacción (que es el producto de la última) es un oxaloacetato de cuatro carbonos.

Emplea la figura 8.6 para seguir lo que ocurre durante cada una de las reacciones del ciclo de Krebs. Primero, los dos átomos de carbono del acetil-CoA se transfieren al oxaloacetato de cuatro carbonos, formando citrato, el cual es una forma de ácido cítrico (figura 8.6b). El ciclo de Krebs también se llama ciclo del ácido cítrico por este primer intermediario. En las reacciones posteriores, se forman dos CO_2 que salen de la célula; dos NAD^+ aceptan iones hidrógeno y electrones, de modo que se forman dos NADH (figura 8.6c,d); el ATP se forma por fosforilación a nivel sustrato (figura 8.6e); y FAD y otro NAD^+ aceptan iones hidrógeno y electrones (figura 8.6f,g). En los pasos finales de la vía, se regenera el oxaloacetato (figura 8.6h).



A El interior de la mitocondria está dividido en dos compartimientos gracias a una membrana externa. La segunda y tercera etapa de la respiración aerobia tienen lugar en esta membrana.

B La segunda etapa se inicia después de que las proteínas de membrana transportan piruvato del citoplasma al compartimiento interno. Seis átomos de carbono entran a estas reacciones (en dos moléculas de piruvato) y seis salen (en seis CO_2). Se forman dos ATP y se reducen diez coenzimas.

Figura 8.5 Animada Detalles de la respiración aerobia dentro de la mitocondria.

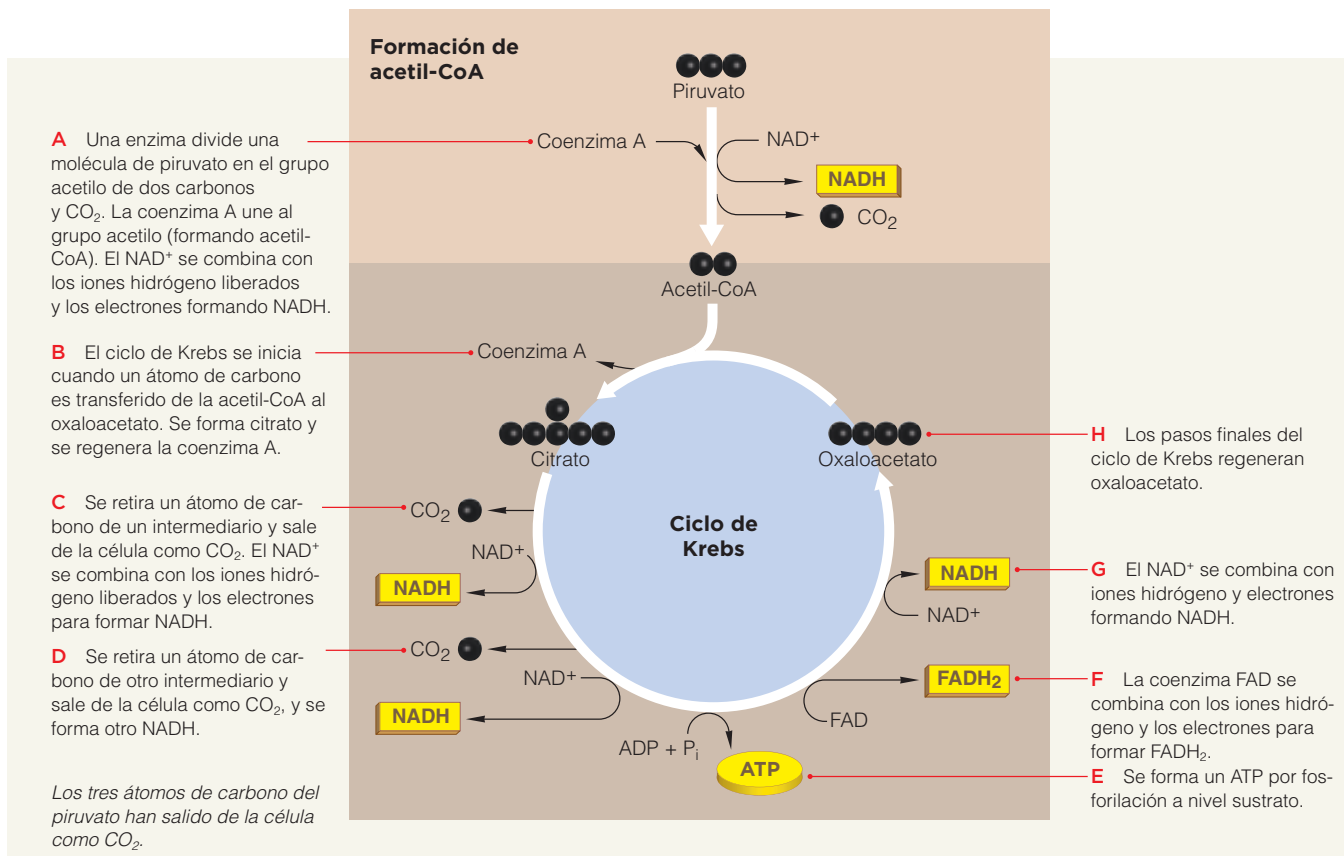


Figura 8.6 Animada Segunda etapa de la respiración aerobia: formación de acetil-CoA y el ciclo de Krebs. En un conjunto de reacciones de la segunda etapa se transforma un piruvato en tres CO_2 rindiendo un ATP, cuatro NADH y un FADH_2 (*derecha*). Las reacciones tienen lugar en el compartimiento interno de la mitocondria. Para simplicidad, no se muestran muchos de los intermediarios de la vía. Las reacciones detalladas se incluyen en el Apéndice VI.

Piruvato
ADP + P_i
 NAD^+
FAD

Formación de acetil-CoA
y el ciclo de Krebs

CO_2
ATP
 NADH
 FADH_2

Recuerda que en la glucólisis, una molécula de glucosa se convierte en dos piruvatos, los cuales se transforman en dos acetil-CoA al entrar al compartimiento interno de la mitocondria. En este sitio, la reacción hace la segunda etapa, transforma las dos moléculas de acetil-CoA en seis CO_2 . En este punto de la respiración aerobia, una molécula de glucosa se ha descompuesto en su totalidad: han salido de las células seis átomos de carbono como seis CO_2 . Se han formado dos ATP, que se suman al pequeño rendimiento neto de la glucólisis. Sin embargo, seis NAD^+ se redujeron a seis NADH y dos FAD se redujeron a dos FADH_2 .

¿Qué es tan importante acerca de las coenzimas reducidas? Una molécula se reduce al recibir electrones (sección 6.4). Los electrones llevan energía que puede ser empleada para impulsar reacciones endotérmicas. En este caso, los electrones recogidos por las coenzimas durante las dos primeras etapas de la respiración aerobia llevan energía que impulsa las reacciones de la tercera etapa.

En total, se forman dos ATP y diez coenzimas (ocho NAD^+ y dos FAD) se reducen durante la formación de

acetil-CoA y el ciclo de Krebs (la segunda etapa de la respiración aerobia). Al sumar los dos NAD^+ reducidos en la glucólisis, se ve que la descomposición completa de cada molécula de glucosa produce un gran potencial. Doce coenzimas reducidas aportarán electrones (y la energía que llevan consigo) a la tercera etapa de la respiración aerobia.

Para repasar en casa

¿Qué ocurre en la segunda etapa de la respiración aerobia?

- La segunda etapa de la respiración aerobia incluye la formación de acetil-CoA y el ciclo de Krebs. Las reacciones tienen lugar en el compartimiento interno de la mitocondria.
- El piruvato formado en la glucólisis se transforma en acetil-CoA y dióxido de carbono. La acetil-CoA entra al ciclo de Krebs, en donde se descompone hasta CO_2 .
- Por cada dos piruvatos descompuestos en las reacciones de la segunda etapa se forman dos ATP y se reducen diez coenzimas (ocho NAD^+ y dos FAD).

8.4

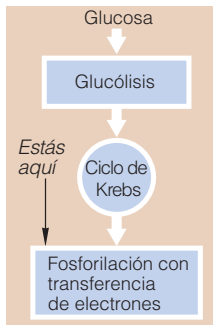
El gran rendimiento energético de la respiración aerobia

- Se forma gran cantidad de ATP durante la tercera etapa de la respiración aerobia, que es la final.
- Conexiones con Membranas celulares 5.1, Proteínas de membrana 5.2, Cadenas de transferencia de electrones 6.4.

Fosforilación con transferencia de electrones

La tercera etapa de la respiración aerobia, la **fosforilación con transferencia de electrones**, también tiene lugar dentro de la mitocondria. Su nombre se refiere al flujo de electrones a través de las cadenas de transferencia de electrones de la mitocondria dando como resultado en último término, la unión de fosfato al ADP para formar ATP.

La tercera etapa se inicia con las coenzimas NADH y FADH_2 , que se redujeron en las dos primeras etapas de la respiración aerobia. Estas coenzimas donan su carga de electrones e iones hidrógeno a las cadenas de transferencia de electrones embebidos en la membrana mitocondrial interna (figura 8.7a). Como los electrones pasan por las cadenas, ceden energía poco a poco (sección 6.4). Algunas moléculas de las cadenas de transferencia utilizan la energía para transportar activamente iones hidrógeno del compartimiento mitocondrial interno al externo. Los iones se acumulan en el compartimiento externo, de modo que se forma un gradiente de concentración de H^+ a través de la membrana mitocondrial interna (figura 8.7b).



Este gradiente atrae iones hidrógeno de regreso hacia el compartimiento interno de la mitocondria. Sin embargo, los iones hidrógeno no pueden difundirse a través de la bicapa de lípidos sin ayuda. Los iones pueden atravesar la membrana mitocondrial interna únicamente fluyendo a través del interior de las ATP sintasas (sección 5.2 y figura 8.7d). El flujo provoca que estas proteínas de transporte de membrana unan grupos fosfato al ADP, formando ATP.

Al final de las cadenas de transferencia de electrones en la mitocondria, el oxígeno acepta electrones y se combina con H^+ , formando agua (figura 8.7c). La respiración aerobia, que significa literalmente “tomar una inhalación de aire” se refiere al oxígeno como aceptor final de electrones de la vía.

Resumen de la cosecha de energía

En la tercera etapa de la respiración aerobia se forman de manera típica 32 ATP. Si le sumamos cuatro ATP de la primera y la segunda etapa, el rendimiento total de la descomposición de una molécula de glucosa son 36 ATP (figura 8.8).

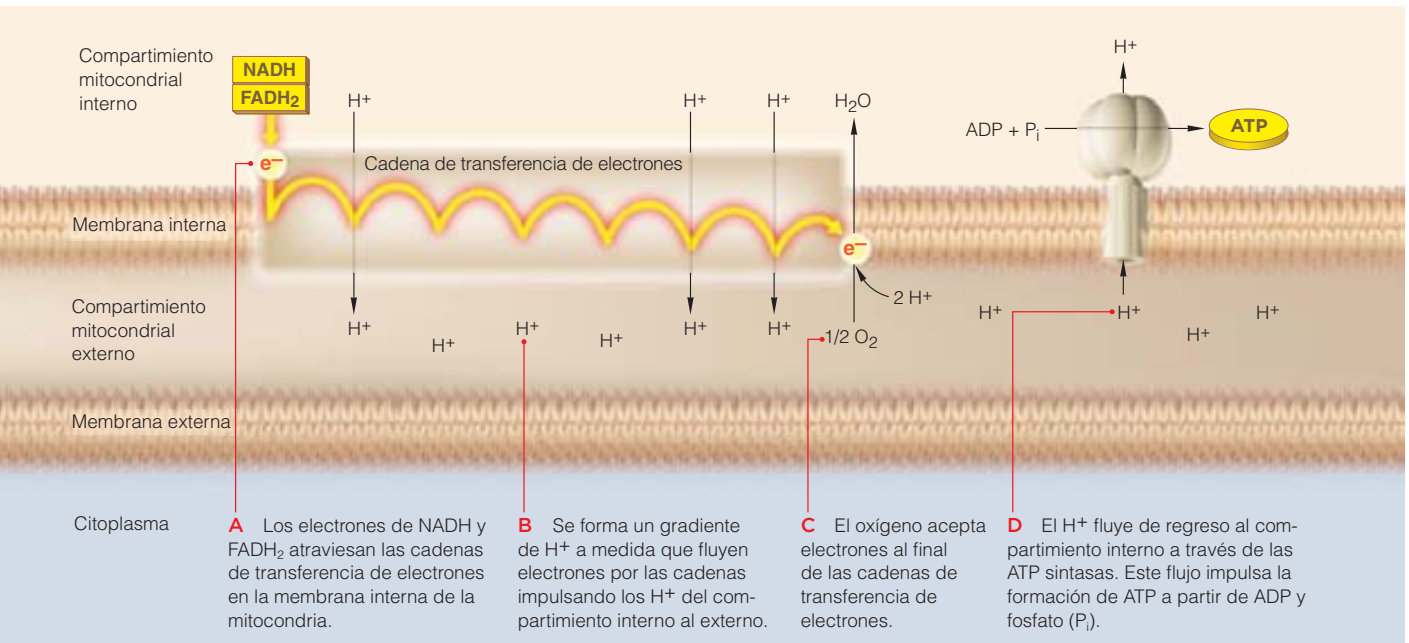


Figura 8.7 Fosforilación con transferencia de electrones, tercera etapa de la respiración aerobia y etapa final.

A Primera etapa: la glucosa se transforma en 2 moléculas de piruvato; se forman 2 NADH y 4 ATP. Las reacciones se inician con inversión energética de dos ATP, de modo que el rendimiento neto son 2 ATP.

B Segunda etapa: 10 coenzimas más aceptan electrones e iones hidrógeno durante las reacciones de la segunda etapa. Los seis carbonos de la glucosa salen de la célula (en forma de 6 CO_2), y se forman 2 ATP.

C Las coenzimas donan electrones e iones hidrógeno a las cadenas de transferencia de electrones. La energía que pierden los electrones al fluir por las cadenas se emplea para desplazar H^+ a través de la membrana. El gradiente resultante ocasiona que el H^+ fluya a través de las ATP sintasas, impulsando la síntesis de ATP.

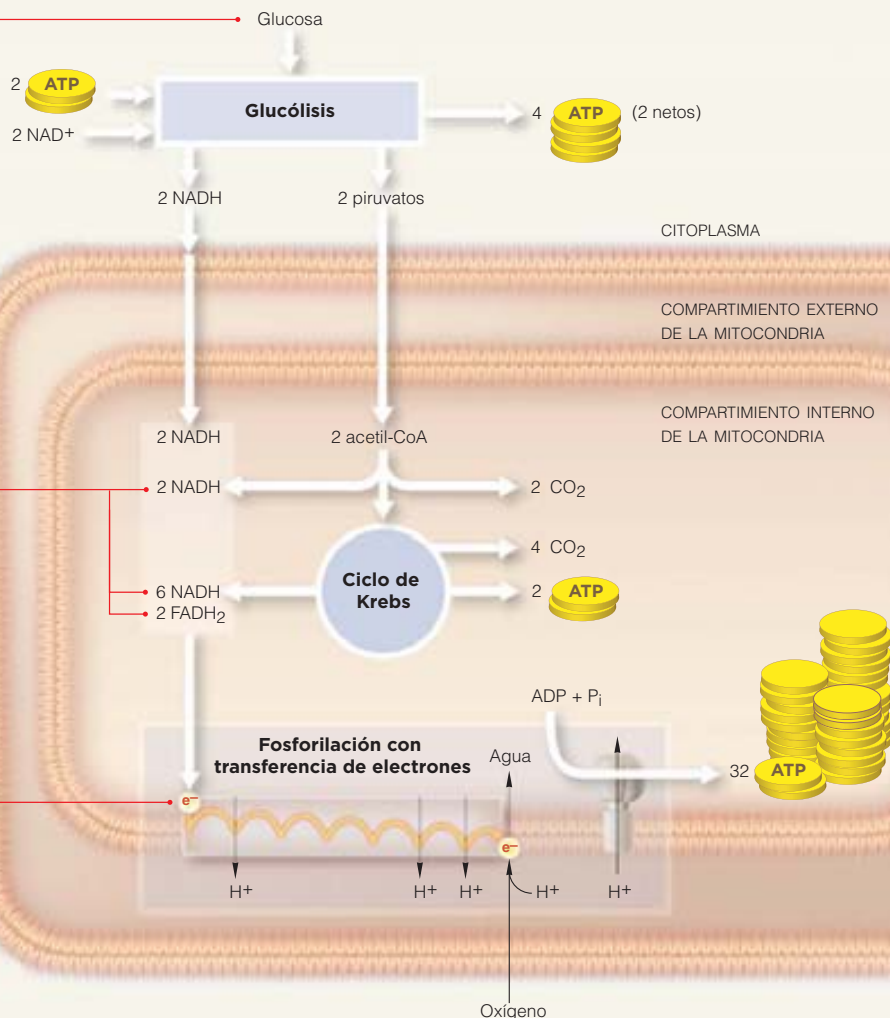


Figura 8.8 Animada Resumen de los pasos de la respiración aerobia. El rendimiento típico total de la respiración aerobia son 36 ATP por molécula de glucosa.

Muchos factores afectan el rendimiento de la respiración aerobia. Por ejemplo, los dos NADH de la glucólisis no pueden atravesar la membrana mitocondrial; transfieren electrones e iones hidrógeno a las moléculas que pueden hacerlo. Tras atravesar las membranas, las moléculas intermediarias transfieren los electrones a NAD^+ o FAD en el compartimento interno. Este mecanismo de transporte, que difiere de una a otra célula, influye en el rendimiento de ATP: En las células del cerebro y el músculo esquelético, el rendimiento es de 38 ATP. En las células de hígado, corazón y riñón, el rendimiento es treinta y seis.

Recuerda que algo de energía se disipa con cada transferencia (sección 6.1). Aunque la respiración aerobia es un método muy eficaz para recuperar energía de los carbohidratos, cerca del 60% de la energía cosechada en esta vía se dispersa como calor metabólico.

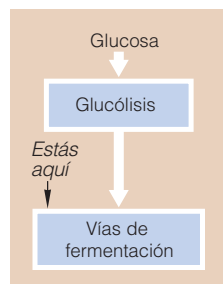
Para repasar en casa

¿Cuál es la tercera etapa de la respiración aerobia?

- En la tercera etapa de la respiración aerobia, la fosforilación con transferencia de electrones, la energía liberada por los electrones que fluyen por las cadenas de transferencia electrónica es capturada en último término cuando se une el fosfato al ADP.
- Las reacciones se inician cuando las coenzimas aportan electrones e iones hidrógeno a las cadenas de transferencia electrónica en la membrana mitocondrial interna.
- La energía liberada por los electrones al pasar por las cadenas de transferencia electrónica bombea iones hidrógeno del compartimento mitocondrial interno al externo, formando así un gradiente de H^+ .
- El gradiente impulsa el flujo de H^+ a través de las ATP sintasas, dando como resultado formación de ATP. El rendimiento neto típico de la respiración aerobia son 36 ATP por molécula de glucosa.

■ Las vías de fermentación descomponen carbohidratos sin utilizar oxígeno. Los pasos finales de estas vías regeneran NAD^+ pero no producen ATP.

Vías de fermentación



Las bacterias y los protistas unicelulares que habitan en los sedimentos marinos, el intestino de los animales, los alimentos enlatados inadecuadamente, los estanques para tratamiento de agua, las profundidades del lodo y otros hábitats anaerobios son fermentadores. Algunos de ellos, incluyendo las bacterias que ocasionan el botulismo, no toleran

las condiciones aerobias. Mueren al quedar expuestos al oxígeno. Otros, como los hongos unicelulares llamados levaduras, pueden cambiar entre los modos de fermentación y respiración aerobia. Las células de los músculos de los animales pueden usar tanto la fermentación como la respiración aerobia.

La glucólisis es la etapa final de la fermentación, del mismo modo que la respiración aerobia (figura 8.4). De nuevo, dos piruvatos, dos NADH y dos ATP se forman en la glucólisis. En las últimas etapas de la fermentación, el

piruvato se transforma en otras moléculas, pero no se descompone en su totalidad en dióxido de carbono y agua. No fluyen electrones por cadenas de transferencia, de modo que no se forma más ATP. Los pasos finales de la fermentación sólo regeneran NAD^+ . La regeneración de esta coenzima permite que la glucólisis y el bajo rendimiento de ATP continúen realizándose.

La fermentación produce suficiente energía para el mantenimiento de muchas especies anaerobias unicelulares. También ayuda a que algunas especies aerobias produzcan ATP en condiciones anaerobias.

Fermentación alcohólica El piruvato se transforma en alcohol etílico o etanol en la **fermentación alcohólica** (figuras 8.9a y 8.10). Primero, el piruvato de tres átomos de carbono se divide en el acetaldehído de dos átomos de carbono y CO_2 . A continuación se transfieren electrones e hidrógeno de NADH al acetaldehído para formar NAD^+ y etanol.

En panadería se mezcla una especie de levadura, *Saccharomyces cerevisiae*, con la masa. Estas células descomponen los carbohidratos en la masa, liberando CO_2 por fermentación alcohólica. La masa se expande (aumenta), pues el CO_2 forma burbujas en ella. Algunas cepas silvestres o cultivadas de *Saccharomyces* se emplean para producir vino. Las uvas aplastadas se dejan en cubos junto con abundantes poblaciones de células de levadura, que transforman los azúcares del jugo de uva a etanol.

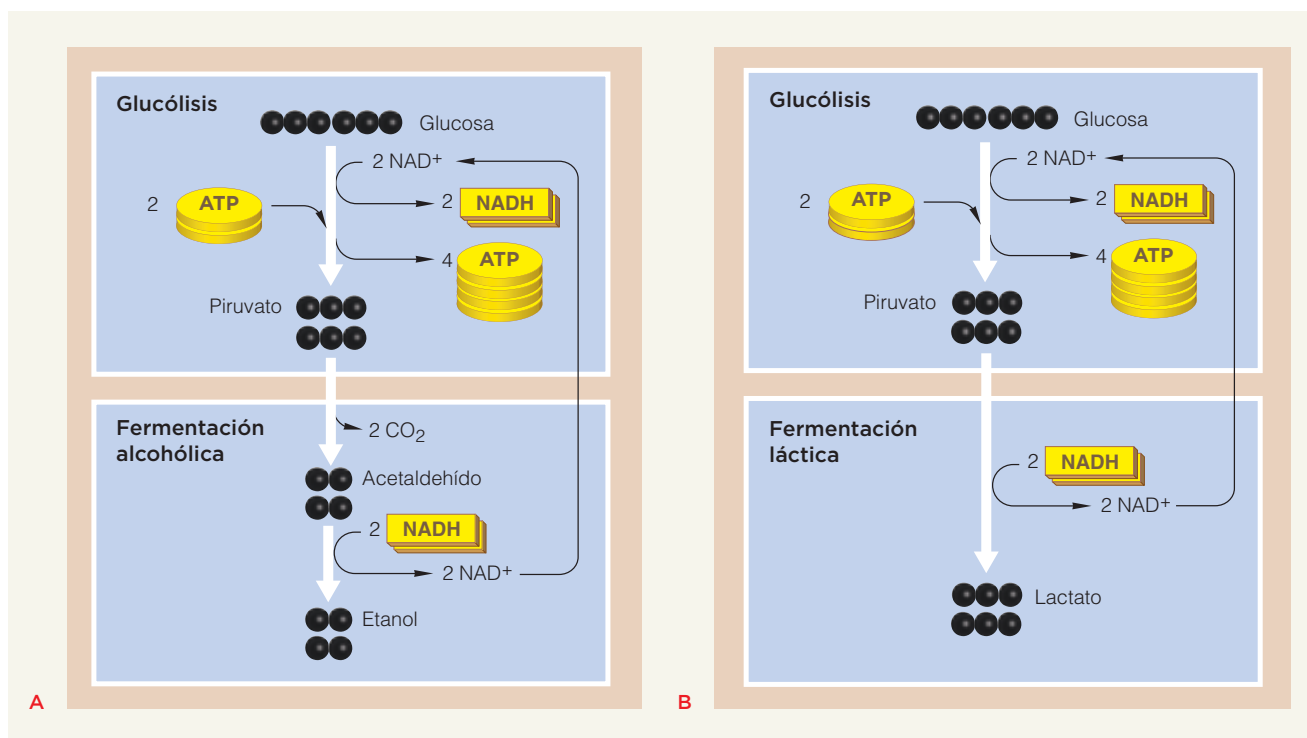


Figura 8.9 Animada (a) Fermentación alcohólica. (b) Fermentación láctica. En ambas vías, no se produce ATP en los pasos finales. Se regenera NAD^+ . El rendimiento neto son dos ATP por molécula de glucosa (de la glucólisis).

8.6

Los calambres musculares



Figura 8.10 Animada Fermentación alcohólica en acción. (a) Un viticultor examina el producto de fermentación de *Saccharomyces*. (b) Cubeta comercial que contiene levaduras y masa que aumenta con ayuda de ella. (c) Microfotografía obtenida con microscopio electrónico de escaneo de las células de levadura.

Fermentación láctica En la **fermentación láctica**, los electrones e iones hidrógeno son transferidos del NADH directamente al piruvato. En esta reacción, el piruvato se convierte en lactado de tres átomos de carbono (ácido láctico) y también se convierte NADH a NAD^+ (figura 8.9b).

Algunos fermentadores lácticos descomponen alimentos (sección 21.6), aunque otros los conservan. Por ejemplo, se emplea *Lactobacillus acidophilus*, que digiere la lactosa de la leche, para fermentar productos lácteos como jocoque, queso y yogurt. Otras especies de levadura se emplean para fermentar y preservar pepinillos, cecina, sauerkraut y kimchi.

Para repasar en casa

¿Qué es la fermentación?

- El ATP puede formarse por descomposición de carbohidratos en las vías de fermentación, que son anaerobias.
- El producto final de la fermentación de lactato es el ácido láctico. El producto final de la fermentación alcohólica es el etanol.
- En ambas vías hay un rendimiento neto de dos ATP por molécula de glucosa. El ATP se forma durante la glucólisis.
- En las reacciones de fermentación se regenera la enzima NAD^+ , sin la cual la glucólisis (y la producción de ATP) se detendría.

■ Tanto la fermentación de ácido láctico como la respiración aerobia dan como resultado ATP, el cual es empleado por los músculos que mueven los huesos.

■ Conexiones con Hemoglobina 3.6, Pigmentos 7.1.

El músculo esquelético que mueve los huesos consta de células fusionadas en forma de fibras largas. Estas fibras difieren en la manera de fabricar ATP.

Las fibras musculares que se contraen lentamente tienen muchas mitocondrias y producen ATP por respiración aerobia. Se usan predominantemente en actividades prolongadas, como la carrera larga. Las fibras de contracción lenta son rojas porque tienen abundancia de mioglobina, pigmento relacionado con la hemoglobina. La mioglobina almacena oxígeno en el tejido muscular.

Las fibras musculares de contracción rápida tienen pocas mitocondrias, carecen de mioglobina y son pálidas. El ATP que sintetizan por fermentación de lactato les permite sólo periodos cortos de actividad, como carrera corta o levantamiento de pesas (figura 8.11). Por esta vía se fabrica ATP con rapidez pero no de manera prolongada, por lo que no puede ser la vía de soporte para actividades sostenidas. Ése es un motivo por el cual los pollos no pueden volar lejos. Los músculos para vuelo del pollo son principalmente fibras de contracción rápida y constituyen la carne “blanca” de la pechuga. Los pollos vuelan sólo trechos cortos para escapar de sus depredadores. El pollo prefiere caminar o correr en vez de volar, ya que los músculos de sus piernas son principalmente de contracción lenta y son de “carne oscura”.

¿Esperarías encontrar músculos claros u oscuros en la pechuga de un pato migratorio? ¿Y de un avestruz? ¿Y de un albatro que puede volar sobre la superficie del océano durante meses?

La mayoría de los músculos humanos presenta una mezcla de fibras de contracción rápida y acción lenta, pero las proporciones varían entre músculos y entre individuos. Los grandes corredores de distancias cortas suelen tener más fibras de contracción rápida mientras que los grandes corredores de maratón tienden a presentar más fibras de contracción lenta. En la sección 33.5 examinaremos de manera más cercana las vías para liberación de energía del músculo esquelético.

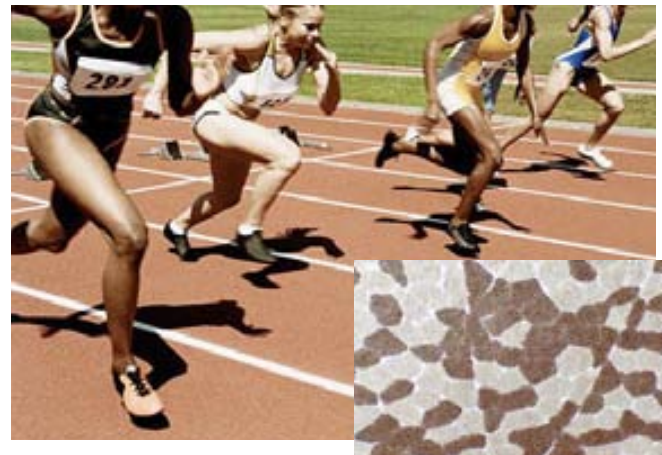


Figura 8.11 Corredores de carrera corta y fermentación del ácido láctico. La microfotografía es un corte transversal de músculo de muslo humano y revela dos tipos de fibras. Las de color claro mantienen periodos de velocidad intensos y breves y sintetizan ATP por fermentación láctica. Las fibras oscuras contribuyen a periodos largos de actividad y sintetizan ATP por respiración aerobia. Tienen apariencia más oscura porque el tejido fue teñido para determinar la presencia de ATP sintasa.

■ En las vías donde se descomponen moléculas distintas de los carbohidratos también sirven para mantener vivos a los organismos.

■ Conexiones con Metabolismo 3.2, Carbohidratos 3.3, Lípidos 3.4, Proteínas 3.5, Kilocalorías 6.2.

El destino de la glucosa al ingerir alimentos y entre comidas

Cuando una persona (y cualquier mamífero) come, se absorbe glucosa y otros productos de descomposición de los alimentos a través del recubrimiento intestinal, y la sangre transporta estas pequeñas moléculas orgánicas a todo el cuerpo. La concentración de glucosa en el torrente sanguíneo se eleva, y en respuesta el páncreas (un órgano) aumenta la tasa de secreción de insulina. Dicho aumento provoca que las células capten glucosa más rápido. Las células transforman la glucosa a glucosa-6-fosfato, que es intermediaria de la glucólisis (figura 8.4).

Cuando una célula capta mucha glucosa, los mecanismos para formación de ATP comienzan a funcionar. A menos que el ATP se emplee rápidamente, su concentración en el citoplasma aumentará. La elevada concentración de ATP ocasiona que la glucosa-6-fosfato deje de entrar a la glucólisis y en vez de ello entre a una vía de biosíntesis formando glucógeno, que es un polisacárido (sección 3.3). Las células de hígado y músculo favorecen en especial la conversión de glucosa a glucógeno, y estas células mantienen las reservas más grandes de glucógeno del cuerpo.

¿Qué ocurre cuando uno consume demasiados carbohidratos? Cuando el nivel sanguíneo de glucosa es demasiado alto, la acetil-CoA es desviada del ciclo de Krebs hacia una vía para fabricación de ácidos grasos. Por este motivo, el exceso de carbohidratos de la dieta da lugar a grasa (tabla 8.1).

Entre comidas, el nivel sanguíneo de glucosa se reduce. Si no se contrarresta esta reducción, que sería muy mala para el cerebro, la glucosa del cuerpo desciende. En cualquier momento el cerebro capta más de las dos terceras partes de glucosa que circula en libertad. ¿Por qué? Excepto en épocas de hambre, las abundantes células nerviosas (neuronas) del cerebro emplean exclusivamente azúcar, y no pueden almacenarlo.

El páncreas responde a los niveles bajos de glucosa en sangre secretando glucagon, hormona que ocasiona que

las células hepáticas transformen el glucógeno almacenado en glucosa. Las células liberan glucosa al torrente sanguíneo, de modo que los niveles de glucosa en sangre aumentan y las células cerebrales pueden continuar su trabajo. De este modo, las hormonas controlan que las células empleen glucosa como fuente de energía inmediatamente o la guarden para más tarde.

El glucógeno constituye alrededor del 1% de reservas energéticas totales de un adulto promedio, que es el equivalente energético aproximadamente dos tazas de pasta cocida. A menos que la persona coma de manera regular, agotará en su totalidad las reservas de glucógeno hepático en menos de 12 horas.



Energía de las grasas

Las reservas energéticas totales de un adulto típico que se alimenta bien, alrededor del 78% (aproximadamente 10,000 kilocalorías) se almacenan como grasa corporal, y el 21% como proteínas.

¿Cómo tiene acceso el cuerpo humano a las reservas de grasa? Recordemos que una molécula de grasa contiene una cabeza de glicerol y una, dos o tres colas de ácido graso (sección 3.4). El cuerpo almacena la mayoría de las grasas como triglicéridos, los cuales tienen tres colas de ácido graso. Los triglicéridos se acumulan en las células grasas del tejido adiposo. Este tejido constituye una reserva energética. Además, aísla y acolchona los glúteos y otras áreas estratégicas del cuerpo.

Cuando los niveles de glucosa en sangre descienden, se emplean triglicéridos como fuente alterna de energía. Las enzimas de las células grasas escinden los enlaces entre el glicerol y los ácidos grasos, y ambos son liberados al torrente sanguíneo. Las enzimas de las células hepáticas transforman el glicerol en PGAL, el cual es intermediario de la glucólisis (figura 8.4). Casi todas las células del cuerpo pueden captar los ácidos grasos. En el interior de las células, las enzimas escinden las cadenas de los ácidos grasos, transformando los fragmentos en acetil-CoA, la cual puede entrar al ciclo de Krebs (figuras 8.6 y 8.12).

En comparación con la descomposición de carbohidratos, la descomposición de ácidos grasos rinde más ATP por átomo de carbono. Entre comidas o durante el ejercicio constante y prolongado, la descomposición de ácidos grasos aporta alrededor de la mitad del ATP que requieren las células de músculo, hígado y riñón.

Energía de las proteínas

Algunas enzimas del aparato digestivo dividen las proteínas de la dieta en las subunidades de aminoácido que las constituyen, los cuales son absorbidos al torrente sanguíneo. Las células emplean aminoácidos para sintetizar proteínas u otras moléculas. No obstante, cuando la persona

Tabla 8.1 Disposición de compuestos orgánicos

Durante comidas	El exceso de glucosa se transforma en glucógeno o grasa.
Entre comidas	El glucógeno se degrada y las subunidades entran a la glucólisis. Las grasas se degradan a ácidos grasos; algunos fragmentos entran a la glucólisis y otros son transformados en acetil-CoA. Las proteínas se degradan a aminoácidos, y los fragmentos son intermediarios para el ciclo de Krebs.

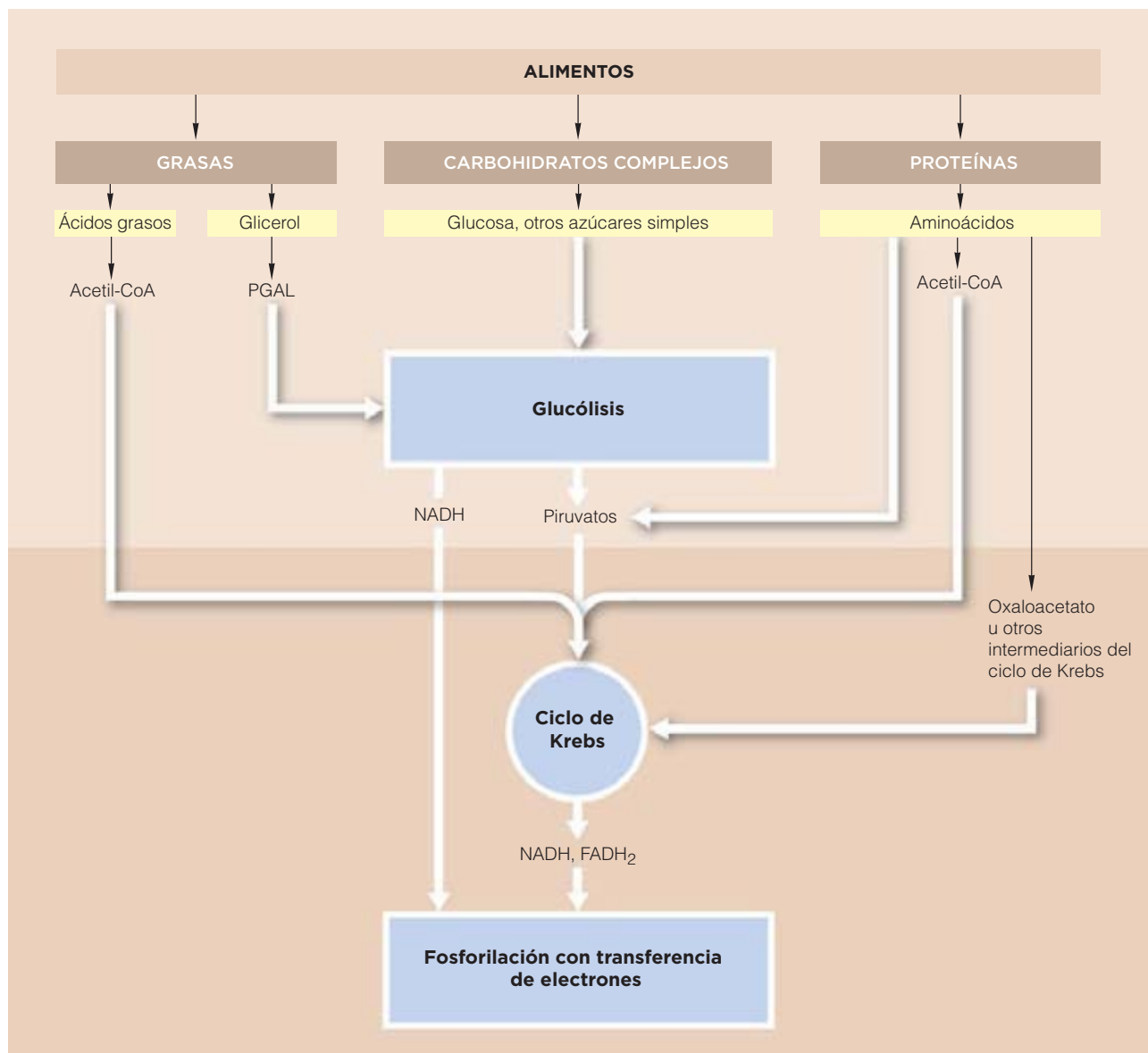


Figura 8.12 Animada Sitios de reacción donde una variedad de compuestos orgánicos entran a la respiración aerobia. Estos compuestos constituyen fuentes alternas de energía para el cuerpo humano.

En los humanos y otros mamíferos, los carbohidratos complejos, las grasas y las proteínas de los alimentos no entran a la vía de la respiración aerobia directamente. Primero, el aparato digestivo y después las células individuales descomponen todas estas moléculas a subunidades más sencillas. Examinaremos más a fondo este tema en el capítulo 40.

consume más proteínas de las que necesita el cuerpo, los aminoácidos se rompen aún más. Se retira su grupo NH_3^+ y se transforma en amoníaco (NH_3). La cadena principal de átomos de carbono se divide, y dependiendo del aminoácido, se forma acetil-CoA, piruvato o un intermediario del ciclo de Krebs. Las células pueden emplear cualquiera de estas moléculas orgánicas para realizar el ciclo de Krebs (figura 8.12).

Mantener y acesar las reservas energéticas es algo bastante complejo. El control de uso de glucosa es importante,

porque es el combustible de elección para el cerebro. Sin embargo, suministrar energía a todas las células del cuerpo se inicia con el tipo y la cantidad de alimento que comes.

Para repasar en casa

¿Cómo se metabolizan las moléculas distintas de la glucosa?

■ En humanos y otros mamíferos, la entrada de glucosa y otros compuestos orgánicos son una vía de liberación de energía, dependiendo del tipo y las proporciones de carbohidratos, grasas y proteínas de la dieta.

■ El suministro de energía impulsa la organización de moléculas para formar unidades llamadas células.

■ Conexiones con Organización de los seres vivos 1.1, Agua 2.5, Organización de la membrana 5.1, Permeabilidad selectiva 5.3, Energía 6.1, Evolución de la fotosíntesis 7.8.

En este punto del libro, quizá aún experimentes dificultades para entender las conexiones entre tu propio ser (un ser muy inteligente) y eventos que parecen tan remotos como el flujo de energía y el ciclo del carbono, el hidrógeno y el oxígeno. ¿Es realmente importante esto para la humanidad?

Pensemos en la estructura de una molécula de agua. Dos átomos de hidrógeno que comparten sus electrones con el oxígeno quizá no parezcan muy cercanos a tu vida cotidiana. Sin embargo, gracias a que los comparten, las moléculas de agua tienen una polaridad que permite que formen puentes de hidrógeno entre sí. El comportamiento químico de tres átomos de carbono simples es el fundamento de la organización de materia inanimada para formar seres vivos.

Además, el agua interactúa con otras moléculas dispersadas en ella. Recuerda que los fosfolípidos se organizan espontáneamente en una película de dos capas cuando se mezclan con agua. Esas bicapas de lípidos son el fundamento estructural y funcional de todas las membranas celulares.

Las células (y la vida) surgió de dicha organización, aunque continúa a través de procesos de control metabólico. Gracias a la membrana para contenerla, las reacciones metabólicas proceden independientemente de las condiciones del entorno. Las células tienen funciones moleculares en sus membranas, que les permiten percibir los cambios en dichas condiciones. Los mecanismos de respuesta “indican” a la célula qué moléculas debe sintetizar o descomponer y el momento de hacerlo.

No existe una fuerza misteriosa que sintetice proteínas en las células. El ADN, una enciclopedia de la herencia de doble cadena, tiene una estructura (un mensaje químico) que ayuda a que las células sintetizen y descompongan moléculas de generación en generación. Tus propias hebras de ADN dicen a tus billones de células cómo sintetizar proteínas.

Así que, el carbono, el hidrógeno, el oxígeno y otros átomos de las moléculas orgánicas son lo que te constituye a ti, a todos los seres humanos y a todos los seres vivos. No obstante, la vida es algo más que moléculas. Se requiere un

flujo continuo de energía para que las moléculas se transformen en células, las células en organismos, los organismos en comunidades y así sucesivamente en la biosfera (sección 1.1.).

Los organismos fotosintéticos emplean la energía solar y la materia prima para alimentarse, indirectamente, de casi todas las demás formas de vida. Hace mucho tiempo enriquecieron la atmósfera de la Tierra con oxígeno, subproducto de la fotosíntesis. Esa atmósfera favoreció la respiración aerobia, un método novedoso para descomponer las moléculas de alimentos empleando oxígeno. Los organismos fotosintéticos fabricaron más alimentos con los restos de la respiración aerobia: dióxido de carbono y agua. Con esta conexión, se completaron los ciclos del carbono, hidrógeno y el oxígeno en los seres vivos.

Con pocas excepciones, la energía proveniente del Sol es el sostén de la organización de los seres vivos, recordemos que la energía fluye en el mundo de los seres vivos en determinado sentido (sección 6.1 y figura 8.13), siempre y cuando la energía que pierden los ecosistemas sea reemplazada con suministro energético (principalmente del Sol) la vida podrá continuar en toda su rica expresión.

Para abreviar, cada nuevo ser vivo es algo no mayor y no menor que un sistema maravillosamente complejo de orden prolongado. Sostenido gracias a transfusión de energía solar, la vida continúa como consecuencia de su capacidad de autorreproducirse. Con la energía y los códigos de la herencia contenidos en el ADN, la materia se organiza generación tras generación. Aunque los individuos mueran, la vida continúa prolongándose en otros sitios. Con cada muerte, las moléculas son liberadas y pueden ser recicladas como materia prima para nuevas generaciones.

Gracias a este flujo de energía y reciclado de materiales, cada nacimiento afirma la capacidad continua de los seres vivos para organizarse y cada muerte constituye una renovación.

Para repasar en casa

¿Cuál es la base de la unidad y diversidad de los seres vivos?

■ A través de la biología hemos logrado comprender de manera profunda la naturaleza. La diversidad y continuidad de los seres vivos se deriva de la unidad a nivel de las moléculas y la energía.

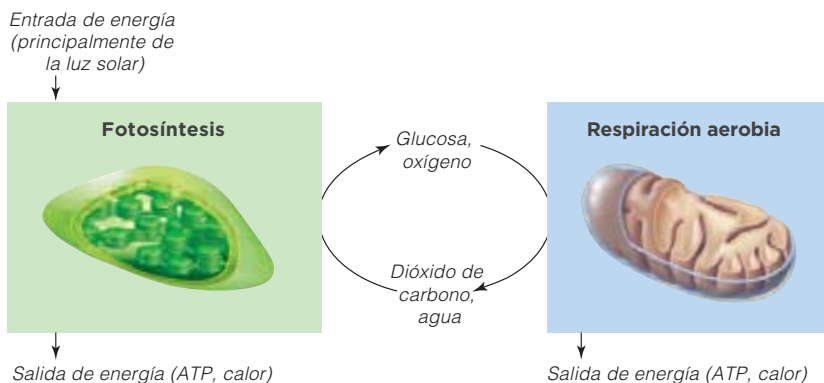


Figura 8.13 Resumen de conexiones entre la fotosíntesis (el principal proceso que requiere energía) y la respiración aerobia (el principal proceso que libera energía). Observa el flujo unidireccional de energía.

Investiga: ¿Qué representa el círculo intermedio?

Respuesta: el reciclado de materiales.

Por lo menos 83 proteínas están involucradas de manera directa en las cadenas de transferencia de electrones de la fosforilación con transferencia de electrones en la mitocondria. Un defecto en cualquiera de ellas o en cualquiera de los miles de proteínas diversas que emplea la mitocondria, como la frataxina (*derecha*) puede provocar profundos males en el cuerpo. Aproximadamente una de cada 5,000 personas sufre de un trastorno mitocondrial conocido. Las nuevas investigaciones indican que es probable que los defectos de la mitocondria estén involucrados en muchas otras enferme-



¿Por qué opción votarías?

El desarrollo de nuevos fármacos es costoso. ¿Crees que los gobiernos deberían conceder fondos a las compañías para que investiguen tratamientos para enfermedades poco comunes? Ve más detalles en CengageNOW, y después vota en línea.

dades, como diabetes, hipertensión, enfermedad de Alzheimer y de Parkinson, inclusive el envejecimiento.

Resumen

Sección 8.1 La mayoría de los organismos transforman la energía química de los carbohidratos en energía química del ATP. Las vías **aerobia** y **anaerobia** para descomposición de los carbohidratos se inician en el citoplasma con el mismo conjunto de reacciones: la **glucólisis**, la cual transforma la glucosa y otros azúcares en **piruvato**. Las vías de **fermentación** terminan en el citoplasma, en ellas no se emplea oxígeno, y rinden dos ATP por molécula de glucosa. La mayoría de las células eucariontes emplean la **respiración aerobia**, donde se utiliza el oxígeno y se produce mucho más ATP en la fermentación. En los eucariontes, se completa en la mitocondria.

■ Usa la animación en CengageNOW para generalidades sobre la respiración aerobia.

Sección 8.2 Las enzimas de la glucólisis emplean dos ATP para transformar una molécula de glucosa u otro azúcar de seis átomos de carbono en dos moléculas de piruvato. En las reacciones se transfieren electrones e iones hidrógeno a dos NAD^+ , que se reducen en consecuencia a NADH. También se forman cuatro ATP mediante **fosforilación a nivel sustrato**, transferencia directa de un grupo fosfato de un intermediario de reacción al ADP.

El rendimiento neto de la glucólisis son dos piruvatos, dos ATP y dos NADH por molécula de glucosa. El piruvato puede continuar en la fermentación en el citoplasma, o puede entrar a la mitocondria y a los siguientes pasos de la respiración aerobia.

■ Usa la animación de CengageNOW para un viaje detallado por la glucólisis.

Sección 8.3 La segunda etapa de la respiración aerobia, la formación de acetil-CoA y el **ciclo de Krebs**, tienen lugar en el compartimiento interno de la mitocondria. En los primeros pasos se transforman dos piruvatos de la glucólisis en dos acetil-CoA y dos CO_2 . El acetil-CoA entra al ciclo de Krebs. Se requieren dos ciclos para dismantelar las dos acetil-CoA. En esta etapa, todos los átomos de carbono de la molécula de glucosa que entraron a la glucólisis han salido de la célula como CO_2 .

El curso de estas reacciones, los electrones y los iones hidrógeno son transferidos al NAD^+ y el FAD, que por lo tanto se reducen a NADH y FADH_2 . Se forma ATP mediante fosforilación a nivel sustrato.

En total, la segunda etapa de la respiración aerobia da lugar a la formulación de seis CO_2 , dos ATP, ocho NADH y dos FADH_2 por cada dos piruvatos. Sumando el rendimiento de la glucólisis, el rendimiento total de las dos primeras etapas de la respiración aerobia son doce coenzimas reducidas y cuatro ATP por cada molécula de glucosa.

■ Usa la animación de CengageNOW para explorar la mitocondria y observar las reacciones que se llevan a cabo en el interior.

Sección 8.4 La respiración aerobia termina en la mitocondria. En la tercera etapa de reacciones, la **fosforilación con transferencia de electrones**, las coenzimas reducidas aportan sus electrones y H^+ a cadenas de transferencia de electrones en la membrana mitocondrial interna. Los electrones que se desplazan por las cadenas liberan energía poco a poco; las moléculas de la cadena emplean esa energía para desplazar a H^+ del compartimiento interno al externo.

Los iones hidrógeno que se acumulan en el compartimiento externo forman un gradiente a través de la membrana interna. Los iones siguen el gradiente de regreso al compartimiento interno a través de las ATP sintasas. El flujo de H^+ a través de las proteínas de transporte impulsa la síntesis de ATP.

El oxígeno se combina con electrones e H^+ al final de las cadenas de transferencia, formando agua.

En total, el rendimiento típico de la respiración aerobia son 36 ATP por cada molécula de glucosa.

■ Usa la animación de CengageNOW para ver cómo cada paso de la respiración aerobia contribuye a la gran cosecha de energía.

Secciones 8.5, 8.6 Las vías de fermentación se inician con la glucólisis y terminan en el citoplasma. En ellas no se emplea oxígeno ni cadenas de transferencia de electrones. En los pasos finales se oxida NADH a NAD^+ , el cual es requerido para que continúe la glucólisis, aunque no se produce ATP. El producto final de la **fermentación láctica** es el lactato. El producto final de la **fermentación alcohólica** es el alcohol etílico o etanol. Ambas vías tienen un rendimiento neto de dos ATP por glucosa (de la glucólisis).

Las fibras de músculo esquelético de contracción lenta y contracción rápida permiten realizar actividades de distinto nivel. La respiración aerobia y la fermentación láctica proceden en diferentes fibras que constituyen estos músculos.

■ Usa la animación de CengageNOW para comparar la fermentación alcohólica y la fermentación láctica.

Sección 8.7 En los humanos y otros mamíferos, los azúcares simples de la descomposición del carbohidrato, el glicerol, los ácidos grasos de la descomposición de grasa, las cadenas principales de carbono de los aminoácidos de la descomposición de proteínas pueden entrar a la respiración aerobia en diversos pasos de reacción.

■ Usa la interacción de CengageNOW para dar seguimiento a la descomposición de diversas moléculas orgánicas.

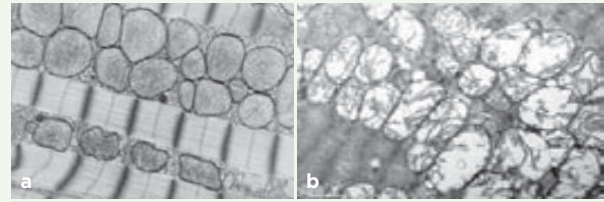
Sección 8.8 La diversidad y continuidad de la vida se deriva de su unidad a nivel de las moléculas y la energía.

Ejercicio de análisis de datos

La Tetralogía de Fallot (TF) es un trastorno genético que se caracteriza por cuatro malformaciones importantes en el corazón. La circulación de la sangre es anormal, de modo que los pacientes con Tetralogía de Fallot tienen muy poco oxígeno en sangre. Estos niveles inadecuados de oxígeno dan lugar a membranas mitocondriales dañadas, que a su vez ocasionan autodestrucción de las células. En 2004, Sarah Kuruvilla y colaboradores examinaron las anomalías en la mitocondria del músculo cardíaco de pacientes con Tetralogía de Fallot. En la figura 8.14 se muestran algunos de sus resultados.

1. ¿Qué anomalía estuvo más fuertemente asociada con la Tetralogía de Fallot?
2. ¿Puedes realizar alguna correlación entre el contenido de oxígeno en sangre y las anomalías mitocondriales en estos pacientes?

Figura 8.14 Cambios mitocondriales en Tetralogía de Fallot (TF). (a) Músculo cardíaco normal. Las abundantes mitocondrias entre las fibras suministran ATP para la contracción de las células musculares. (b) Músculo cardíaco de una persona con Tetralogía de Fallot donde se observan mitocondrias rotas e hinchadas. (c) Anomalías mitocondriales en pacientes con Tetralogía de Fallot. SPO₂ es la saturación de oxígeno en sangre. Un valor normal de SPO₂ es 96%. Las anomalías que se observan se indican por signos de "+".



Paciente (edad)	SPO ₂ (%)	Anormalidades mitocondriales en Tetralogía de Fallot			
		Número	Forma	Tamaño	Rotas
1 (5)	55	+	+	-	-
2 (3)	69	+	+	-	-
3 (22)	72	+	+	-	-
4 (2)	74	+	+	-	-
5 (3)	76	+	+	-	+
6 (2.5)	78	+	+	-	+
7 (1)	79	+	+	-	-
8 (12)	80	+	-	+	-
9 (4)	80	+	+	-	-
10 (8)	83	+	-	+	-
11 (20)	85	+	+	-	-
12 (2.5)	89	+	-	+	-

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

1. Indica si la siguiente afirmación es cierta o falsa: a diferencia de los animales que fabrican muchos ATP por respiración aerobia, las plantas fabrican todo su ATP por fotosíntesis.
2. La glucólisis se inicia y termina en _____.
a. núcleo c. la membrana plasmática
b. la mitocondria d. el citoplasma
3. ¿En cuál de las siguientes vías metabólicas se requiere oxígeno molecular (O₂)?
a. la respiración aerobia
b. la fermentación láctica
c. la fermentación alcohólica
d. todos los anteriores
4. ¿Qué molécula no se forma durante la glucólisis?
a. NADH b. piruvato c. FADH₂ d. ATP
5. En los eucariontes, la respiración aerobia se completa en _____.
a. el núcleo c. la membrana plasmática
b. la mitocondria d. el citoplasma
6. ¿Cuál de las siguientes vías de reacción no forma parte de la segunda etapa de la respiración aerobia?
a. fosforilación con transferencia de electrones c. ciclo de Krebs
b. formación de acetil-CoA d. glucólisis
e. a y d
7. Después de que el ciclo de Krebs se realiza _____ veces, una molécula de glucosa se oxida en su totalidad.
a. una b. dos c. tres d. seis
8. En la tercera etapa de la respiración aerobia, _____ es el aceptor final de electrones de la glucosa.
a. el agua b. el hidrógeno c. el oxígeno d. el NADH
9. En la fermentación alcohólica, _____ es el aceptor final de los electrones que se derivan de la glucosa.
a. el oxígeno c. el acetaldehído
b. el piruvato d. el sulfato

10. La fermentación no fabrica más ATP aparte del bajo rendimiento de la glucólisis. Las reacciones restantes _____.

- a. regeneran FAD
- b. regeneran NAD⁺
- c. regeneran NADH
- d. regeneran FADH₂

11. Las células de tu cuerpo pueden usar _____ como fuente alterna de energía cuando disponen de poca glucosa.

- a. los ácidos grasos
- b. el glicerol
- c. los aminoácidos
- d. todos los anteriores

12. Correlaciona el evento que se indica en la columna de la izquierda con su descripción más adecuada.

- | | |
|--|--|
| _____ la glucólisis | a. se forma ATP, NADH, FADH ₂ y CO ₂ |
| _____ la fermentación | b. glucosa a dos piruvatos |
| _____ el ciclo de Krebs | c. se regenera NAD ⁺ , poco ATP |
| _____ la fosforilación con transferencia de electrones | d. el H ⁺ fluye a través de ATP sintasas |

■ Visita [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.

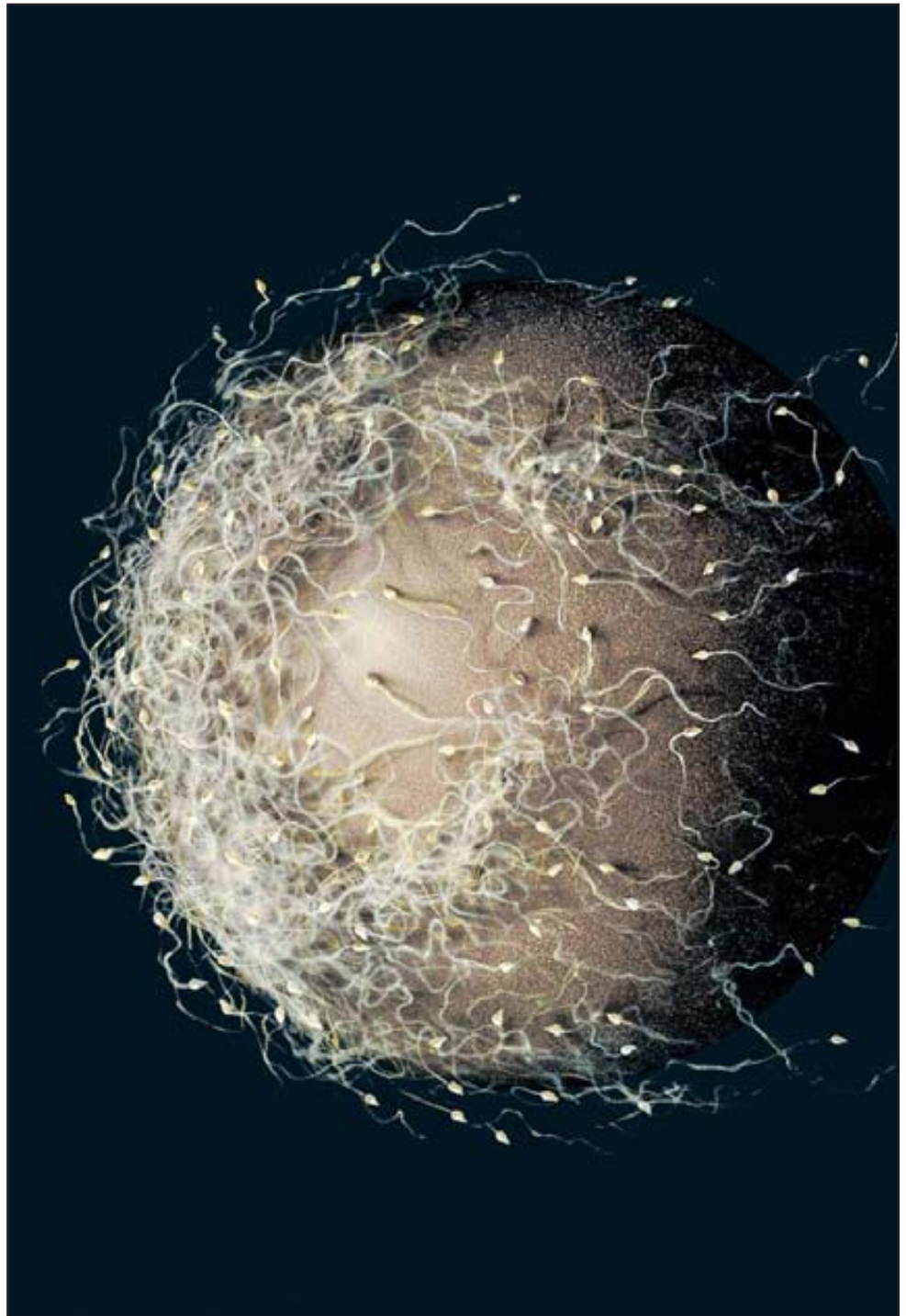
Pensamiento crítico

1. A mayor altitud, el nivel de oxígeno baja. Quienes escalan montañas corren el riesgo del mal de altura, que se caracteriza por falta de aliento, debilidad, mareo y confusión. Los síntomas tempranos de intoxicación por cianuro se asemejan al mal de altura. El cianuro se enlaza fuertemente con el citocromo c oxidasa, un complejo proteico que es el último componente de las cadenas de transferencia de electrones de la mitocondria. El citocromo c oxidasa enlazada con cianuro ya no puede transferir electrones. Explica por qué motivo la intoxicación por cianuro se inicia con los mismos síntomas que el mal de altura.

2. Como vimos, las membranas impermeables a los iones hidrógeno son necesarias para la fosforilación con transferencia de electrones. Las membranas de la mitocondria llevan a cabo esta función en los eucariontes. Las células procariontes carecen de este organelo, pero pueden fabricar ATP mediante fosforilación con transferencia de electrones. ¿Cómo crees que hacen esto si carecen de mitocondria?

II

LOS PRINCIPIOS DE LA HERENCIA



Espermatozoides humanos, uno de los cuales penetrará al óvulo maduro para iniciar el desarrollo de un nuevo individuo a imagen de sus padres. Esta exquisita ilustración está basada en una microfotografía obtenida con un microscopio de barrido electrónico.

¿Cómo se reproducen las células?

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Las células inmortales de Henrietta

Cada humano se inicia como un óvulo fertilizado. En el momento del parto, el cuerpo humano consta de aproximadamente un billón de células y todas ellas descienden de esa primera célula. En un adulto, miles de millones de células se dividen cada día reemplazando a sus predecesoras que han sido dañadas o envejecieron. Sin embargo, las células humanas cultivadas en el laboratorio tienden a dividirse pocas veces y mueren en pocas semanas.

Desde mediados del siglo XIX los investigadores han intentado que las células humanas sean inmortales: sigan dividiéndose fuera del cuerpo humano. ¿Para qué? Muchas enfermedades humanas se propagan únicamente en células humanas. Los linajes de células inmortales o linajes celulares permitirían a los investigadores estudiar estas enfermedades sin tener que experimentar en personas. En la Universidad de Johns Hopkins, George y Margaret Gey, investigadores dedicados a este campo, intentaron cultivar células humanas durante casi 30 años, hasta que en 1951, su ayudante Mary Kubicek preparó una última muestra de células humanas de cáncer. Mary dio el nombre de *HeLa* a estas células, tomando las primeras letras y el apellido de la paciente de quien se derivaban.

Las células *HeLa* comenzaron a dividirse. Se dividieron una y otra vez. Cuatro días más tarde, había tantas células que los investigadores tuvieron que transferir parte de la población a más tubos para cultivo. Las poblaciones de células aumentaron a una tasa fenomenal: las células se duplicaban cada 24 horas recubriendo el interior de los tubos en pocos días.

Tristemente, las células de cáncer de la paciente continuaron dividiéndose igual de rápido. Seis meses después de haber reci-

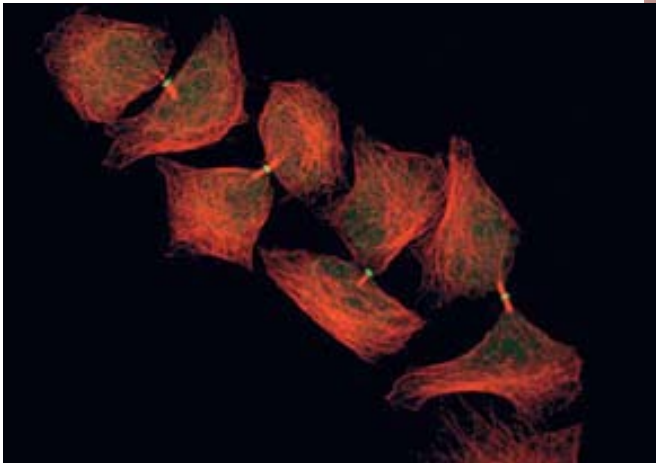
bido el diagnóstico de cáncer, las células malignas habían invadido todos los tejidos de su organismo. Dos meses después de eso, Henrietta Lacks, una jovencita de Baltimore, murió.

A pesar de la defunción de Henrietta, sus células continuaron vivas en el laboratorio de Gey (figura 9.1). Los Gey emplearon las células *HeLa* para diferenciar las cepas virales que provocan la polio y que en ese momento ocasionaba epidemias. También enviaron las células a otros laboratorios del mundo. Los investigadores aún emplean técnicas de cultivo celular desarrolladas por los Gey, y continúan usando las células *HeLa* para investigar el cáncer, el crecimiento de virus, la síntesis de las proteínas, los efectos de las radiaciones sobre las células y otros temas. Inclusive algunas células *HeLa* fueron enviadas a experimentos espaciales en el satélite *Discoverer XVII*.

Henrietta Lacks tenía 31 años y era madre de cuatro hijos, cuando la división incontrolada de sus células ocasionó su muerte. Décadas más tarde, su legado continúa ayudando a los humanos de todo el mundo, y sus células siguen dividiéndose día tras día.

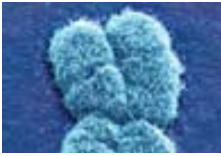
Entender la división celular (y en último término, la manera en que los nuevos individuos se ensamblian a imagen de sus padres) se iniciará respondiendo a tres preguntas. Primera, ¿qué tipo de información guía la herencia? ¿Cómo se copia esta información dentro de la célula original antes de distribuirse a cada una de las células descendientes? Y tercera, ¿qué tipo de mecanismos transmiten esta información a las células descendientes?

Requeriremos más de un capítulo para examinar la naturaleza de la herencia. En este capítulo, introduciremos la estructura y mecanismo que las células emplean para dividirse.



¡Mira el video! Figura 9.1 *Izquierda*, células *HeLa* dividiéndose (constituye un legado celular de Henrietta Lacks, que murió muy joven a causa del cáncer). *Derecha*, el hijo de Henrietta, David, nos enseña una foto de sus padres.

Conceptos básicos



Los cromosomas y las células en división

Los individuos tienen un número característico de cromosomas en cada una de sus células. Los cromosomas difieren en longitud y forma, además portan diferentes porciones de la información hereditaria de la célula. Los mecanismos de división transmiten dicha información a las células descendientes. [Sección 9.1](#)



Sitio de la mitosis en el ciclo celular

El ciclo celular se inicia cuando se forma una nueva célula por división de la célula original y termina cuando dicha célula completa su propia división. Un ciclo celular típico procede por diversas etapas: interfase, mitosis y citocinesis. [Sección 9.2](#)



Etapas de la mitosis

En la mitosis el núcleo se divide, no el citoplasma. Tiene cuatro etapas secuenciales: la profase, la metafase, la anafase y la telofase. Se forma un huso mitótico y los cromosomas duplicados de las células se dividen en dos paquetes, que terminan en dos núcleos genéticamente idénticos. [Sección 9.3](#)



Cómo se divide el citoplasma

Después de la división nuclear, el citoplasma se divide. De manera típica, cada nueva célula recibe un núcleo. El citoplasma de la célula animal simplemente se divide en dos. En las células vegetales se forma una pared intermedia en el citoplasma dividiéndolo. [Sección 9.4](#)



El ciclo celular y el cáncer

Los mecanismos internos monitorean y controlan el momento y la velocidad de la división celular. En casos poco frecuentes, estos mecanismos fallan, y la división de las células procede sin control. La formación de tumores y el cáncer son los resultados. [Sección 9.5](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Antes de que inicies este capítulo, recuerda la apariencia cambiante de los cromosomas en el núcleo de las células eucariontes (sección 4.8).
- Quizá también desees repasar la introducción a los microtúbulos y las proteínas motoras (4.13). Hacerlo te ayudará a entender cómo funciona el huso mitótico en la mitosis.
- Un repaso de las paredes de las células vegetales (4.12) te ayudará a entender por qué las células vegetales no se dividen por invaginación del citoplasma para formar dos paquetes, como ocurre con las células animales.

¿Por qué opción votarías? Nadie pidió permiso a Henrietta Lacks para usar sus células. Su familia no supo lo ocurrido con las células de Henrietta hasta 25 años después de su muerte. Las células HeLa aún se venden a nivel mundial. ¿Sería correcto que parte de las ganancias fueran concedidas a los familiares de Henrietta Lacks? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

■ Las células u organismos individuales producen descendientes gracias al proceso de reproducción.

■ Conexión con Núcleo 4.8.

Cuando una célula se reproduce, cada uno de sus descendientes celulares hereda información codificada en el ADN original junto con suficiente citoplasma para iniciar sus propias funciones. El ADN contiene instrucciones para la síntesis de proteínas. Algunas de ellas son material estructural y otras son enzimas que aceleran la síntesis de las moléculas orgánicas. Cuando la nueva célula no hereda toda la información necesaria para sintetizar proteínas, no crece o funciona adecuadamente.

El citoplasma de la célula original contiene todas las enzimas, organelos y todos los mecanismos metabólicos necesarios para la vida. Cuando una célula descendiente, hereda algo de ese citoplasma, adquiere estos mecanismos metabólicos que le permitirán iniciar su funcionamiento hasta poder contar con los propios.

Mitosis, meiosis y los procariontes

En general, las células eucariontes no pueden simplemente dividirse en dos, porque sólo uno de sus descendientes tendría núcleo y, por lo tanto, el ADN. El citoplasma de la célula se divide sólo después de que el ADN es empaquetado en más de un núcleo mediante mitosis o meiosis.

La **mitosis** es un mecanismo de división celular que tiene lugar en las células somáticas (células del cuerpo) de los eucariontes multicelulares. La mitosis y la división del citoplasma son la base del aumento de tamaño corporal en el desarrollo, y el reemplazo continuo de células dañadas o muertas. Muchas especies de plantas, animales, hongos, y protistas unicelulares también forman copias de sí mismos o se reproducen asexualmente por mitosis (tabla 9.1).

Tabla 9.1 Comparación de los mecanismos de división celular

Mecanismos	Funciones
Mitosis, división de citoplasma	En todos los eucariontes multicelulares, es la base de: 1. Aumento del tamaño corporal durante el crecimiento. 2. Reemplazo de las células muertas o dañadas. 3. Reparación de tejidos dañados. En especies unicelulares y en muchas multicelulares también es la base de la reproducción asexual.
Meiosis, división de citoplasma	En eucariontes unicelulares y multicelulares es la base de la reproducción sexual; forma parte de los procesos por los cuales los gametos y las esporas sexuales se forman (capítulo 10).
Fisión procarionte	En las bacterias y las arqueas únicamente es la base de la reproducción asexual (sección 21.5).

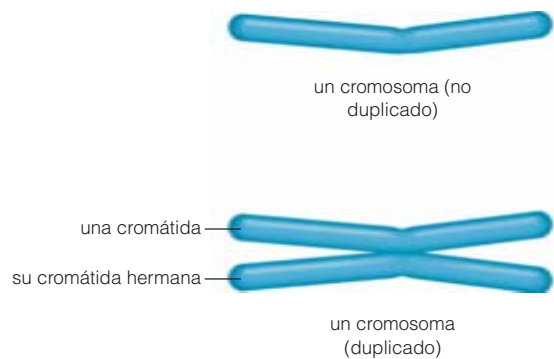


Figura 9.2 Un cromosoma eucarionte en estado no duplicado y duplicado. Las células eucariontes duplican sus cromosomas antes de que se inicie la mitosis o la meiosis. Tras la duplicación, cada cromosoma consta de dos cromátidas hermanas.

La **meiosis** es el mecanismo de división nuclear que precede a la formación de gametos o esporas, y constituye la base de la reproducción sexual. En los humanos y todos los demás mamíferos, los gametos, llamados espermatozoides, y óvulos se desarrollan a partir de células reproductivas inmaduras. Las esporas, que protegen y permiten la dispersión de las nuevas generaciones, se forman durante el ciclo vital de hongos, plantas y muchos tipos de protistas.

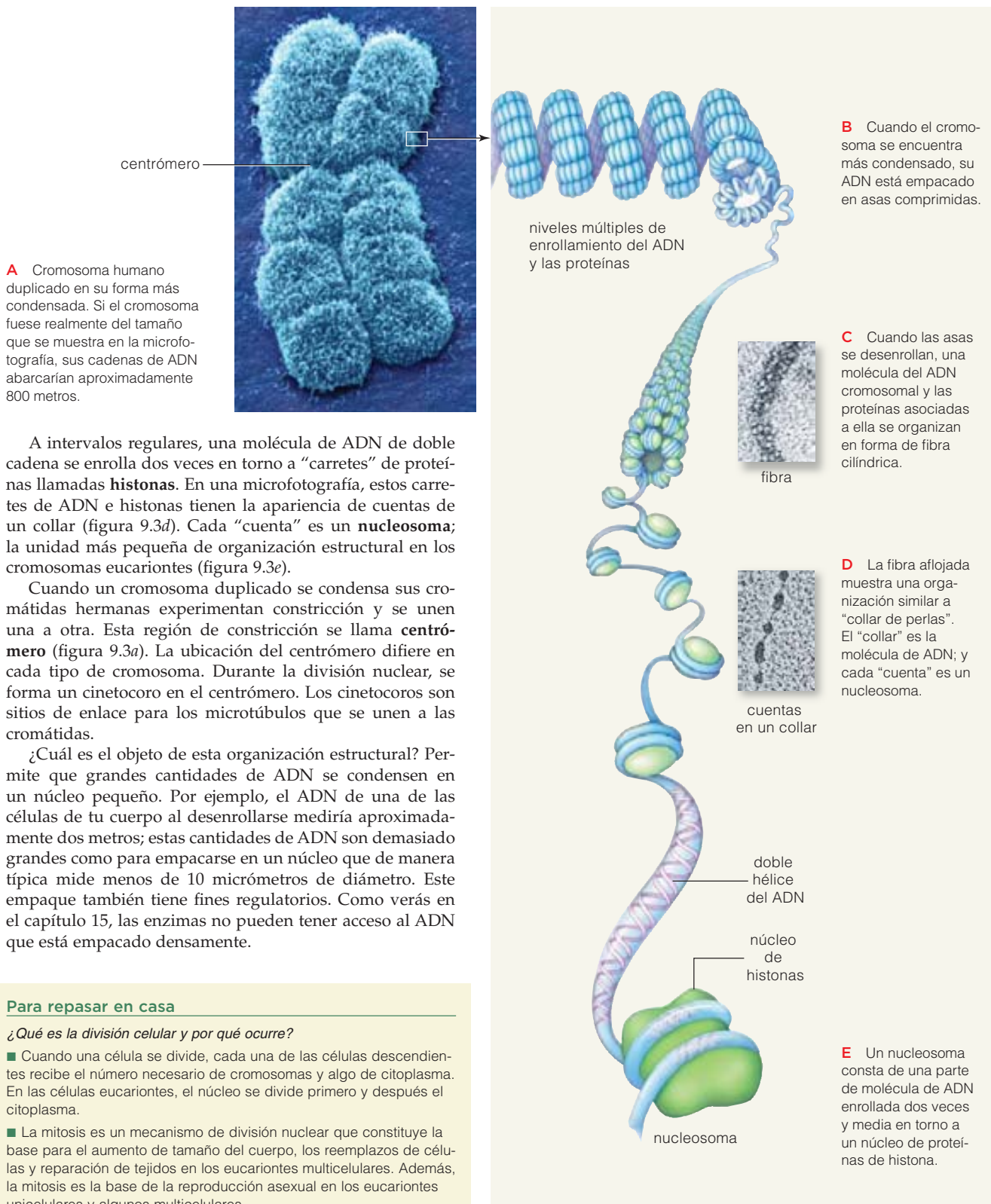
Como descubrirás en este capítulo y en el siguiente, la meiosis y la mitosis tienen mucho en común. No obstante, sus resultados son distintos.

¿Qué podemos decir acerca de los procariontes, bacterias y arqueas? Estas células se reproducen asexualmente por fisión procarionte, que es un mecanismo totalmente distinto. Considera la fisión procarionte más adelante, en la sección 21.5.

Puntos clave acerca de la estructura de los cromosomas

La información genética de cada especie eucarionte está distribuida en un número característico de cromosomas que difieren en longitud y forma (sección 4.8). Antes de que la célula eucarionte entre a la mitosis o la meiosis, cada uno de estos cromosomas consta de una molécula de ADN de doble cadena (figura 9.2). Después de que los cromosomas se duplican, cada uno consta de *dos* moléculas de ADN de doble cadena. Estas dos moléculas de ADN permanecen unidas como un cromosoma único hasta una etapa tardía en la división nuclear. Hasta que se separan reciben el nombre de **cromátidas hermanas**.

Durante las etapas tempranas de la mitosis y la meiosis, cada cromosoma duplicado se enrolla sobre sí mismo de nuevo una y otra vez hasta que se condensa mucho. En la figura 9.3a se muestra un ejemplo de un cromosoma humano duplicado cuando está más condensado. La organización estructural del cromosoma se deriva de interacciones entre cada molécula de ADN y las proteínas asociadas con él.



A intervalos regulares, una molécula de ADN de doble cadena se enrolla dos veces en torno a "carretes" de proteínas llamadas **histonas**. En una microfotografía, estos carretes de ADN e histonas tienen la apariencia de cuentas de un collar (figura 9.3d). Cada "cuenta" es un **nucleosoma**; la unidad más pequeña de organización estructural en los cromosomas eucariontes (figura 9.3e).

Cuando un cromosoma duplicado se condensa sus cromátidas hermanas experimentan constricción y se unen una a otra. Esta región de constricción se llama **centrómero** (figura 9.3a). La ubicación del centrómero difiere en cada tipo de cromosoma. Durante la división nuclear, se forma un cinetocoro en el centrómero. Los cinetocoros son sitios de enlace para los microtúbulos que se unen a las cromátidas.

¿Cuál es el objeto de esta organización estructural? Permite que grandes cantidades de ADN se condensen en un núcleo pequeño. Por ejemplo, el ADN de una de las células de tu cuerpo al desenrollarse mediría aproximadamente dos metros; estas cantidades de ADN son demasiado grandes como para empacarse en un núcleo que de manera típica mide menos de 10 micrómetros de diámetro. Este empaque también tiene fines regulatorios. Como verás en el capítulo 15, las enzimas no pueden tener acceso al ADN que está empaquetado densamente.

Para repasar en casa

¿Qué es la división celular y por qué ocurre?

- Cuando una célula se divide, cada una de las células descendientes recibe el número necesario de cromosomas y algo de citoplasma. En las células eucariontes, el núcleo se divide primero y después el citoplasma.
- La mitosis es un mecanismo de división nuclear que constituye la base para el aumento de tamaño del cuerpo, los reemplazos de células y reparación de tejidos en los eucariontes multicelulares. Además, la mitosis es la base de la reproducción asexual en los eucariontes unicelulares y algunos multicelulares.
- En los eucariontes, el mecanismo de división nuclear llamado meiosis precede la formación de gametos y en muchas especies de esporas, constituye la base de la reproducción sexual.

Figura 9.3 Animada Estructura de un cromosoma. Varios niveles de organización estructural permiten que grandes cantidades de ADN se empaquen densamente en un núcleo pequeño.

9.2 Introducción al ciclo celular

- El ciclo celular es una secuencia de etapas a través de las cuales pasa una célula en el curso de su vida.
- Conexión con Microtúbulos 4.13.

La vida de la célula transcurre a través de una secuencia de eventos entre una división celular y la siguiente (figura 9.4). La interfase, la mitosis y la división del citoplasma son las etapas de dicho **ciclo celular**. La duración del mismo es aproximadamente igual para todas las células de un mismo tipo, aunque difiere de un tipo de célula a otro. Por ejemplo, las células madre de la médula ósea se dividen cada 12 horas. Sus descendientes se transforman en eritrocitos que reemplazan de dos a tres millones de eritrocitos desgastados de la sangre por segundo. Las células de la punta de la raíz de una planta de frijol se dividen cada 19 horas. En un embrión de erizo marino que se desarrolla con rapidez a partir de un huevo fertilizado, las células se dividen cada dos horas.

La vida de una célula

Mediante el proceso llamado **replicación del ADN**, la célula copia todo su ADN antes de dividirse. Esta tarea se completa durante la interfase, que técnicamente es el intervalo más prolongado del ciclo celular. La **interfase** consta de tres etapas, durante las cuales la célula aumenta su masa, aproximadamente duplica su número de componentes del citoplasma y replica su ADN.

- G1 Fase de crecimiento y actividad celular antes del inicio de la replicación del ADN.
- S Síntesis del material genético (replicación del ADN).
- G2 Segunda fase, tras la replicación del ADN cuando la célula se prepara para la división.

Las fases recibieron este nombre porque en apariencia eran periodos de inactividad. En realidad, la mayoría de las células que están realizando tareas metabólicas se encuentran en G1. Las células que se preparan para dividirse entran a S, etapa en la que replican (duplican) su ADN. Durante G2, sintetizan proteínas que impulsan la mitosis. Una vez iniciada la etapa S, la replicación del ADN suele proceder a una tasa predecible y termina antes de que la célula se divida.

Los mecanismos de control funcionan en ciertos puntos del ciclo celular, algunas funciones frenan el ciclo celular; al entrar en funcionamiento los frenos para G1, el ciclo se detiene en esa etapa y cuando los frenos desaparecen, el ciclo se reinicia.

Dichos controles son importantes para que el cuerpo continúe funcionando de manera correcta. Por ejemplo, las neuronas (células nerviosas) de la mayoría de las partes del cerebro permanecen de manera permanente en la etapa G1 de la interfase; una vez que maduran, nunca vuelven a dividirse. Si experimentalmente se les saca de la etapa G1, mueren y no se dividen, porque las células normalmente se autodestruyen cuando su ciclo celular procede de manera incorrecta.

El suicidio celular (llamado apoptosis) es importante porque en caso de que los controles del ciclo celular dejen de funcionar, el cuerpo quedaría en peligro. Como veremos dentro de poco, el cáncer se inicia de ese modo; se pierden los controles cruciales, y el ciclo celular se sale de control.

La mitosis y el número de cromosomas

Después de la etapa G2, la célula entra a mitosis. El resultado son células descendientes idénticas, cada una con el mismo número y tipo de cromosomas que la célula madre. El **número de cromosomas** es la suma de todos los cromosomas de una célula de un tipo dado. Las células del cuerpo de los gorilas tienen 48, las células humanas tienen 46. Las células de las plantas de guisantes tienen 14.

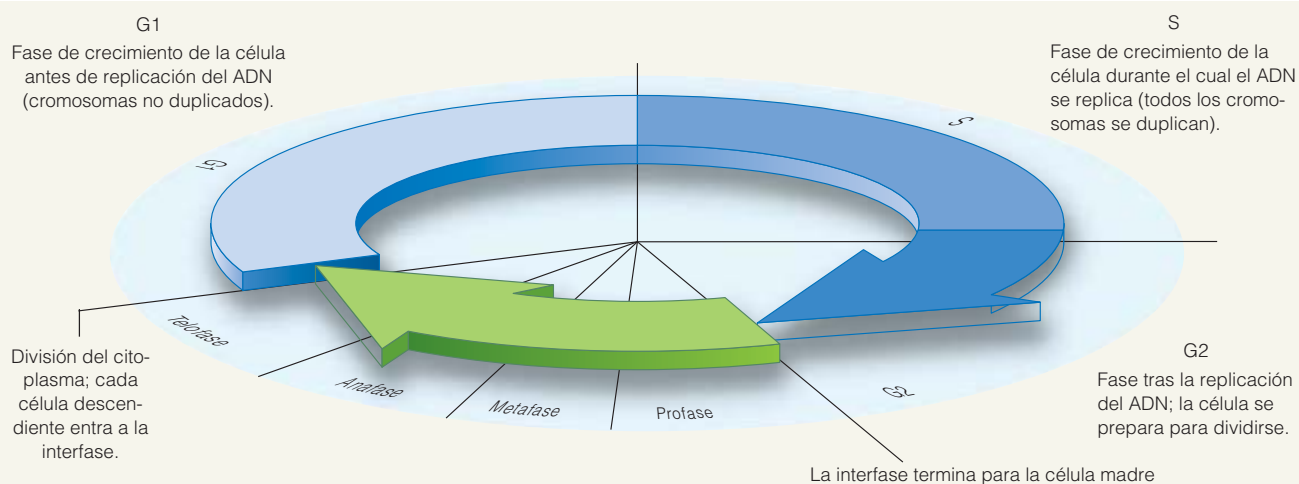
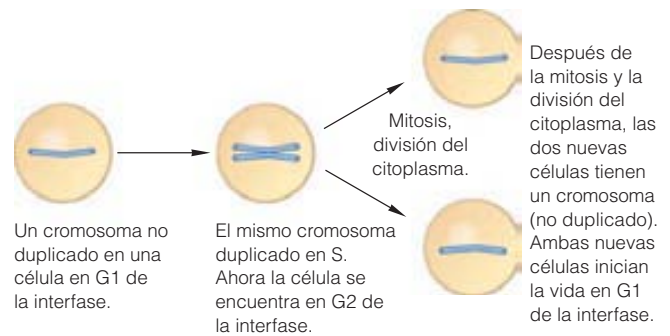
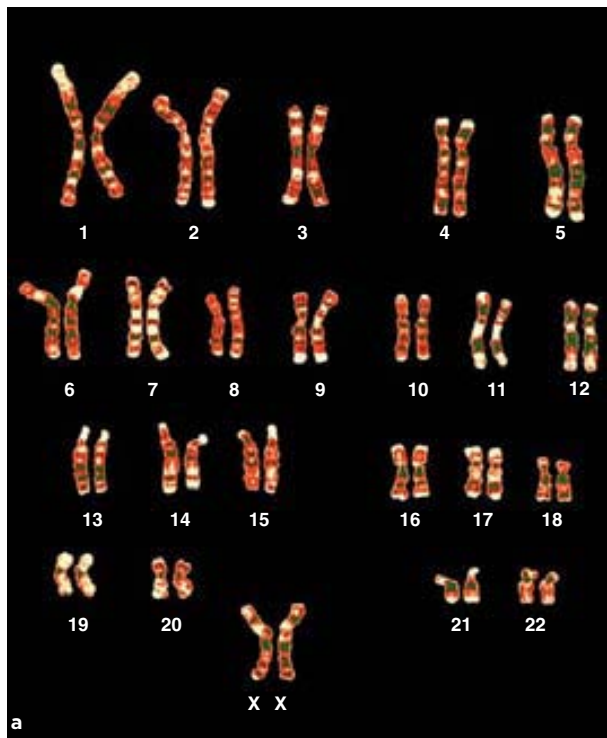


Figura 9.4 Animada Ciclo de una célula eucariote. La longitud de cada fase difiere de una a otra célula.



b

Figura 9.5 La mitosis preserva el número de cromosomas.

(a) Las células del cuerpo humano son diploides: tienen 23 pares de cromosomas, haciendo un total de 46. Los últimos del conjunto de cromosomas humanos son el par de cromosomas sexuales: las mujeres tienen dos cromosomas X y los varones tienen un cromosoma X y un cromosoma Y.

(b) ¿Qué ocurre con cada uno de los 46 cromosomas? Cada vez que una célula del cuerpo humano experimenta mitosis y división del citoplasma, las células descendientes terminan con un conjunto completo de 46 cromosomas.

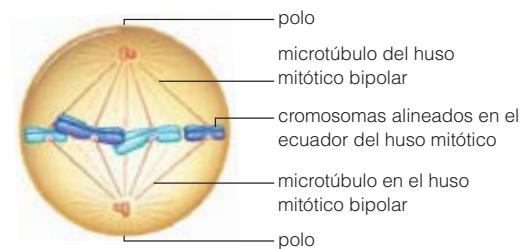
Investiga: ¿Fueron tomados los cromosomas de (a) de una célula masculina o femenina?
Respuesta: femenina

En realidad, las células del cuerpo humano tienen dos cromosomas de cada tipo: es decir, tienen un número **diploide** ($2n$) de cromosomas. Los 46 cromosomas son como dos conjuntos de libros numerados del 1 al 23 (figura 9.5a). Hay dos volúmenes de cada tipo; o sea, un par. Excepto por el par de cromosomas sexuales (XY) en los varones, los miembros de cada par tienen la misma longitud y forma, y contienen información acerca de los mismos rasgos.

Considerémoslos como un conjunto de dos libros con instrucciones para construir una casa. Tu padre te proporcionó uno de ellos y tu madre aportó ideas sobre el cableado, la plomería, etc., así que te dio un libro alterno que dice cosas levemente distintas sobre muchas de esas tareas.

Después de la mitosis sigue la división del citoplasma, y la célula madre diploide produce dos células descendientes diploides. No es simplemente que cada nueva célula reciba 46, 48 o 14 cromosomas. Si el total fuera importante, entonces una célula podría recibir, por ejemplo, dos pares del cromosoma 22 y ningún par del cromosoma 9. Esta célula no podría funcionar como la original sin tener dos cromosomas de cada tipo.

Como explicamos en la siguiente sección, durante la división nuclear se forma una red dinámica de microtúbulos llamados **huso mitótico**. El huso crece hacia el citoplasma desde extremos opuestos o polos de la célula. Durante la mitosis algunos microtúbulos del huso se unen con los cromosomas duplicados. Los microtúbulos de un polo se conectan con una cromátida de cada cromosoma; los microtúbulos del otro polo se conectan con su hermana:



Los microtúbulos separan a las cromátidas hermanas y las desplazan a extremos opuestos de la célula. Así se forman dos paquetes de cromosomas y una membrana nuclear en torno a cada uno de ellos. El citoplasma se divide y como resultado se forman dos nuevas células. En la figura 9.5b se muestran generalidades sobre cómo la mitosis mantiene el número original de cromosomas.

Para repasar en casa

¿Qué es el ciclo celular?

- El ciclo celular es una secuencia de etapas (interfase, mitosis y división del citoplasma) a través de las cuales pasa la célula en el curso de su vida.
- Durante la interfase cada célula aumenta de masa, duplica su número de componentes citoplásmicos y duplica sus cromosomas. El ciclo termina después de que la célula experimenta mitosis y su citoplasma se divide.

- Cuando un núcleo se divide por mitosis, cada nuevo núcleo tiene el mismo número de cromosomas que la célula original.
- Hay cuatro etapas principales de la mitosis: profase, metafase, anafase y telofase.
- Conexión con Microtúbulos y proteínas motoras 4.13.

Una célula duplica sus cromosomas durante la interfase, de modo que cuando se inicia la mitosis, cada cromosoma consta de dos cromátidas hermanas unidas en el centrómero. Durante la primera etapa de la mitosis, llamada **profase**, los cromosomas se condensan y se hacen visibles en las microfotografías (figura 9.6a,b). La palabra “mitosis” proviene del griego *mitos* o hilo, debido a la apariencia similar a hilos de los cromosomas durante el proceso de división nuclear.

La mayoría de las células animales tienen un centrosoma, una región cercana al núcleo donde se organizan los microtúbulos del huso mitótico mientras se forman. El centrosoma suele incluir dos centriolos con forma de barril, y se duplica justo antes de que se inicie la profase. En la profase, uno de los dos centrosomas (junto con su par de centriolos) se desplaza al lado opuesto del núcleo. Los microtúbulos que formarán el huso mitótico bipolar comienzan a crecer a partir de ambos centrosomas. (Las células vegetales carecen de centrosomas, pero tienen otras estructuras que dirigen el crecimiento del huso mitótico.) Las proteínas motoras que viajan a lo largo de los microtúbulos ayudan a que el huso mitótico crezca en sentido correcto. El desplazamiento de proteínas motoras es impulsado por el ATP (sección 4.13).

Conforme la profase termina, la envoltura nuclear se rompe y los microtúbulos del huso penetran a la región nuclear (figura 9.6c). Algunos microtúbulos de cada polo del huso mitótico dejan de crecer después de empalmarse en la parte media de la célula, mientras que otros siguen creciendo hasta llegar a un cromosoma y unirse a él.

Una cromátida de cada cromosoma es enganchada por microtúbulos que se extienden desde un polo del huso mitótico, y su cromátida hermana es enganchada por los microtúbulos que se extienden a partir del otro polo del huso. Los conjuntos opuestos de microtúbulos comienzan un jaloneo sumando y perdiendo subunidades de tubulina. A medida que los microtúbulos crecen y se encogen, empujan y jalan a los cromosomas, dando como resultado una misma longitud entre todos. En ese punto, los cromosomas quedan alineados en la parte media entre los polos del huso (figura 9.6d). La alineación indica el inicio de la **metafase** (del griego antiguo *meta*, entre).

La **anafase** es la fase en que las cromátidas hermanas de cada cromosoma se separan y se desplazan hacia los polos opuestos del huso (figura 9.6e). Tres actividades de la célula ocasionan esto. Primero, los microtúbulos del huso unidos a cada cromátida se acortan. Segundo, las proteínas motoras arrastran las cromátidas a lo largo de los microtúbulos que se encogen hacia cada polo del huso. Tercero, los microtúbulos empalmados en la parte media entre los polos del huso comienzan a deslizarse uno más allá del otro. Las proteínas motoras impulsan este desplazamiento



Figura 9.6 Animada Mitosis.

Página opuesta, microfotografías de células de raíz de cebolla (planta) se muestran a la *izquierda* y células de embrión de pez blanco (animal) a la *derecha*.

En los dibujos se muestra una célula animal diploide ($2n$). Para mayor claridad, sólo se ilustran dos pares de cromosomas, pero las células de casi todos los eucariontes tienen más de dos. Los dos cromosomas heredados de un padre se indican de color *púrpura*, mientras que los dos cromosomas heredados del otro padre se indican en color *azul*.

Arriba se muestran células en interfase para comparación pero la interfase no forma parte de la mitosis.

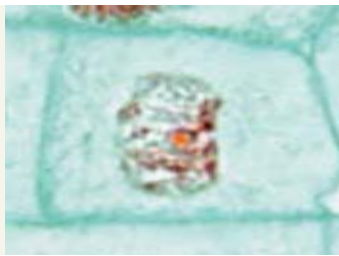
empujando más lejos uno de otro a los polos del huso. La anafase termina conforme cada cromosoma y su duplicado se dirigen hacia polos opuestos del huso.

La **telofase** se inicia cuando los dos grupos de cromosomas llegan a los polos del huso. Cada grupo consta del complemento de cromosomas de la célula original, dos de cada uno, si la célula original era diploide. Las vesículas derivadas de la vieja envoltura nuclear se fusionan en parches en torno a los grupos de cromosomas, a medida que éstos se descondencen. Los parches se unen entre sí hasta que cada conjunto de cromosomas queda encerrado por una nueva envoltura nuclear. De este modo, se forman dos núcleos (figura 9.6f). La célula original de nuestro ejemplo era diploide, de modo que cada nuevo núcleo también es diploide. Una vez formados dos núcleos, la telofase termina y también la mitosis.

Para repasar en casa

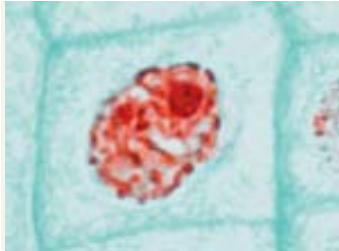
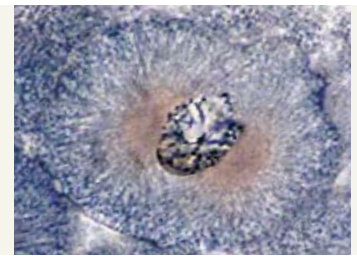
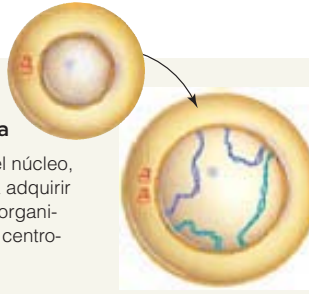
¿Qué ocurre durante la mitosis?

- Cada cromosoma del núcleo de la célula se duplica antes de que se inicie la mitosis, de modo que cada uno consta de dos cromátidas hermanas.
- En la profase, los cromosomas se condensan y los microtúbulos forman un huso bipolar. La cubierta nuclear se rompe. Algunos de los microtúbulos se unen a los cromosomas.
- En la metafase, todos los cromosomas duplicados se alinean en la parte intermedia entre los polos del huso.
- En la anafase, los microtúbulos separan a las cromátidas hermanas de cada cromosoma y las jalan hacia polos opuestos del huso.
- En la telofase, dos grupos de cromosomas llegan a los polos del huso, uno a cada polo y se forma una nueva cubierta nuclear en torno a cada grupo.
- De este modo se forman dos nuevos núcleos. Cada uno con el mismo número de cromosomas que el núcleo de la célula original.



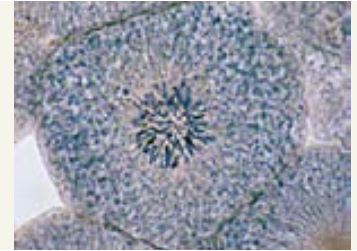
A Profase temprana

La mitosis se inicia. En el núcleo, la cromatina comienza a adquirir apariencia granulosa al organizarse y condensarse. El centrosoma se duplica.



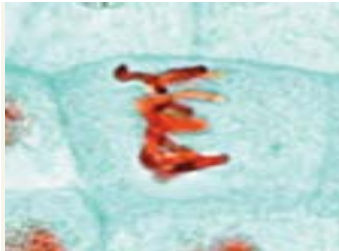
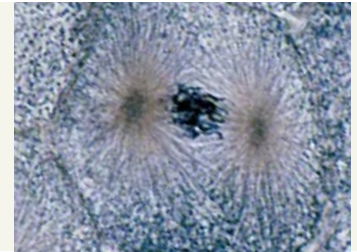
B Profase

Los cromosomas se hacen visibles como estructuras discretas al condensarse más. Los microtúbulos se ensamblan y desplazan uno de los dos centrosomas a cada lado opuesto del núcleo y la cubierta nuclear se rompe.



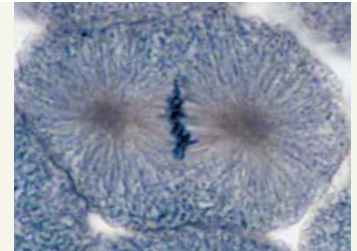
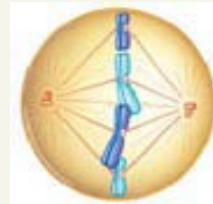
C Transición a la metafase

La cubierta nuclear desaparece y los cromosomas se encuentran en su estado más condensado. Los microtúbulos del huso bipolar se ensamblan y unen las cromátidas hermanas a polos opuestos del huso.



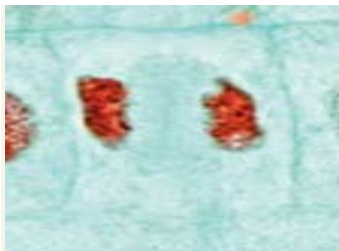
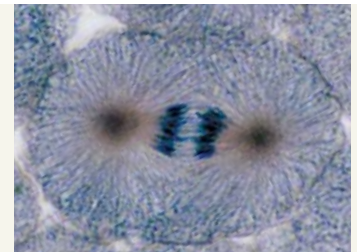
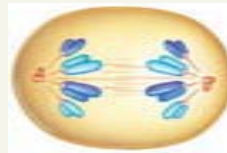
D Metafase

Todos los cromosomas se alinean en la parte media entre los polos del huso. Los microtúbulos unen cada cromátida a uno de los polos del huso, y a su hermana al polo opuesto.



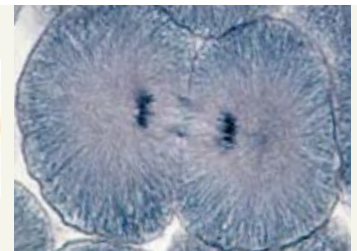
E Anafase

Las proteínas motoras que se desplazan a lo largo de los microtúbulos del huso arrastran las cromátidas hacia los polos del huso, y las cromátidas hermanas se separan. Cada cromátida hermana constituye ahora un cromosoma separado.



F Telofase

Los cromosomas llegan a los polos del huso y se descondensan. Se inicia la formación de una cubierta nuclear en torno a cada grupo; se ensambla nueva membrana plasmática entre ellos y así termina la mitosis.



■ En la mayoría de los eucariontes, el citoplasma de la célula se divide entre la etapa tardía de la anafase y el final de la telofase, aunque el mecanismo de división difiere.

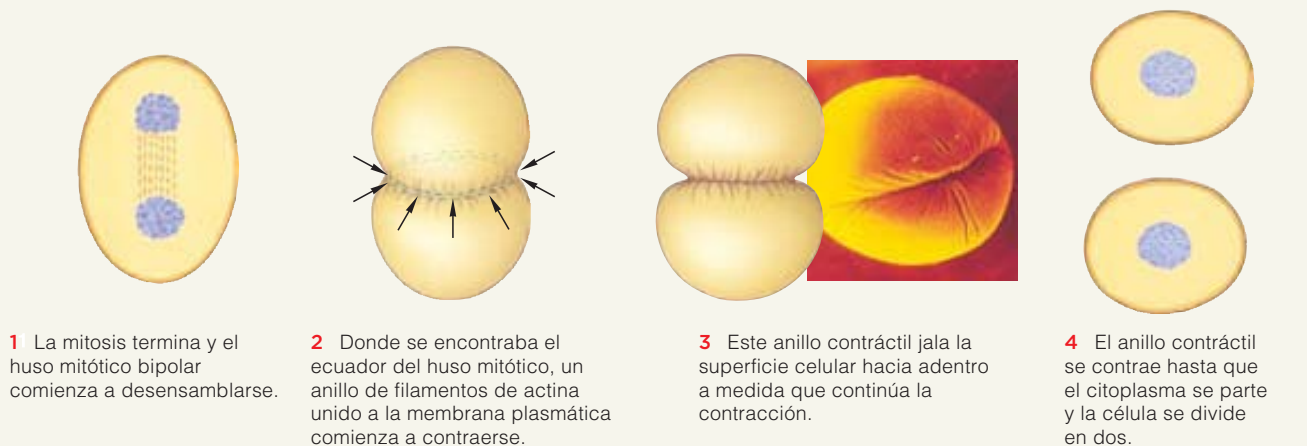
■ Conexión con Pared primaria 4.12, Citoesqueleto 4.13.

División de las células animales

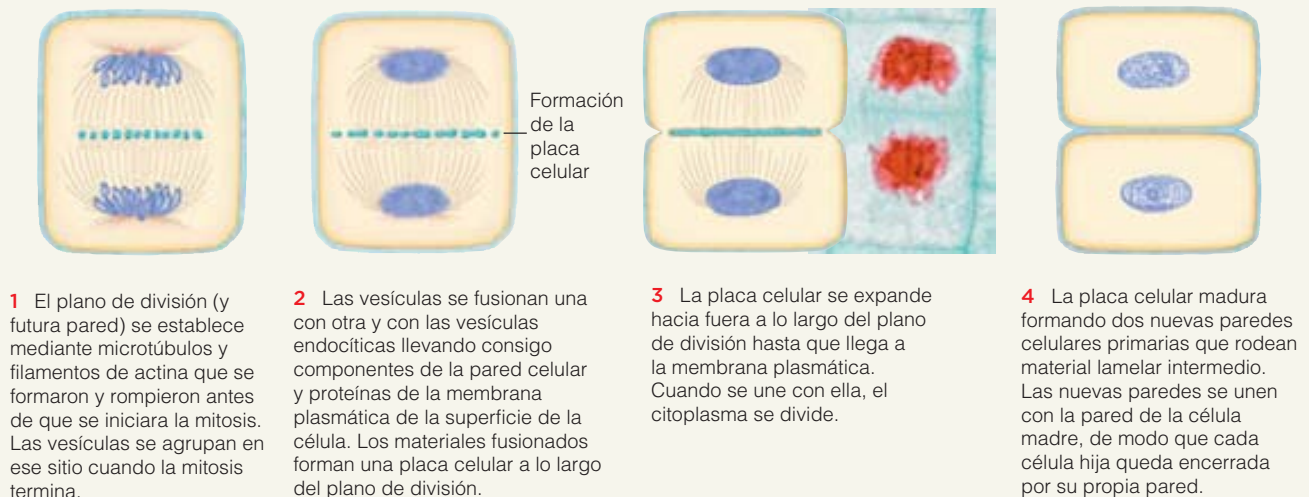
El citoplasma de la célula suele dividirse tras la mitosis. El proceso de división del citoplasma o **citocinesis** difiere en los diversos eucariontes. Las células animales típicas dividen su citoplasma en dos. La membrana plasmática comienza a hundirse hacia el interior formando un surco pequeño entre los polos del huso mitótico (figura 9.7a), el cual se llama pliegue de escisión y constituye la primera

señal visible de que el citoplasma se está dividiendo. Este pliegue avanza hasta que abarca toda la célula y al hacerlo se hace más profundo a lo largo del plano que corresponde al antiguo ecuador del huso mitótico (la parte media entre los polos).

¿Qué es lo que ocurre? La corteza celular, que es una malla de elementos de citoesqueleto por debajo de la membrana plasmática, incluye una banda de filamentos de actina y miosina que recubre la parte media de la célula. La hidrólisis del ATP hace que estos filamentos interactúen, igual que ocurre en las células musculares; la interacción da como resultado una contracción. Esa banda de filamentos llamada **anillo contráctil** está anclada en la membrana plasmática y al encogerse la arrastra hacia adentro hasta que el citoplasma (y la célula) se divide en dos (figura 9.7a).



A Formación del anillo contráctil



B Formación de la placa celular

Figura 9.7 Animada División del citoplasma de una célula animal (a) y una célula vegetal (b).

De este modo se forman dos nuevas células y cada una tiene un núcleo y parte del citoplasma de la célula madre y está recubierta por su propia membrana plasmática.

División de las células vegetales

Las células vegetales en división afrontan un reto especial. A diferencia de la mayoría de las células animales, las células vegetales quedan unidas entre sí y organizadas en tejidos durante su desarrollo. Así, el crecimiento de la planta ocurre principalmente en el sentido de la división celular y la orientación de división de cada célula es crítica para la constitución de la planta.

En consecuencia, las plantas tienen un paso adicional en la citocinesis. Los microtúbulos por debajo de la membrana plasmática de la célula vegetal ayudan a orientar las fibras de celulosa en la pared celular. Antes de la profase, estos microtúbulos se desensamblan y después se reensamblan formando una banda densa en torno al núcleo a lo largo de la división futura. La banda, que también incluye filamentos de actina, desaparece conforme se forman los microtúbulos del huso mitótico bipolar. Por detrás queda una zona donde hay agotamiento de actina. Esta zona constituye el plano en el cual ocurrirá la división del citoplasma (figura 9.7b).

El mecanismo de anillo contráctil que funciona en las células animales no sería útil en una célula vegetal. La fuerza de contracción de los microfilamentos no es suficiente para dividir las paredes de las células vegetales, que son rígidas por la celulosa y la lignina con frecuencia presentes.

Al final de la anafase en una célula vegetal se forma un conjunto de microtúbulos cortos en ambos lados del plano de división. A continuación, estos microtúbulos guían a las vesículas, derivadas de los cuerpos de Golgi, y a la superficie de la célula al plano de división. En ese sitio, las vesículas y su contenido para construcción de pared, comienzan a fusionarse en una **placa celular** con forma de disco.

La placa crece hacia el exterior hasta que sus bordes llegan a la membrana plasmática y se une con ella, partiendo el citoplasma. Con el tiempo, la placa celular da lugar a una pared celular primaria que se mezcla con las paredes de la célula madre. Así, al terminar la división cada célula descendiente, queda rodeada de su propia membrana plasmática y su propia pared celular.

¡Observa cuidadosamente el proceso!

Date un momento para visualizar las células que constituyen las palmas de tu mano, tus pulgares y tus dedos. Ahora, imagina las divisiones mitóticas que produjeron tantas generaciones de células anteriores mientras te estabas desarrollando en el vientre de tu madre (figura 9.8). Agradece a los mecanismos que condujeron con precisión a la formación de las partes de tu cuerpo en el momento y el sitio correctos. ¿Cómo fue esto? La supervivencia del individuo depende de que los eventos del ciclo celular se realicen en el momento oportuno. En caso de que el ciclo

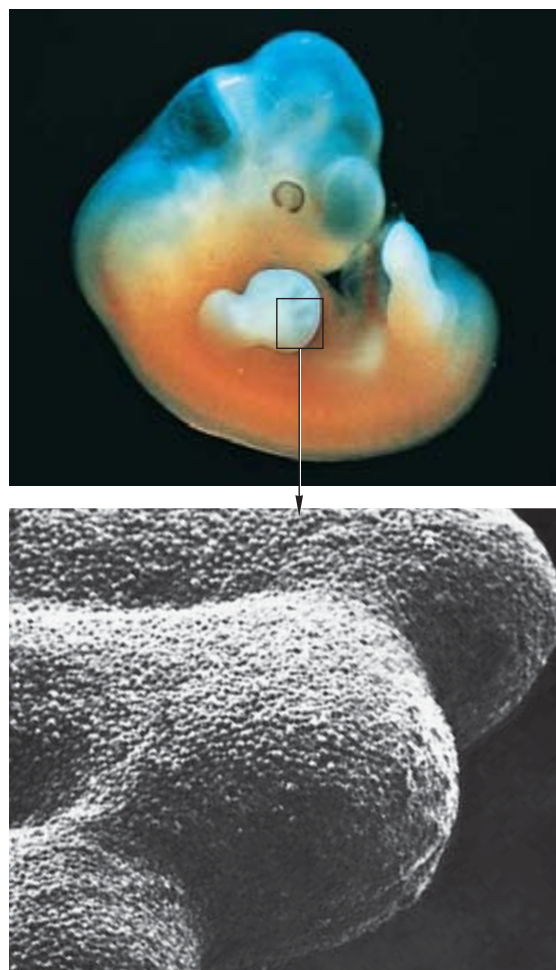


Figura 9.8 Estructura membranosa del embrión humano que da lugar a la mano por mitosis, divisiones del citoplasma y otros procesos. Esta microfotografía obtenida con microscopio de barrido electrónico revela las células individuales.

celular no proceda correctamente, la célula podría comenzar a dividirse de manera incontrolada. Esas divisiones sin control pueden destruir los tejidos y, en último término, al individuo.

Para repasar en casa

¿Cómo se dividen las células?

- Después de la mitosis el citoplasma de la célula madre de manera típica se divide en dos células descendientes, cada una con núcleo propio. La citocinesis o proceso de división del citoplasma, difiere entre los distintos tipos de células eucariontes.
- En las células animales, un anillo contráctil divide el citoplasma. La banda de filamentos de actina que recubre la parte media de la célula se contrae dividiendo en dos al citoplasma.
- En las células vegetales, la placa celular que se forma entre los polos del huso mitótico divide el citoplasma llegando a la pared de la célula madre y conectándose con ella.

- En ocasiones poco frecuentes, los controles de la división celular se pierden. Esto puede ocasionar cáncer.
- Conexiones con Receptores 5.2, Enzimas y radicales libres 6.3, Radiación ultravioleta 7.1.

Repaso del ciclo celular Cada segundo, millones de células de la piel, la médula ósea, el recubrimiento intestinal, el hígado y otros sitios se dividen para reemplazar a sus predecesoras desgastadas, muertas o a punto de morir. No se dividen al azar. Diversos mecanismos controlan la replicación del ADN y el momento en que se inicia y termina la división celular.

¿Qué ocurre cuando algo funciona mal? Supongamos que las cromátidas hermanas no se separan como deberían durante la mitosis. Como resultado, una célula descendiente termina con demasiados cromosomas y la otra con muy pocos. O supongamos que el ADN se daña cuando un cromosoma se duplica. El ADN también puede dañarse debido a radicales libres (sección 6.3), productos químicos

o asaltos del entorno, como radiación ultravioleta (sección 7.1). Dichos problemas son frecuentes e inevitables, pero la célula no funcionará adecuadamente a menos que se contrarresten con rapidez.

El ciclo celular tiene puntos de verificación incluidos que permiten la corrección de problemas antes de que dicho ciclo avance. Ciertas proteínas son producto de los genes de los puntos de verificación, monitorean si el ADN de la célula se copió en su totalidad, si se encuentra dañado, e inclusive si las concentraciones de nutrientes son suficientes para que se realice el crecimiento de la célula. Dichas proteínas interactúan para que el ciclo celular avance, se retrase o se detenga (figura 9.9).

Por ejemplo, algunos productos de genes de puntos de verificación son las cinasas. Este tipo de enzima activa otras moléculas transfiriéndoles un grupo fosfato. Cuando el ADN está roto o incompleto, las cinasas activan ciertas proteínas en una cascada de eventos de señalización que, en último término, detiene el ciclo celular o provoca que la célula muera.

Otro ejemplo son los productos de genes de punto de verificación llamados **factores de crecimiento**, que activan genes que estimulan a las células para crecer y dividirse. Cierta tipo, un factor de crecimiento epidérmico, activa una cinasa enlazándose con receptores de células blancas en los tejidos epiteliales. El enlace es una señal para que la mitosis se inicie.

Fallos en el punto de control y tumores En ocasiones un gen de puntos de control experimenta mutación, de modo que la proteína que produce ya no funciona correctamente, y como resultado la célula se salta la interfase y ocurre la división una y otra vez sin periodo de reposo. O bien, el ADN se encuentra dañado y es copiado y queda empacado en las células descendientes. En otros casos, la mutación altera los mecanismos de señalización que hacen que la célula anormal cometa suicidio (estudiaremos más a fondo la apoptosis o mecanismo de autodestrucción celular en la sección 27.6).

Cuando falla un mecanismo de punto de control, la célula pierde control sobre su ciclo. Los descendientes de dicha célula pueden formar un **tumor** (una masa anormal) en el tejido circundante (figuras 9.10-9.12).

Los genes con mutaciones en el punto de control se asocian con aumento del riesgo de formación de tumores, y en ocasiones se transmiten en las familias. Generalmente, uno o más productos de genes de puntos de control faltan en las células tumorales. Los productos de gen de punto de verificación que inhibe la mitosis se llaman supresores tumorales, porque se forman tumores cuando faltan. Los genes de punto de verificación que codifican proteínas que estimulan la mitosis se llaman protooncogenes (del griego *onkos*, o tumor); las mutaciones que alteran sus productos o la tasa a la cual se fabrican puede transformar una célula normal en célula tumoral.

Los lunares y otros tumores son **neoplasma**: masas anormales de células que han perdido el control sobre la manera en que crecen y se dividen. Los lunares cutáneos comunes son neoplasias no cancerosas o benignas, que crecen muy lentamente, y las células retienen sus proteínas de reconocimiento superficial que las mantienen en su tejido original (figura 9.11). A menos que un neoplasma benigno crezca demasiado o produzca irritación, no constituye amenaza para el cuerpo.

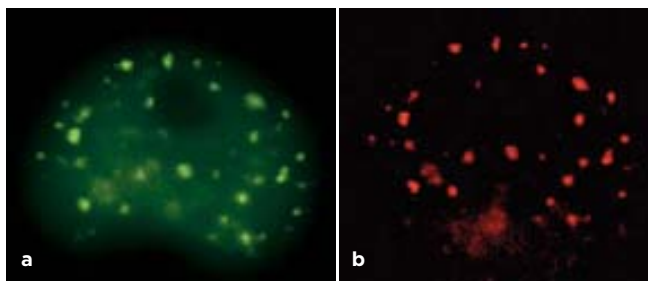


Figura 9.9 Productos proteicos de genes de puntos de control en acción. Una forma de radiación dañó el ADN de ese núcleo. (a) Los puntos verdes señalan la ubicación de la proteína *53BP1*, y (b) los puntos rojos señalan la ubicación de otra proteína, *BRCA1*. Ambas proteínas se han agrupado en torno a la ruptura del mismo cromosoma en el mismo núcleo. La acción integrada de estas proteínas y otras más, bloquea la mitosis hasta que se arreglan las rupturas del ADN.

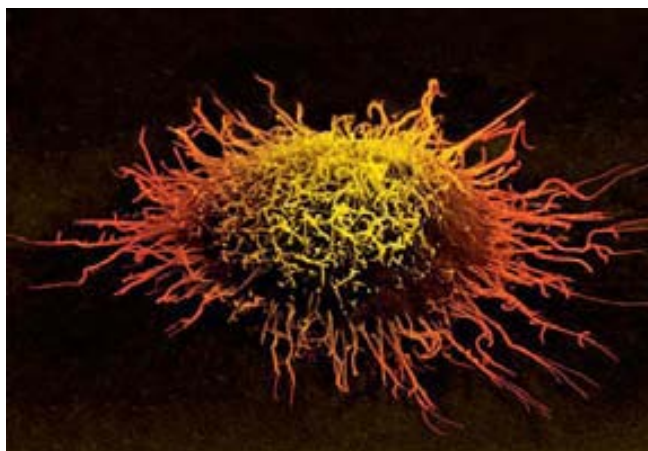


Figura 9.10 Microfotografía obtenida con microscopio electrónico de la superficie de una célula de cáncer cervical, tipo de célula maligna que ocasionó la muerte de Henrietta Lacks.

Características del cáncer Un neoplasma maligno es aquél peligroso para la salud. El **cáncer** se produce cuando las células que se dividen anormalmente en un neoplasma maligno alteran los tejidos del cuerpo desde el punto de vista físico y metabólico. Estas células típicamente desfiguradas pueden desprenderse de sus tejidos originales pasando por los vasos sanguíneos y linfáticos para invadir otros tejidos donde no pertenecen (figura 9.11). Las células cancerígenas de manera típica presentan las tres siguientes características:

Primero, las células cancerígenas crecen y se dividen anormalmente. Los controles que usualmente impiden que las células crezcan demasiado en los tejidos se pierden, de modo que las poblaciones de células cancerígenas pueden alcanzar densidades sumamente altas. El número de vasos sanguíneos o capilares que transportan la sangre a la masa de células en crecimiento también aumenta de manera anormal.

Segundo, las células cancerígenas a menudo tienen membrana plasmática y citoplasma alterados. La membrana quizá presente fugas y tenga proteínas modificadas o faltantes. El citoesqueleto puede estar encogido, desorganizado o ambas cosas. El balance del metabolismo a menudo se desplaza, como ocurre por mayor uso de formación de ATP a través de la fermentación en vez de la respiración aerobia.

Tercero, las células cancerígenas con frecuencia tienen menor capacidad para adherencia. Como sus proteínas de reconocimiento están alteradas o faltan, no necesariamente quedan ancladas en el tejido correcto y pueden desprenderse y establecer colonias en tejidos distantes. Este proceso de migración anormal de células e invasión de tejidos recibe el nombre de metástasis.

A menos que se destruyan por quimioterapia, intervención quirúrgica u otro procedimiento, las células cancerígenas pueden hacer que el individuo muera de manera dolorosa. Cada año, los cánceres provocan de 15 a 20% de todas las muertes humanas solamente en países en desarrollo. Los cánceres no constituyen únicamente un problema humano. Se sabe que ocurren en la mayoría de las especies animales estudiadas hasta la fecha.

El cáncer es un proceso de pasos múltiples. Los investigadores ya conocen diversas mutaciones que contribuyen a su desarrollo, y trabajan para identificar fármacos que tomen como blanco y destruyan las células cancerígenas o impidan su división.

Por ejemplo, las células HeLa fueron empleadas en pruebas tempranas con taxol, fármaco que impide que los microtúbulos se desensamblen y, por lo tanto, impiden la mitosis. La división frecuente de las células cancerígenas las hace más vulnerables a este veneno que a las células normales. Quizá este tipo de investigaciones permita obtener fármacos que detengan el cáncer. Examinaremos más a fondo este tema en capítulos posteriores.

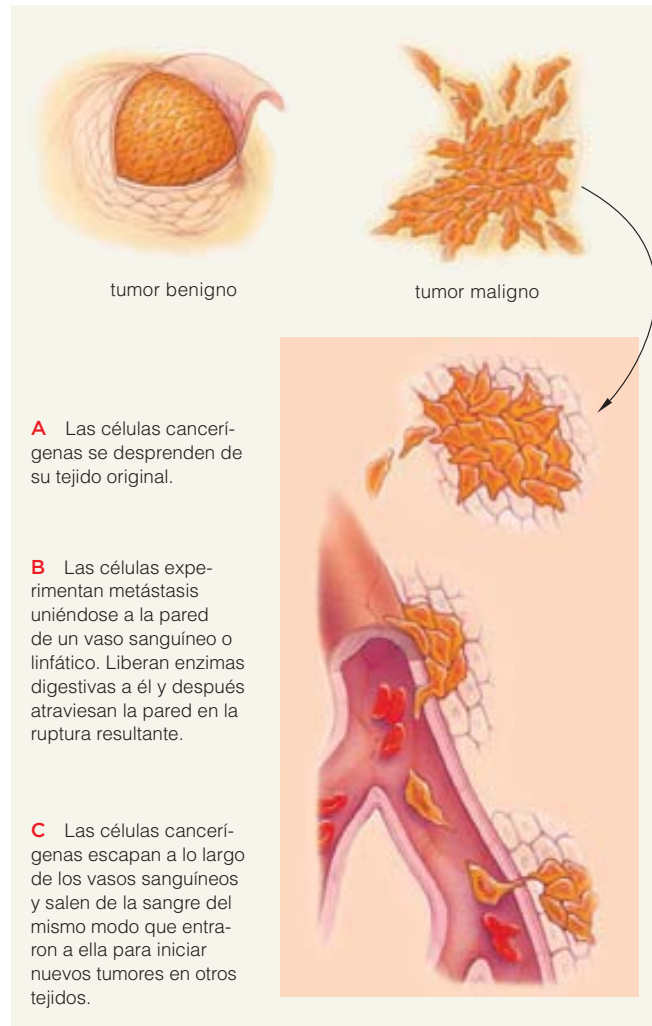


Figura 9.11 Animada Comparación de tumores benignos y malignos. Los tumores benignos de manera típica son de crecimiento lento y permanecen en su tejido original. Las células de un tumor maligno migran anormalmente por el cuerpo y establecen colonias aun en tejidos distantes.



Figura 9.12 Cánceres cutáneos. **(a)** El carcinoma de células basales es el tipo más común. Este cáncer de crecimiento lento que forma un macizo elevado de manera típica no tiene color o es rojo marrón, o negro.

(b) La segunda forma más común de cáncer cutáneo es el carcinoma de células escamosas. Este crecimiento color rosado, firme al tacto, crece rápido bajo la superficie de la piel expuesta al sol.

(c) El melanoma maligno se disemina más rápido. Las células forman macizos oscuros en forma de costra. Pueden producir comezón como si fuera un piquete de insecto y sangran con facilidad.

Las células HeLa se dividen de manera rápida e indefinida, de modo que es notablemente difícil contenerlas. Incluso con prácticas cuidadosas de laboratorio, las células HeLa tienden a infestar otros linajes celulares cultivados en el mismo, y con rapidez crecen más que las otras células. La mayoría de las células tienen apariencia similar en el cultivo de tejido, de modo que quizá no se detecte la contaminación. Los investigadores descubrieron cuán fácil era propagar las células HeLa en la década de 1970, al observar que docenas de linajes celulares de diversas fuentes (hasta uno de cada tres) no eran lo que se suponía debían ser. Los linajes fueron dominados totalmente por células HeLa. Esta observación indicó que durante décadas de investigación se habían empleado linajes contaminados.

¿Por qué opción votarías?

Las células HeLa son vendidas a nivel mundial por compañías que se dedican al cultivo de células. ¿Consideras que la familia de Henrietta Lacks (*derecha*) debería compartir las utilidades de dichas ventas? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea.



Resumen

Sección 9.1 Por procesos de reproducción, los padres producen una nueva generación de individuos similares a sí mismos. La división celular constituye el puente entre generaciones. Cuando una célula se divide, cada célula descendiente recibe el número necesario de moléculas de ADN y algo de citoplasma.

Las células eucariontes experimentan mitosis, meiosis o ambas. Por estos mecanismos de división nuclear, los cromosomas duplicados de la célula original forman dos nuevos núcleos, y el citoplasma se divide por otro mecanismo. Las células procariontes se dividen por un proceso distinto.

La **mitosis**, seguida por división del citoplasma, constituye la base del crecimiento, del reemplazo celular y de la reparación de tejidos en especies multicelulares; también es la base de la reproducción asexual en muchas especies unicelulares y multicelulares.

La **meiosis** es la base de la reproducción sexual en los eucariontes y precede la formación de gametos o esporas sexuales.

Un cromosoma eucarionte es una molécula de ADN y muchas **histonas** y otras proteínas asociados a ella. Las proteínas organizan estructuralmente el cromosoma y afectan su acceso a sus genes. La unidad más pequeña de organización, llamado **nucleosoma**, es un conjunto de ADN de doble cadena que da dos vueltas y media en torno a un conjunto central de histonas.

Al duplicarse el cromosoma, consta de dos **cromátidas hermanas**, cada una con un cinetocoro (sitio de unión para microtúbulos). Las cromátidas hermanas permanecen unidas en su **centrómero** hasta etapa tardía de la mitosis (o meiosis).

■ Usa la animación de CengageNOW para explorar la organización estructural de los cromosomas.

Sección 9.2 El **ciclo celular** se inicia cuando se forma una nueva célula, pasa por la interfase y termina cuando la célula se reproduce por división nuclear y del citoplasma. La mayoría de las actividades celulares se realizan en la **interfase**, al crecer duplica aproximadamente el número de los componentes de su citoplasma, y después duplica sus cromosomas.

El **número de cromosomas** es la suma de todos los cromosomas en las células de un tipo específico. Por ejemplo, el número de cromosomas en las células del cuerpo humano es 46. Estas células tienen dos cromosomas de cada tipo, de modo que son **diploides**.

■ Usa la interacción de CengageNOW para investigar las etapas del ciclo celular.

Sección 9.3 La mitosis es un mecanismo de división celular que mantiene el número de cromosomas. Procede en las siguientes cuatro etapas secuenciales:

Profase. Los cromosomas duplicados comienzan a condensarse. Se ensamblan los microtúbulos formando un **huso mitótico bipolar**, y se rompe la envoltura nuclear. Algunos microtúbulos que se extienden de un polo del huso se unen a una cromátida de cada cromosoma; otros que se extienden desde el polo opuesto del huso se unen a la cromátida hermana. Otros microtúbulos se extienden desde ambos polos y crecen hasta empalmarse en el ecuador del huso.

Metafase. Todos los cromosomas quedan alineados en el ecuador del huso.

Anafase. Las cromátidas hermanas de cada cromosoma se desprenden una de otra, y los microtúbulos del huso comienzan a desplazarlas hacia polos opuestos del huso. Los microtúbulos empalmados en el ecuador del huso se desplazan uno más allá del otro, apartando los polos entre sí. Las proteínas motoras impulsan todos estos movimientos.

Telofase. Un grupo de cromosomas que constan de un conjunto completo de cromosomas llega a cada polo del huso. Se forma una cubierta nuclear en torno a cada grupo, dando lugar a dos nuevos núcleos. Ambos tienen el número de cromosomas de la célula original.

■ Usa la animación de CengageNOW para ver cómo se realiza la mitosis.

Sección 9.4 La mayoría de las células se dividen en dos después de que el núcleo se divide. Los mecanismos de **citocinesis** o división del citoplasma son distintos. En las células animales, un **anillo contráctil** de microfilamentos que forma parte de la corteza de la célula jala la membrana plasmática hacia adentro hasta que el citoplasma se divide en dos. En las células vegetales, una banda de microtúbulos y microfilamentos que se forma en torno al núcleo antes de la mitosis marca el sitio donde se forma una nueva **placa celular**, la cual se expande hasta transformarse en una pared, que parte el citoplasma al fusionarse con la pared de la célula original.

■ Compara la división del citoplasma de células vegetales y animales con la animación de CengageNOW.

Sección 9.5 Los productos de genes de puntos de verificación, como los **factores de crecimiento**, controlan el ciclo celular. Las mutaciones de genes en puntos de verificación provocan **tumores (neoplasmas)** al alterar los controles normales. El **cáncer** es un proceso de varios pasos que incluye células alteradas que crecen y se dividen anormalmente. Las células cancerígenas pueden experimentar metástasis o desprenderse y colonizar tejidos distantes.

■ Usa la animación de CengageNOW para ver cómo se diseminan los cánceres a todo el cuerpo.

Ejercicio de análisis de datos

A pesar de su notable capacidad para contaminar otros linajes celulares, las células HeLa continúan constituyendo una herramienta muy útil en las investigaciones del cáncer. Recientemente descubrieron, por ejemplo, que las células HeLa pueden tener un número variable de cromosomas. El panel de cromosomas de la figura 9.13, publicado originalmente en 1989, muestra todos los cromosomas de una sola célula HeLa en metafase.

1. ¿Qué número de cromosomas hay en esta célula HeLa?
2. ¿Cuántos cromosomas adicionales tienen estas células, en comparación con células humanas normales?
3. ¿Puedes saber que estas células provienen de una mujer? ¿Cómo lo sabes?

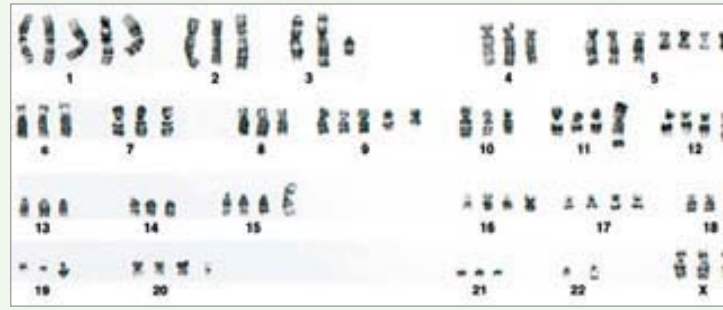
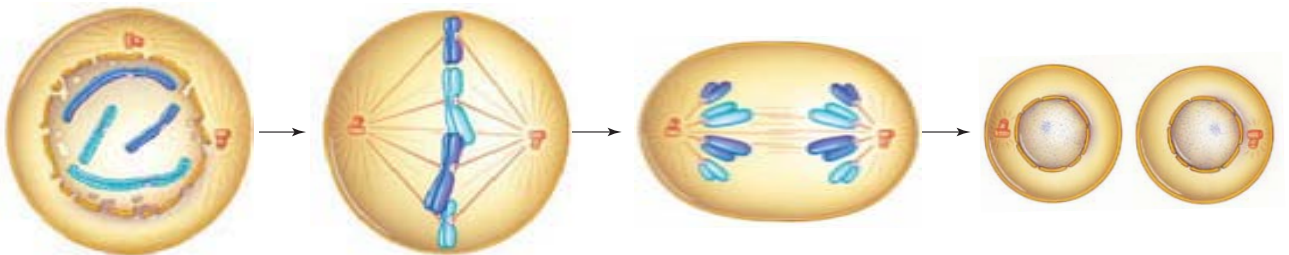


Figura 9.13 Cromosomas de una célula de linaje HeLa.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. La mitosis y la división del citoplasma tienen funciones en _____.
 - a. la reproducción asexual de eucariontes unicelulares
 - b. el crecimiento y la reparación de tejidos en especies multicelulares
 - c. la formación de gametos en procariontes
 - d. tanto a como b
2. Un cromosoma duplicado tiene _____ cromátida(s)
 - a. una
 - b. dos
 - c. tres
 - d. cuatro
3. La unidad básica que organiza estructuralmente un cromosoma eucarionte es _____.
 - a. el enrollamiento
 - b. el huso mitótico
 - c. de orden más alto
 - d. el nucleosoma
4. El número de cromosomas es _____.
 - a. la suma de todos los cromosomas en una célula de determinado tipo
 - b. un rasgo identificable de cada especie
 - c. preservado por la mitosis
 - d. todos los anteriores
5. Una célula somática que tiene dos cromosomas de cada tipo también tiene un número de cromosomas _____.
 - a. diploide
 - b. haploide
 - c. tetraploide
 - d. anormal
6. La interfase forma parte del ciclo celular cuando _____.
 - a. una célula deja de funcionar
 - b. una célula forma su huso mitótico
 - c. una célula crece y duplica su ADN
 - d. la mitosis se lleva a cabo
7. Después de la mitosis, el número de cromosomas de las dos nuevas células es _____ que el de la célula original.
 - a. el mismo que
 - b. la mitad de
 - c. está reordenado en comparación con
 - d. es el doble en comparación con
8. Di el nombre de las fases en el siguiente diagrama de la mitosis



9. Sólo _____ no constituye una etapa de la mitosis.
 - a. la profase
 - b. la interfase
 - c. la metafase
 - d. la anafase
10. ¿Cuál de los siguientes es un subconjunto de los otros dos?
 - a. el cáncer
 - b. un neoplasma
 - c. un tumor
11. Nombra un tipo de producto de gen de punto de control.
12. Relaciona cada etapa de la siguiente columna con los eventos de la columna de la derecha.

_____ metafase	a. las cromátidas hermanas se separan
_____ profase	b. los cromosomas comienzan a condensarse
_____ telofase	c. se forman nuevos núcleos
_____ anafase	d. todos los cromosomas duplicados se alinean en el ecuador del huso mitótico

■ Visita [CengageNOW](https://www.cengage.com) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. El fármaco anticancerígeno taxol fue aislado por primera vez de sauces llorones del Pacífico (*Taxus brevifolia*), los cuales son árboles de crecimiento lento (*derecha*). La corteza de aproximadamente seis sauces llorones suministró suficiente taxol para tratar a un paciente, pero al quitar la corteza a los árboles éstos murieron. Afortunadamente el taxol se produce en la actualidad usando células vegetales que crecen en grandes recipientes, en vez de árboles. ¿Qué retos crees que fue necesarios vencer para lograr que las células vegetales crecieran y se dividieran en los laboratorios?
2. Supongamos que tienes un método para medir la cantidad de ADN en una célula durante el ciclo celular. Primero mide la cantidad en la fase G1. ¿En qué puntos del resto del ciclo observarás un cambio en la cantidad de ADN por célula?



La meiosis y la reproducción sexual

IMPACTOS Y PROBLEMAS

¿Por qué sexo?

Si la función de la reproducción es la perpetuación del material genético de la especie, un individuo que se reprodujera asexualmente llevaría ventaja en la carrera evolutiva. En la reproducción asexual toda la información genética del individuo es transmitida a todos sus descendientes. En la reproducción sexual, la información genética de ambos padres se combina (figura 10.1), de modo que únicamente la mitad de la información genética de cada progenitor es transmitida al hijo.

¿Para qué sirven las relaciones sexuales? La variación en formas y combinaciones de rasgos hereditarios es típica de las poblaciones que se reproducen sexualmente. Recuerda que en la sección 1.4 vimos que algunas formas de rasgos son más adaptables que otras a las condiciones del entorno. Si las condiciones cambian, ciertos descendientes, de los individuos que se reproducen sexualmente presentarán algunos rasgos o combinaciones de ellos que les ayuden a sobrevivir al cambio. Todos los descendientes de los individuos que se reproducen asexualmente se encuentran adaptados a su entorno del mismo modo; resultan igualmente vulnerables a cambios en el mismo.

Otros organismos forman parte del entorno y también pueden cambiar. Por ejemplo, piensa en los depredadores y sus presas, como el caso de los zorros y los conejos. Cuando un conejo corre más rápido que los demás y escapa de los zorros, tendrá mejores probabilidades de escapar, sobrevivir y transmitir la base genética de esa capacidad a sus descendientes. Así, en el transcurso de muchas generaciones, los conejos descendientes correrían más rápido. Si un zorro es mejor que otros para alcanzar a los conejos que corren más rápido, tiene más probabilidades de comer, sobre-

vivir y transmitir la base genética de esta capacidad depredadora a sus descendientes. Así, con el transcurso de muchas generaciones, quizá sus descendientes corran más rápido. A medida que una especie sufre modificaciones, también ocurre lo mismo con la otra, y este concepto recibe el nombre de “la Reina Roja”, nombre derivado del libro de Lewis Carroll *A través del espejo*. En el libro, la reina de corazones dice a Alicia: “Es necesario que corras todo lo que puedas para continuar en el mismo sitio”.

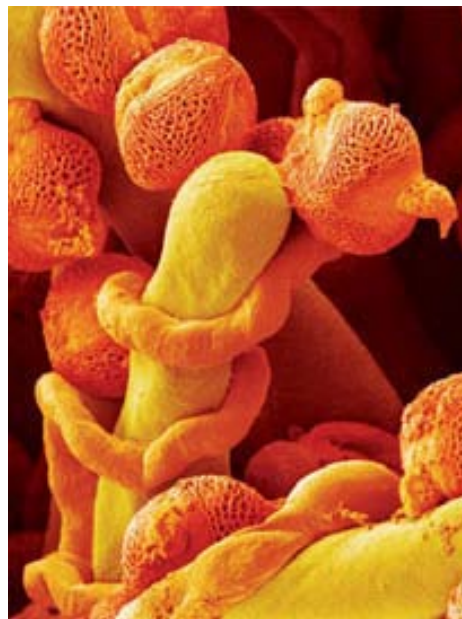
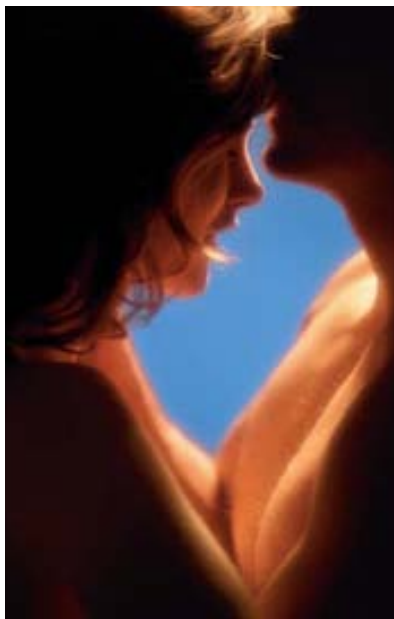
Un carácter adaptativo tiende a diseminarse más rápidamente en una población que se reproduce sexualmente que en otra que se reproduce asexualmente. ¿A qué se debe esto? En la reproducción asexual pueden surgir nuevas combinaciones de caracteres únicamente por mutaciones. Un rasgo adaptativo se perpetúa junto con el mismo conjunto de otros rasgos, sean o no adaptativos, hasta que ocurra otra mutación. En contraste, en la reproducción sexual se mezcla información genética de los individuos que a menudo presentan distintas formas de los caracteres, se forman conjuntos de caracteres adaptativos y se separan los caracteres adaptativos de aquellos que constituyen una mala adaptación en un número mucho menor de generaciones que cuando ocurre esto únicamente por mutación.

Sin embargo, una velocidad más rápida para lograr poblaciones con diversidad genética no implica que la reproducción sexual gane en la carrera evolutiva. En términos del número de individuos y el tiempo que sus linajes han perdurado, los organismos más exitosos en la Tierra son las bacterias, las cuales se reproducen más a menudo simplemente copiando su ADN y dividiéndose.

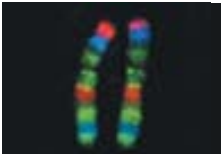
¡Mira el video!

Figura 10.1 Momentos en las etapas de la reproducción sexual, proceso por el cual se combina el material genético de dos organismos.

La foto de la *derecha* muestra granos de polen (*anaranjados*) germinando sobre carpelos de flor (*amarillo*). Los tubos de polen con gametos masculinos en el interior crecen a partir de los granos de polen hacia los tejidos del ovario que albergan los gametos femeninos de la flor.



Conceptos básicos



Reproducción sexual contra asexual

En la reproducción asexual, un padre transmite información genética (ADN) a los descendientes. En la reproducción sexual, los descendientes heredan ADN de ambos padres, quienes generalmente difieren en cierto número de alelos. Los alelos son formas alternativas de un mismo gen.

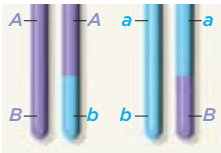
Sección 10.1



Etapas de la meiosis

La meiosis reduce el número de cromosomas. Ocurre únicamente en células destinadas a la reproducción sexual. La meiosis distribuye los cromosomas de las células reproductivas en cuatro núcleos haploides.

Secciones 10.2, 10.3



Recombinaciones y rearrreglos de cromosomas

Durante la meiosis, cada par de cromosomas paternos y maternos intercambian segmentos. Después, cada cromosoma es segregado aleatoriamente en uno de los nuevos núcleos. Ambos procesos conducen a combinaciones novedosas de alelos (y rasgos) entre los descendientes.

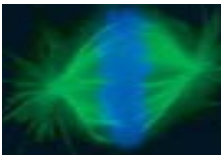
Sección 10.4



Reproducción sexual dentro del contexto de los ciclos de vida

Los gametos se forman por distintos mecanismos en machos y hembras. En la mayoría de las plantas, la formación de esporas y otros eventos intervienen entre la meiosis y la formación de gametos.

Sección 10.5



Comparación de la mitosis y la meiosis

La meiosis quizá se haya originado por remodelación evolutiva de los mecanismos ya existentes para la mitosis y, antes de eso, para la reparación del ADN dañado.

Sección 10.6

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo examinaremos de nuevo el concepto de reproducción introducido en la sección 1.2. Aquí describiremos en detalle la base celular de la reproducción sexual, y comenzaremos a explorar los amplios efectos de los rearrreglos genéticos: proceso que introduce variaciones en los rasgos de los descendientes (1.4).
- Repasaremos los microtúbulos que desplazan los cromosomas (4.13, 9.3). Asegúrate de comprender bien la organización estructural de los cromosomas (9.1) y el número de cromosomas (9.2).
- También será necesario que recuerdes la división del citoplasma (9.4) y los productos de los genes de control (9.5) que monitorean y reparan el ADN cromosomal durante el ciclo celular.

¿Por qué opción votarías? Los investigadores japoneses crearon con éxito un ratón “sin padre” a partir de material genético del óvulo de dos hembras. El ratón es saludable y fértil. ¿Consideras necesario impedir que los investigadores intenten el mismo proceso con óvulos humanos? Ve más detalles en CengageNOW, y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

10.1 Introducción de los alelos

- La reproducción asexual produce copias genéticamente idénticas del original. En contraste, la reproducción sexual introduce variación en las combinaciones de caracteres de los descendientes.
- Conexión con Diversidad 1.4.

Cada especie tiene un conjunto único de **genes**: regiones del ADN que codifican información acerca de los caracteres. Los genes del individuo contienen colectivamente la información necesaria para constituir un nuevo individuo. En la **reproducción asexual**, uno de los padres produce descendientes, de modo que todos ellos heredan el mismo número y tipo de genes. Entonces, haciendo a un lado las mutaciones, todos los descendientes de la reproducción asexual son copias genéticamente idénticas del padre o **clones**.

La herencia es mucho más compleja en la **reproducción sexual**, proceso que incluye la meiosis, formación de células reproductivas maduras, y la fertilización. En la mayoría de los eucariontes multicelulares que se reproducen por vía sexual, la primera célula del nuevo individuo tiene pares de genes, sobre pares de cromosomas. Típicamente, un cromosoma de cada par es de herencia materna y el otro, de herencia paterna (figura 10.2).

Si la información de cada gen de un par fuera idéntica, entonces, la reproducción sexual también produciría clones. Imagina esto: si toda la población humana constara de clones, todos tendríamos la misma apariencia. Pero los dos genes del par a menudo no son idénticos. ¿A qué se debe esto? De manera inevitable, las mutaciones se acumulan en los genes alterando permanentemente la información que lleva. Así, los dos genes de un par podrían “decir” cosas ligeramente distintas sobre determinado carácter. Cada forma alternativa de un

gen se llama **alelo**.

Los alelos influyen en las diferencias de miles de caracteres. Por ejemplo, el hecho de que tengan un hoyuelo en la barbilla o no, depende de los alelos que heredaste en la ubicación de cierto cromosoma. Un alelo dice “hoyuelo en la barbilla” y otro alelo dice “sin hoyuelo en la barbilla”. Los alelos son un motivo por el cual los individuos de una especie que se reproducen por vía sexual son diferentes. Los descendientes de quienes se reproducen por vía sexual heredan nuevas combinaciones de alelos, lo cual constituye la base de nuevas combinaciones de caracteres.

Para repasar en casa

¿Cómo introduce variación de caracteres la reproducción sexual?

- Los alelos son la base de los caracteres. La reproducción sexual da lugar a nuevas combinaciones de alelos (por lo tanto, nuevas combinaciones de caracteres) en los descendientes.

10.2 El papel de la meiosis

- La meiosis es un mecanismo de división nuclear que precede la división del citoplasma de células reproductivas inmaduras. Sólo tiene lugar en especies eucariontes que se reproducen sexualmente.
- Conexión con Número de cromosomas 9.2.

Recuerda que el número de cromosomas es la cantidad total de cromosomas en una célula de determinado tipo (sección 9.2). Una célula diploide tiene dos copias de cada cromosoma; típicamente, uno de cada tipo fue heredado de cada uno de los padres. Con excepción del apareamiento de cromosomas sexuales no idénticos, los cromosomas de un par son **homólogos**, lo cual significa que tienen la longitud, forma y conjunto de genes (*hom-* significa igual).

La mitosis mantiene el número de cromosomas. La **meiosis**, un proceso diferente de división nuclear, reduce la mitad del número de cromosomas, y tiene lugar en las células reproductivas inmaduras o células germinales, de los eucariontes multicelulares que se reproducen sexualmente. En los animales, la meiosis de las **células germinales** da lugar a estructuras reproductivas maduras llamadas **gametos**. (Las plantas siguen un proceso ligeramente distinto que discutiremos más adelante). Un espermatozoide es un tipo de gameto masculino, y un óvulo o huevo es un tipo de gameto femenino. Los gametos usualmente se forman dentro de estructuras reproductivas especiales u órganos (figura 10.3).

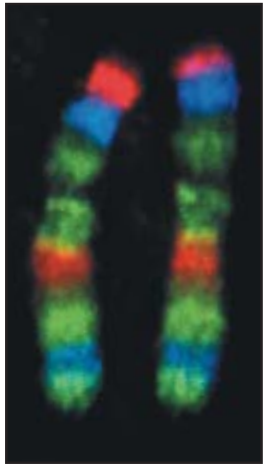


Figura 10.2 Un par de cromosomas materno y paterno. En esta microfotografía tienen apariencia idéntica, pero cualquier gen de uno de ellos puede diferir levemente al que se encuentra en su compañero.



Antera (sitio donde se encuentran las esporas sexuales que dan lugar a los espermatozoides)

Óvulos dentro del ovario (donde se forman las esporas sexuales que dan lugar a los huevos)

a Planta con flores



Testículo (donde se originan los espermatozoides)

b Macho humano



Ovario (donde se desarrollan los óvulos)

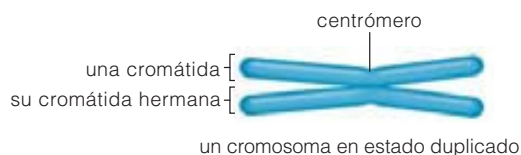
c Hembra humana

Figura 10.3 Ejemplos de órganos reproductivos donde se encuentran las células que dan lugar a los gametos.

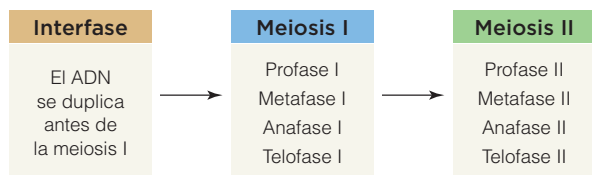
Los gametos tienen un solo conjunto de cromosomas, de modo que son **haploides** (n): su número de cromosomas es la mitad del número diploide ($2n$). Las células del cuerpo humano son diploides, con 23 pares de cromosomas homólogos (figura 10.4). La meiosis de una célula germinal humana normalmente produce gametos con 23 cromosomas: uno de cada par. El número de cromosomas diploides se restaura en la fecundación, cuando dos gametos haploides (un óvulo y un espermatozoide) se fusionan para formar un **cigoto** surge la primera célula del nuevo individuo.

Dos divisiones en vez de una

La meiosis se asemeja a la mitosis en ciertos aspectos. La célula duplica su ADN antes de que se inicie el proceso de división. Las dos moléculas de ADN y las proteínas a ellas asociadas permanecen unidas en el centrómero. Siempre y cuando permanezcan unidas, se denominan cromátidas humanas (sección 9.1).



Igual que en la mitosis, los microtúbulos del huso mitótico desplazan los cromosomas hacia polos opuestos de la célula. Sin embargo, la meiosis clasifica los cromosomas en nuevos núcleos dos veces. Dos divisiones nucleares consecutivas forman cuatro núcleos haploides. Típicamente no hay interfase entre las dos divisiones, llamadas meiosis I y II:



En la meiosis I, cada cromosoma duplicado se alinea con su compañero, homólogo con homólogo. Después de clasificarse y ordenarse de este modo, cada cromosoma homólogo es alejado de su compañero.

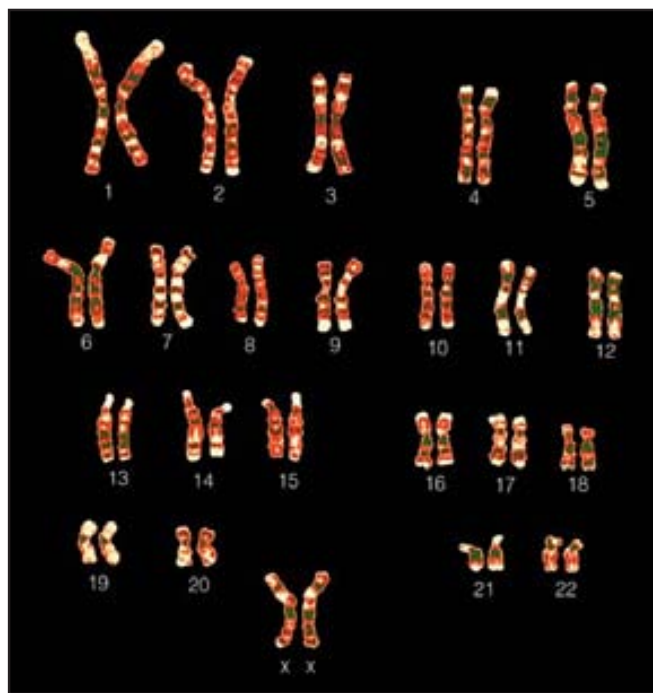
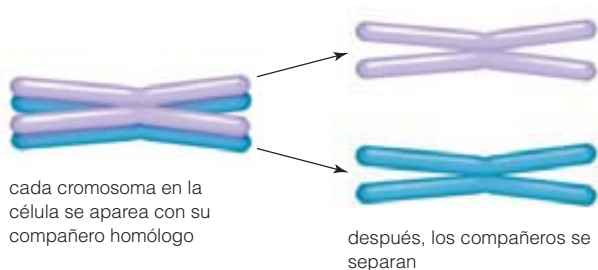
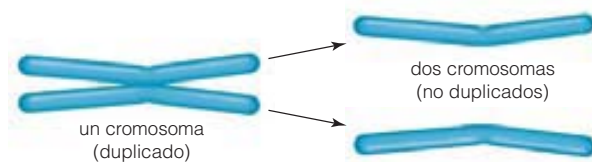


Figura 10.4 Veintitrés pares de cromosomas humanos homólogos. Este ejemplo es de una mujer con dos cromosomas X. Los machos humanos tienen diferente apareamiento de cromosomas sexuales (XY).

Después de que los cromosomas homólogos se separan, cada uno termina en uno de los dos nuevos núcleos. Los cromosomas aún están duplicados: las cromátidas hermanas continúan unidas. Durante la meiosis II, las cromátidas hermanas de cada cromosoma se separan, de modo que cada una se transforma en un cromosoma no duplicado e individual.



La meiosis distribuye los cromosomas duplicados de un núcleo diploide ($2n$) a cuatro nuevos núcleos. Cada nuevo núcleo es haploide (n), con una versión no duplicada de cada cromosoma. De manera típica, dos divisiones del citoplasma acompañan la meiosis, así que se forman cuatro células haploides. En la figura 10.5 de la siguiente sección se muestran los desplazamientos cromosomales en el contexto de las etapas de la meiosis.

Para repasar en casa

¿Qué es la meiosis?

■ La meiosis es un mecanismo de división nuclear que tiene lugar en células reproductivamente inmaduras de eucariontes que se reproducen sexualmente. Divide el número de cromosomas diploides ($2n$) de la célula a un número haploide (n).

■ Conexiones con Microtúbulos 4.13, Mitosis 9.2 y 9.3.

Meiosis I



membrana plasmática

microtúbulos recién formados en el huso acromático

un par de cromosomas homólogos

ruptura de la envoltura nuclear

centrosoma con un par de centriolos desplazándose hacia lados opuestos del núcleo

A Profase I

Los cromosomas se duplicaron en la interfase, de modo que cada cromosoma consta de dos cromátidas hermanas unidas por el centrómero. El núcleo es diploide ($2n$), contiene dos conjuntos de cromosomas, uno de cada padre.

Ahora se condensan los cromosomas. Los cromosomas homólogos se aparean e intercambian segmentos (como indican las interrupciones de color). Se forma huso mitótico bipolar. El centrosoma, con sus dos centriolos, se duplica y un par de centriolos ahora se desplaza a lados opuestos de la célula a medida que se rompe la cubierta nuclear.

B Metafase I

Al finalizar la profase I, los microtúbulos del huso conectaron los cromosomas con los polos del mismo. Cada cromosoma se encuentra ahora unido a un polo del huso y su homólogo al polo contrario.

Los microtúbulos crecen y se encogen, empujando y jalando los cromosomas al hacerlo. Cuando todos los microtúbulos quedan en la misma longitud, los cromosomas se alinean en la parte intermedia entre los polos del huso. Esta alineación marca la metafase I.

C Anafase I

A medida que se acortan los microtúbulos del huso acromático, halan cada cromosoma duplicado hacia uno de los polos del huso, de modo que los cromosomas homólogos se separan.

El cromosoma (paterno o materno) unido a determinado polo del huso es algo aleatorio, de modo que cualquiera de ellos puede unirse a cualquiera de los polos.

D Telofase I

Un cromosoma de cada tipo llega a cada polo del huso.

Se forman nuevas envolturas nucleares en torno a los dos grupos de cromosomas a medida que se descondensen. Ahora hay nuevos núcleos haploides (n). El citoplasma puede dividirse en este punto.

Figura 10.5 Animada La meiosis divide a la mitad el número de cromosomas. En los dibujos se muestra una célula animal diploide ($2n$). Por claridad, sólo se ilustran dos pares de cromosomas, pero las células de casi todos los eucariontes tienen más de dos. Los dos cromosomas del par heredados de un padre son de color *morado*, y los dos heredados de la madre son de color *azul*. En las microfotografías se muestra la meiosis de una célula de lirio (*Lilium regale*).

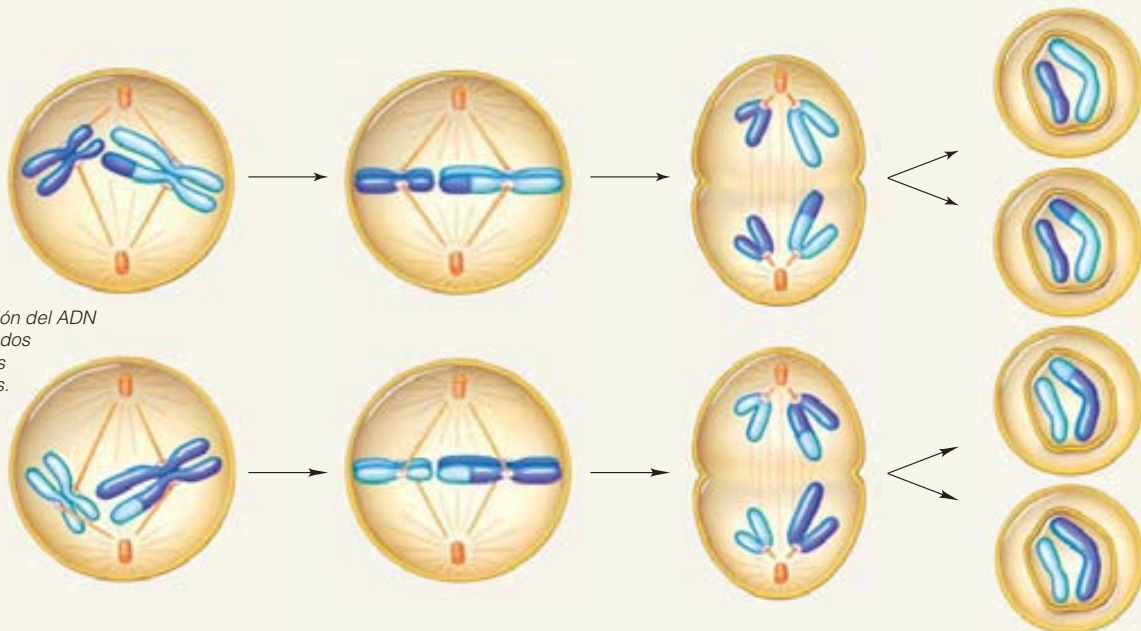
Investiga: ¿Se encuentran los cromosomas en estado duplicado o no duplicado durante la metafase II?

Respuesta: Duplicado

Meiosis II



No hay
duplicación del ADN
entre las dos
divisiones
nucleares.



E Profase II

Cada núcleo contiene un conjunto completo de cromosomas. Cada cromosoma aún está duplicado: consta de dos cromátidas hermanas unidas en el centrómero.

Los cromosomas se condensan a medida que se forma el huso mitótico bipolar. Un centriolo se desplaza al lado opuesto de cada nuevo núcleo y se rompe la envoltura nuclear.

F Metafase II

Al finalizar la profase II, los microtúbulos del huso mitótico conectaron las cromátidas hermanas con los polos del huso. Cada cromátida está ahora unida a un polo del huso y su hermana al otro.

Los microtúbulos crecen y se encogen jalando los cromosomas al hacerlo. Cuando todos los microtúbulos son de la misma longitud, los cromosomas se alinean en la parte intermedia entre los polos del huso y esta alineación señala el inicio de la metafase II.

G Anafase II

A medida que se acortan los microtúbulos del huso, halan cada cromátida hermana hacia uno de los polos del huso, de modo que las hermanas se separan.

La cromátida hermana unida a determinado polo del huso es algo aleatorio, de modo que cualquiera puede terminar en determinado polo.

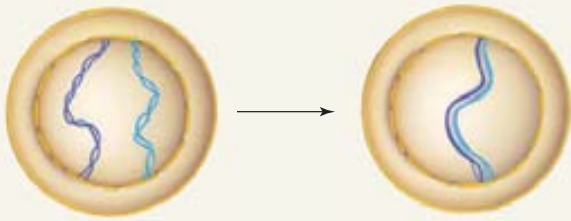
H Telofase II

Cada cromosoma ahora consta de una sola molécula no duplicada de ADN. Un cromosoma de cada tipo llega a cada polo del huso.

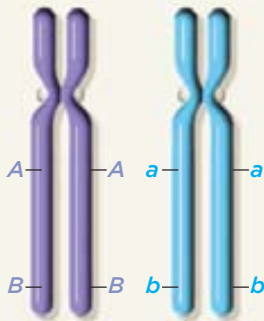
Se forman nuevas cubiertas nucleares en torno a cada grupo de cromosomas a medida que se descondensan. Ahora hay cuatro núcleos haploides (n) y el citoplasma puede dividirse.

■ El entrecruzamiento y la clasificación aleatoria de cromosomas en la meiosis da lugar a nuevas combinaciones de caracteres en los descendientes.

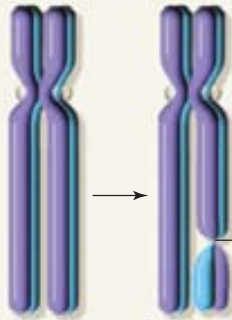
■ Conexión con Estructuras del cromosoma 9.1.



A Dos cromosomas homólogos, uno materno (*púrpura*) y otro paterno (*azul*) se encuentran en su forma duplicada: cada uno está formado por dos cromátidas hermanas unidas por el centrómero. Los cromosomas homólogos se alinean y asocian de manera cercana durante la profase I.

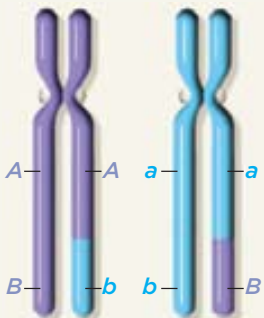


B Aquí nos concentraremos sólo en dos genes. Un gen tiene los alelos *A* y *a*, y el otro los alelos *B* y *b*.



C Contacto cercano entre cromosomas homólogos que promueve entrecruzamiento entre cromátidas no hermanas, de modo que las cromátidas paterna y materna intercambian segmentos.

entrecruzamiento



D El entrecruzamiento mezcla los alelos paternos y maternos de cromosomas homólogos.

En la sección anterior mencionamos brevemente que los cromosomas duplicados intercambian segmentos con sus compañeros homólogos durante la profase I. También indicamos que cada cromosoma se alinea y después se separa de su homólogo durante la anafase I. Ambos eventos introducen combinaciones novedosas de alelos a los gametos. Junto con las nuevas combinaciones de cromosomas que tienen lugar durante la fertilización, esos eventos contribuyen a la variación de combinaciones de caracteres entre los descendientes de especies que se reproducen sexualmente.

Entrecruzamiento en la profase I

En la figura 10.6a se ilustra un par de cromosomas duplicados en etapa temprana de la profase I de la meiosis, cuando se encuentran en el proceso de condensación. Todos los cromosomas de una célula germinal se condensan de ese modo, y al hacerlo, cada uno queda cercano a su homólogo. Las cromátidas de un cromosoma homólogo quedan unidas con las cromátidas del otro punto por punto por toda su extensión, dejando poco espacio entre ellas. Esa orientación paralela tan cercana favorece el **entrecruzamiento**, proceso por el cual un cromosoma y su homólogo intercambian los segmentos correspondientes.

El entrecruzamiento es un proceso normal y frecuente en la meiosis. La tasa de entrecruzamiento varía entre las especies y entre los cromosomas; en los humanos ocurren de 46 a 95 entrecruzamientos por meiosis, de modo que cada cromosoma probablemente experimenta entrecruzamiento por lo menos una vez.

Cada evento de entrecruzamiento es una oportunidad de que los cromosomas homólogos intercambien información hereditaria. Dicho intercambio no tendría sentido si los genes no variaran, pero recordemos que muchos genes presentan formas ligeramente distintas (alelos). De manera típica, el número de genes de un cromosoma no es idéntico al de su homólogo.

Examinaremos de nuevo el impacto del entrecruzamiento en capítulos posteriores. De momento, recordemos que el entrecruzamiento introduce combinaciones novedosas de alelos en los miembros de una pareja de cromosomas homólogos, dando como resultado combinaciones novedosas de caracteres en los descendientes.

Figura 10.6 Animada Entrecruzamiento. El *azul* indica el cromosoma paterno y el *púrpura*, su homólogo materno.

Para mayor claridad sólo se muestra un par de cromosomas homólogos y un entrecruzamiento, aunque puede ocurrir más de un proceso de ese tipo en cada par de cromosomas.

Segregación de cromosomas en gametos

Normalmente, todos los nuevos núcleos que se forman en la meiosis I reciben la misma cantidad de cromosomas, pero el cromosoma que termina en cada núcleo es algo aleatorio.

El proceso de segregación cromosomal se inicia en la profase I. Supongamos que en este momento se está efectuando segregación en una de tus células germinales. Los entrecruzamientos han dado lugar a mosaicos genéticos en tus cromosomas, pero los dejaremos a un lado de momento para simplificar el seguimiento. Llamemos cromosomas maternos a los 23 cromosomas que heredaste de tu madre y a los 23 que heredaste de tu padre, cromosomas paternos.

En la metafase I, los microtúbulos que surgen de ambos polos del huso mitótico alinean todos los cromosomas duplicados en el ecuador del huso (figura 10.5b). ¿Han unido todos los cromosomas maternos a un polo y todos los paternos al otro? Probablemente no, los microtúbulos del huso mitótico se unen con los cinetocoros del primer cromosoma con el que entran en contacto, sin importar que sea materno o paterno. Los homólogos se unen con los polos opuestos del huso. De este modo, no hay un patrón para la unión de cromosomas maternos o paternos con un polo específico del huso mitótico: cualquier cromosoma homólogo puede terminar en cualquiera de los polos.

A continuación, durante la anafase I, cada cromosoma duplicado se separa de su homólogo y es halado hacia el polo con el cual está unido.

Piensa en la meiosis de una célula germinal que sólo tiene tres pares de cromosomas. En la metafase I los tres pares estarían unidos con los polos del huso mitótico en una de cuatro combinaciones posibles (figura 10.7). Habría ocho (2^3) combinaciones posibles de cromosomas maternos y paternos en los nuevos núcleos que se formen en la telofase I.

En la telofase II, cada uno de los dos núcleos se habría dividido dando lugar a dos núcleos haploides idénticos nuevos. (Los núcleos serían idénticos porque las cromátidas hermanas de cada cromosoma duplicado eran idénticas en nuestro ejemplo hipotético). Así, habría ocho combinaciones posibles de cromosomas maternos y paternos en los cuatro núcleos haploides formados por meiosis de esa célula germinal única.

Las células que dan lugar a los gametos humanos tienen 23 pares de cromosomas homólogos, no tres. ¡Cada vez que una célula germinal humana experimenta meiosis, los cuatro gametos que se forman terminan con una de 8,388,608 (o 2^{23}) combinaciones posibles de cromosomas homólogos! Recuerda que cualquier cantidad de genes pueden encontrarse como alelos diferentes en los homólogos maternos y paternos. ¿Te da esto una idea de por qué se producen combinaciones tan fascinantes de caracteres en las generaciones de tu propio árbol genealógico?

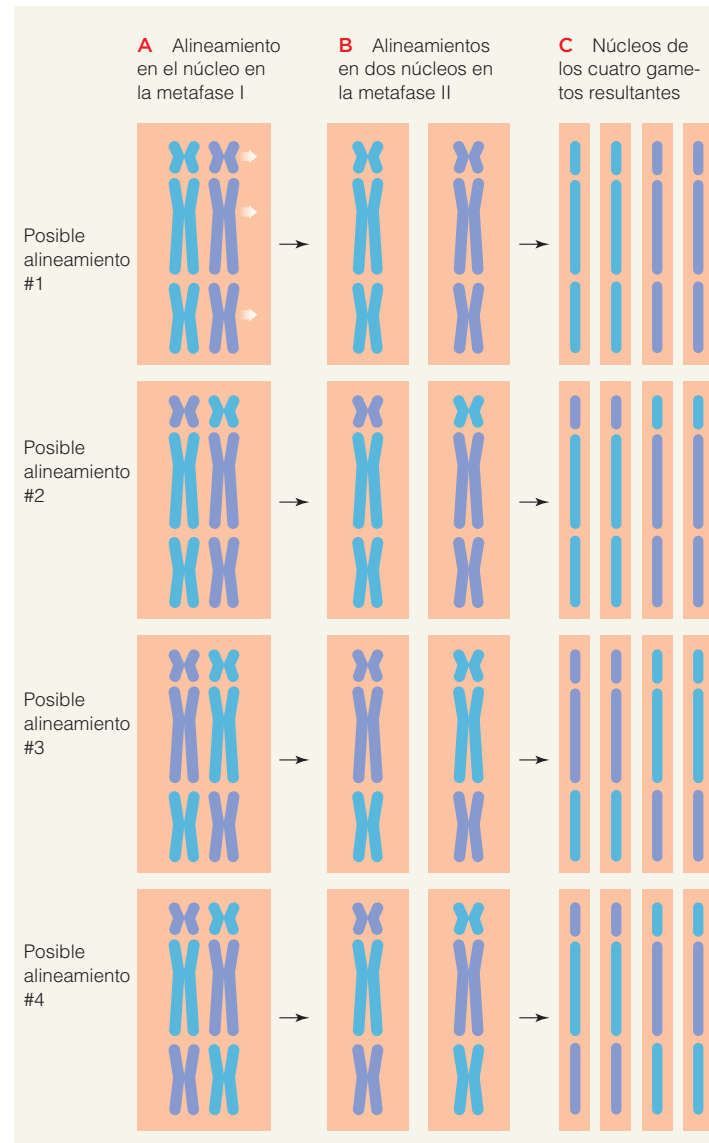


Figura 10.7 Animada Segregación hipotética de tres pares de cromosomas en la meiosis I. El cromosoma de cada par que queda empaquetado en cada uno de los dos nuevos núcleos de manera aleatoria. *Izquierda:* los cuatro posibles alineamientos en la metafase I para tres pares de cromosomas homólogos. *Derecha:* las ocho combinaciones resultantes de cromosomas maternos (morado) y paternos (azul) en el nuevo núcleo.

Para repasar en casa

¿Cómo introduce la meiosis variaciones en las combinaciones de rasgos?

- El entrecruzamiento es la recombinación entre cromátidas no hermanas de cromosomas homólogos durante la profase I. Da lugar a nuevas combinaciones de alelos de los padres.
- Los cromosomas homólogos pueden estar unidos a cualquiera de los polos del huso mitótico en la profase I, de modo que cada homólogo puede estar empaquetado en cualquiera de los dos nuevos núcleos. Así, el ordenamiento aleatorio de cromosomas homólogos aumenta el número de combinaciones potenciales de alelos maternos y paternos en los gametos.

10.5 De gametos a descendientes

- Además de la meiosis, los detalles de formación de gametos y fertilización difieren en plantas y animales.
- Conexión con División del citoplasma 9.4.

Los gametos son típicamente haploides pero, ¿sabes cuánto difieren en sus detalles? Por ejemplo, los espermatozoides humanos tienen un flagelo, mientras que los de la lombriz de tierra carecen de él, y los de zarigüeya tienen dos. Los espermatozoides de cangrejo de río parecen ruedas de engranaje. La mayoría de los óvulos son microscópicos, pero un huevo de avestruz con su cáscara puede pesar más de 2,200 gramos. El gameto masculino de una planta con flores es simplemente un núcleo espermático. Dejaremos la mayoría de los detalles de la reproducción sexual para capítulos posteriores, pero es conveniente que aprendas algunos conceptos antes de eso.

Formación de gametos en las plantas

En la mayoría de los ciclos de vida de las plantas se forman dos tipos de cuerpos multicelulares. Los **esporofitos** típicos son diploides; las esporas se forman por meiosis en sus partes especializadas (figura 10.8a). Las esporas constan de una o varias células haploides que experimentan mitosis y da lugar a un **gametofito**, un cuerpo haploide multicelular dentro del cual se forman uno o más gametos. Por ejemplo, los pinos son esporofitos. Los gametofitos masculinos y femeninos se desarrollan dentro de diferentes tipos de piñas que se forman en cada árbol. En las plantas con flores, los gametofitos se forman en las flores.

Formación de gametos en los animales

Las células germinales diploides dan lugar a gametos animales. En animales machos, una célula germinal se desarrolla hasta un espermatozito primario. Esta célula de gran tamaño se divide por meiosis, produciendo cuatro células haploides que dan lugar a espermátidas (figura 10.9). Cada espermátida madura como un gameto masculino, llamado **espermatozoide**.

En los animales hembras, una célula germinal se transforma en el ovocito primario, que es un óvulo inmaduro. Esta célula experimenta meiosis y división, como ocurre con el espermatozito primario. Sin embargo, el citoplasma del ovo-

cito se divide de manera desigual, de modo que las cuatro células resultantes difieren en tamaño y función (figura 10.10).

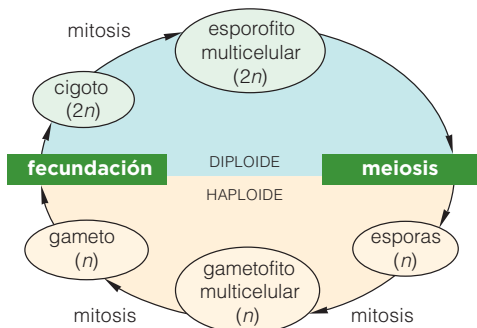
Cuando el ovocito primario se divide tras la meiosis I, se forman dos células haploides. Una de ellas, llamada ovocito secundario, recibe casi todo el citoplasma de la célula original, mientras que la otra, llamada primer cuerpo polar, es mucho más pequeña. Las dos células experimentan la meiosis II y la división del citoplasma. Una de las dos células que se forma por división del ovocito secundario da lugar a un segundo cuerpo polar y la recibe la mayor parte del citoplasma y madura en forma de gameto femenino, llamado **óvulo**.

Los cuerpos polares no son ricos en nutrientes ni tienen mucho citoplasma, en general no funcionan como gametos, y con el tiempo se degeneran. Su formación simplemente asegura que el óvulo tenga un número haploide de cromosomas, y también reciba suficientes mecanismos metabólicos para permitir las divisiones tempranas del nuevo individuo.

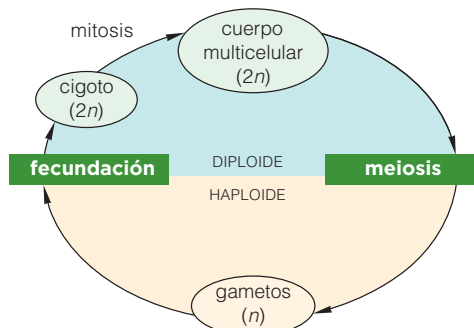
Más rearrreglos en la fecundación

En la **fecundación**, la fusión de dos gametos produce un cigoto. La fecundación restaura el número de cromosomas de la célula original. Si la meiosis no precediera a la fecundación, el número de cromosomas se duplicaría en cada generación. Cuando el número de cromosomas cambia, también se modifican las instrucciones genéticas que recibe el individuo. Este conjunto es como una huella finísima que debe ser seguida con exactitud, página a página, para construir un cuerpo que funcione normalmente. Los cambios en esta huella tienen consecuencias graves o mortales, en particular en animales.

La fecundación también contribuye a las variaciones que observamos entre los descendientes de seres que se reproducen sexualmente. Considéralo en términos de la reproducción humana. Los 23 pares de cromosomas homólogos son mosaicos de información genética tras los entrecruzamientos de la profase I. Cada gameto que se forma recibe un millón de posibles combinaciones de dichos cromosomas. Entonces, de todos los gametos masculinos y femeninos formados, de manera totalmente fortuita, dos se juntan en la fecundación. ¡El número posible de maneras en que la información genética de los padres puede combinarse en la fecundación es abrumador!



a Ciclo de vida de las plantas



b Ciclo de vida de los animales

Figura 10.8 (a) Ciclo de vida generalizado de la mayoría de las plantas. Los pinos son esporofitos. (b) Ciclo de vida generalizado de los animales. El cigoto es la primera célula que se forma cuando se fusionan los núcleos de dos gametos, como un espermatozoide y un óvulo.

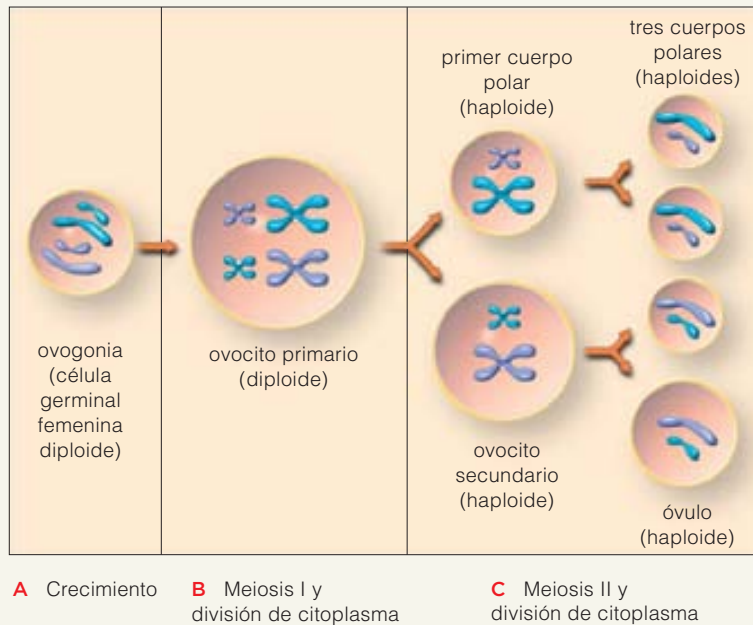
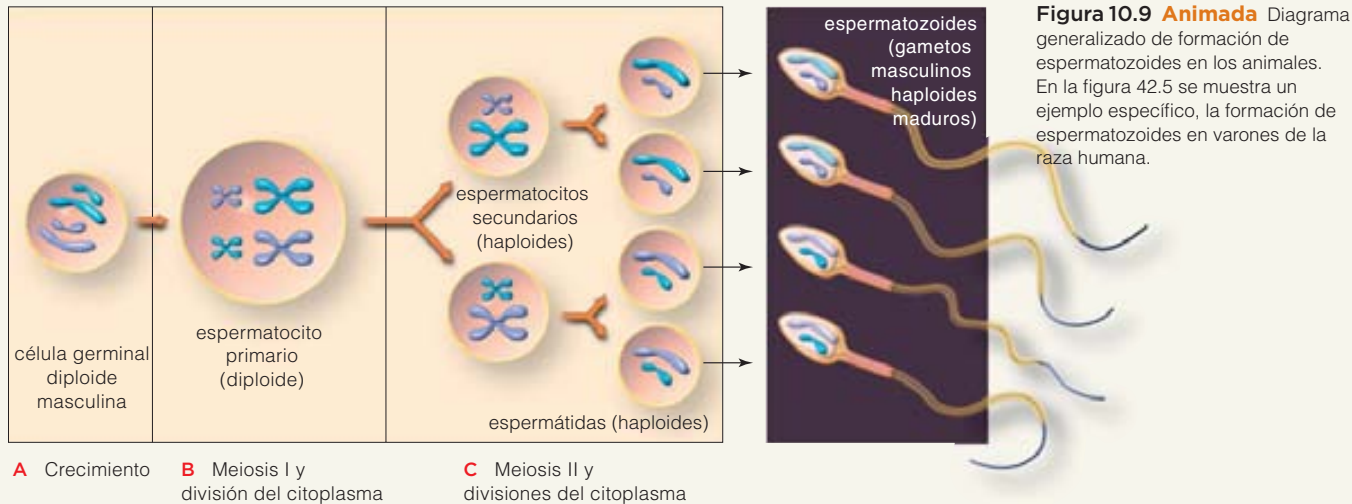


Figura 10.10 Animada Formación de óvulo animal. Los óvulos son mucho más grandes que los espermatozoides y de mayor tamaño que tres cuerpos polares. La ilustración basada en una microfotografía obtenida con microscopio electrónico de escaneo ilustra espermatozoides humanos rodeando un óvulo. En la Figura 42.10 se muestra cómo se forman los óvulos humanos.

Para repasar en casa

¿Dónde se realiza la meiosis dentro del ciclo de vida de plantas y animales?

- La meiosis y la división del citoplasma preceden el desarrollo de los gametos haploides en los animales y de las esporas en las plantas.
- La unión de dos gametos haploides en la fecundación da un cigoto diploide.

- A pesar de tener resultados distintos, la mitosis y la meiosis son fundamentalmente procesos similares.
- Conexiones con Mitosis 9.3, Controles de ciclo celular 9.5.

Por mitosis y división del citoplasma, una célula se transforma en dos nuevas células. Este proceso es la base del crecimiento y la reparación de tejidos en todas las especies multicelulares. Los eucariontes unicelulares (y algunos multicelulares) también se reproducen asexualmente por mitosis y división del citoplasma. La reproducción mitótica (asexual) da lugar a clones, que son copias genéticamente idénticas del padre original.

En contraste, la meiosis produce células haploides de los padres, dos de los cuales se fusionan para formar una célula diploide que es un nuevo individuo con padres mixtos. La reproducción meiótica (sexual) da lugar a descendientes genéticamente diferentes de los padres y entre sí.

Aunque los resultados finales difieren, hay paralelos notables entre las cuatro etapas de la mitosis y la meiosis II (figura 10.11). Por ejemplo, un huso mitótico bipolar separa los cromosomas durante ambos procesos. Hay más semejanzas a nivel molecular.

Hace mucho tiempo, los mecanismos moleculares de la mitosis quizá hayan sufrido remodelación para originar

la meiosis. Por ejemplo, ciertas proteínas reparan rupturas del ADN. Estas proteínas monitorean al ADN para daños mientras se está duplicando antes de la mitosis. Todas las especies modernas, de los procariontes a los mamíferos, sintetizan esas proteínas. Otras proteínas reparan el ADN que se daña durante la propia mitosis. Ese mismo conjunto de proteínas de reparación sella rupturas en los cromosomas homólogos durante eventos de entrecruzamiento en la profase I de la meiosis.

En la anafase de la mitosis, las cromátidas hermanas se separan, ¿Qué ocurriría si las conexiones entre las hermanas no se rompieran? Cada cromosoma duplicado sería halado a uno de los polos del huso mitótico, que es lo que ocurre en la anafase I de la meiosis.

Quizá la reproducción sexual se originó por mutaciones que afectaron procesos de la mitosis. Como veremos en capítulos posteriores, la remodelación de procesos existentes para dar otros nuevos es un tema evolutivo común.

Para repasar en casa

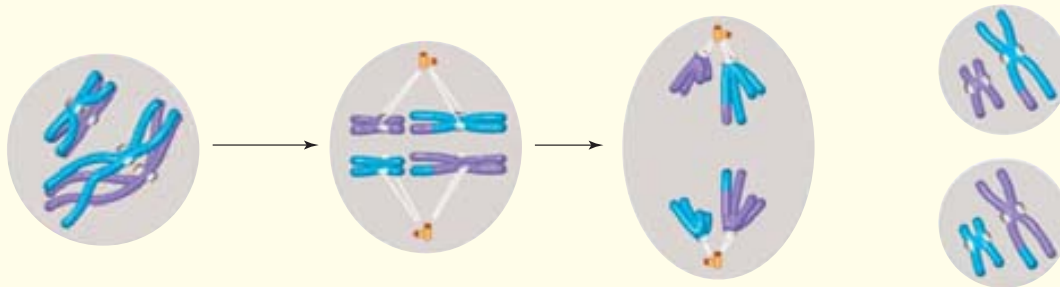
¿Están relacionados los procesos de mitosis y meiosis?

- Quizá la meiosis evolucionó por remodelación de los mecanismos de mitosis ya existentes.

Meiosis I

un núcleo diploide

dos núcleos haploides



Profase I

- Los cromosomas se condensan.
- Los cromosomas homólogos se aparean.
- Ocurre entrecruzamiento.
- Se forma el huso mitótico bipolar, que une los cromosomas a los polos.
- Rompe la envoltura nuclear.

Metafase I

- Los cromosomas se alinean en el ecuador entre los polos del huso.

Anafase I

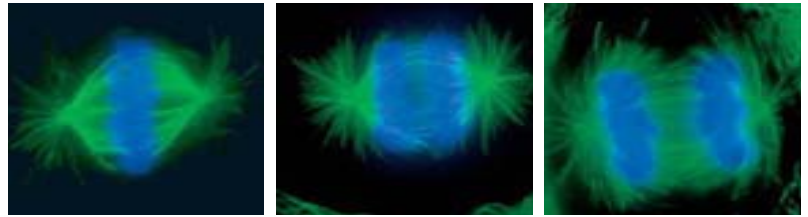
- Los cromosomas homólogos se separan al ser halados hacia los polos del huso.

Telofase I

- Los grupos de cromosomas llegan a los polos del huso.
- Se forman nuevas envolturas nucleares.
- Los cromosomas se descondensan.

Figura 10.11 Comparación en la mitosis y en la meiosis, comenzando con una célula diploide que contiene dos cromosomas paternos y dos maternos.

Derecha, un huso mitótico bipolar en la metafase, la anafase y la telofase de la mitosis en una célula de ratón. La tinción *verde* identifica los microtúbulos del huso mitótico. La tinción *azul* identifica el ADN en los cromosomas de la célula.



Mitosis

un núcleo diploide

dos núcleos diploides



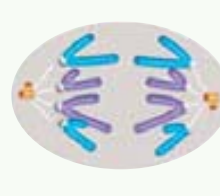
Profase

- Los cromosomas se condensan.
- Se forma el huso mitótico bipolar que une los cromosomas a los polos.
- Se rompe la envoltura nuclear.



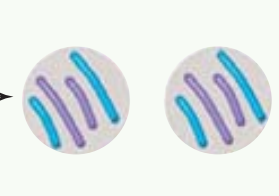
Metafase

- Los cromosomas se alinean en la parte intermedia entre los polos del huso.



Anafase

- Las cromátidas hermanas se separan al ser jaladas hacia los polos del huso.



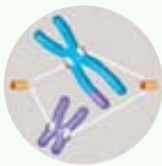
Telofase

- Los grupos de cromosomas llegan a los polos del huso.
- Se forman nuevas cubiertas nucleares.
- Los cromosomas se descondensan.

Meiosis II

dos núcleos haploides

cuatro núcleos haploides



Profase II

- Los cromosomas se condensan.
- Se forma el huso mitótico bipolar que une los cromosomas a los polos.
- Se rompe la envoltura nuclear.



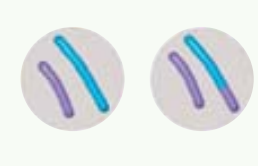
Metafase II

- Los cromosomas se alinean en el ecuador entre los polos del huso.



Anafase II

- Las cromátidas hermanas se separan al ser jaladas hacia los polos del huso.



Telofase II

- Los grupos de cromosomas llegan a los polos del huso.
- Se forman nuevas envolturas nucleares.
- Los cromosomas se descondensan.

Pocas especies tienen puras hembras en la naturaleza, como algunos peces, reptiles y aves, pero ningún mamífero. En 2004, los investigadores fusionaron dos óvulos de ratón en un tubo de ensayo y formaron un embrión sin emplear ADN de un macho. El embrión dio lugar a Kaguya, el primer mamífero sin padre. El ratón creció saludable, tuvo relaciones sexuales con un ratón macho y dio a luz ratoncitos. Los investigadores deseaban comprobar si se requerían espermatozoides para el desarrollo normal.

¿Por qué opción votarías?

Los investigadores obtuvieron un ratón "sin padre" (*derecha*) de dos óvulos. ¿Será conveniente impedir que intenten este proceso con óvulos humanos? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea.



Resumen

Sección 10.1 Muchos ciclos de vida de los eucariontes tienen fase asexual y sexual. Los descendientes de la **reproducción asexual** son genéticamente idénticos al padre original, es decir, son **clones**. Los descendientes de la **reproducción sexual** difieren de sus padres y a menudo entre sí, en los detalles de rasgos que comparten. La meiosis de las células germinales, la formación de gametos haploides y la fertilización se llevan a cabo durante la reproducción sexual. Los **alelos** son formas moleculares alternativas de un mismo **gen**. Cada uno especifica una diferente versión de un producto genético. En la meiosis los alelos de los padres se recombinan, por lo que los descendientes heredan nuevas combinaciones de alelos.

Sección 10.2 La **meiosis** es un mecanismo de división nuclear que tiene lugar en las **células germinales** eucariontes, y precede la formación de **gametos**. La meiosis reduce a la mitad el número de cromosomas originales. La fusión de dos núcleos de gametos **haploides** durante la fecundación restaura el número de cromosomas original en el **cigoto**, primera célula del nuevo individuo.

Los descendientes de la mayoría de las especies que se reproducen sexualmente heredan pares de cromosomas, un miembro del par procede de la madre y el otro del padre. Excepto en individuos con cromosomas sexuales no idénticos, los miembros del par son **homólogos**, es decir, tienen la misma longitud, la misma forma y el mismo conjunto de genes. Los pares interactúan en la meiosis.

Sección 10.3 Todos los cromosomas se duplican durante la interfase, antes de la meiosis. Las dos divisiones, llamadas meiosis I y II, reducen a la mitad el número de cromosomas original.

En la primera división nuclear, llamada meiosis I, cada cromosoma duplicado se alinea con su compañero homólogo, y después ambos se separan hacia polos opuestos del huso mitótico.

Profase I. Los cromosomas se condensan y se alinean de manera cercana a sus homólogos. Cada par de homólogos de manera típica experimenta entrecruzamiento. Los microtúbulos forman el huso mitótico bipolar. Uno de los dos pares de centriolos es desplazado al otro lado del núcleo. La envoltura nuclear se rompe, de modo que los microtúbulos que crecen a partir del polo de cada huso penetran la región nuclear. Después los microtúbulos se unen a cualquiera de los cromosomas de cada par homólogo.

Metafase I. El jaloneo entre microtúbulos de los polos posiciona todos los pares de cromosomas homólogos en el ecuador del huso.

Anafase I. Los microtúbulos separan cada cromosoma de su homólogo y desplazan ambos hacia polos opuestos del huso. Al finalizar la anafase I, un grupo de cromosomas duplicados se encuentra cerca de cada polo del huso.

Telofase I. Se forman dos núcleos, típicamente el citoplasma se divide. Los cromosomas continúan duplicados; cada uno consta de dos cromátidas hermanas.

La segunda división nuclear o meiosis II tiene lugar en ambos grupos formados en la meiosis I. Los cromosomas se condensan en **profase II** y se alinean en la **metafase II**. Las cromátidas hermanas de cada cromosoma son alejadas una de otra en la **anafase II**, de manera que cada una se transforma en un cromosoma individual. Al finalizar la **telofase II**, hay cuatro núcleos **haploides**, cada uno con un conjunto de cromosomas. En esta etapa los cromosomas no están duplicados.

■ Usa la animación de CengageNOW para explorar lo que ocurre en las etapas de la meiosis.

Sección 10.4 Surgen nuevas combinaciones de alelos por eventos de la profase I y metafase I.

Las cromátidas *no* hermanas de los cromosomas homólogos experimentan **entrecruzamiento** durante la profase I, e intercambian segmentos en el mismo sitio (*locus*), de manera que cada una termina con nuevas combinaciones de alelos que no estaban presentes en el cromosoma original.

El entrecruzamiento durante la profase I y la segregación aleatoria de cromosomas maternos y paternos en nuevos núcleos, contribuyen a la variación de rasgos en los descendientes.

■ Usa la animación de CengageNOW para ver cómo el entrecruzamiento y las alineaciones de la metafase I afectan las combinaciones de alelos.

Sección 10.5 Los cuerpos multicelulares diploides y haploides son típicos de los ciclos de vida de plantas y animales. Un **esporofito** diploide es un cuerpo de planta multicelular que fabrica esporas haploides. Las esporas dan lugar a **gametofitos** o cuerpos de plantas multicelulares en los cuales se forman gametos haploides. Las células germinales de los órganos reproductivos de la mayoría de los animales dan lugar a **espermatozoides** u **óvulos**. La fusión de un espermatozoide y un óvulo en la **fecundación** da lugar a un cigoto.

■ Usa la animación de CengageNOW para ver la formación de gametos.

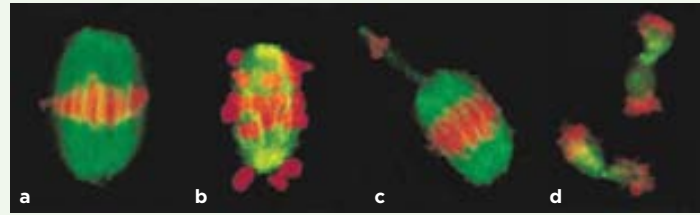
Sección 10.6 Igual que la mitosis, la meiosis requiere que un huso mitótico bipolar se desplace y clasifique los cromosomas duplicados, pero la meiosis sólo ocurre en células preparadas para reproducción sexual. La mitosis preserva el número de cromosomas original, mientras que la meiosis divide el número de cromosomas a la mitad, e introduce nuevas combinaciones de alelos en los descendientes. Algunos mecanismos de la meiosis son semejantes a los de la mitosis, es probable que hayan evolucionado a partir de ellos. Por ejemplo, en ambos procesos actúan las mismas enzimas para reparación del ADN.

Ejercicio de análisis de datos

En 1998, los investigadores de la Case Western University estudiaban la meiosis en ovocitos de ratón al ver un incremento inesperado y dramático de eventos anormales en la meiosis (figura 10.12). La segregación incorrecta de cromosomas durante la meiosis es una de las principales causas de trastornos genéticos humanos y la discutiremos en el capítulo 12.

Los investigadores descubrieron que el aumento de anomalías meióticas se iniciaba de inmediato después de lavar las jaulas de plástico y frascos de agua con un nuevo detergente alcalino. El detergente dañaba el plástico, que producía lixiviación de bisfenol A (BPA), el cual es un producto químico sintético similar al estrógeno, una hormona. El BPA se emplea para fabricar artículos de plástico policarbonato (incluyendo biberones para bebés y frascos para agua) y resinas epóxicas (incluyendo el recubrimiento del interior de las de metal para alimentos).

1. ¿Qué porcentaje de ovocitos de ratón presentó anomalías de la meiosis sin exposición a productos dañados en su jaula?
2. ¿Qué grupo de ratones presentó más anomalías meióticas en sus ovocitos?
3. ¿Qué es anormal acerca de la metafase I que está ocurriendo en los ovocitos de la figura 10.12b y d?



Materiales de la jaula	Número total de ovocitos	Anormalidades
Control: nuevas jaulas con frascos nuevos de vidrio	271	5 (1.8%)
Jaulas dañadas con frascos de vidrio		
Daño leve	401	35 (8.7%)
Daño severo	149	30 (20.1%)
Frascos dañados	197	53 (26.9%)
Jaulas dañadas con frascos dañados	58	24 (41.4%)

Figura 10.12 Anormalidades meióticas asociadas con exposición a productos dañados de plástico en las jaulas. Las microfotografías fluorescentes muestran los núcleos de ovocitos únicos de ratón en la metafase I. (a) Metafase normal; (b-d) ejemplos de metafase anormal. Los cromosomas se indican en rojo y las fibras del huso mitótico en verde.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. La meiosis y la división del citoplasma se realizan en _____.
 - a. la reproducción asexual de eucariontes unicelulares
 - b. el crecimiento y la reparación de tejidos
 - c. la reproducción sexual
 - d. tanto b como c
2. En la reproducción sexual se requiere _____.
 - a. meiosis
 - b. fertilización
 - c. formación de esporas
 - d. a y b
3. ¿Cuál es el nombre de formas alternativas de un mismo gen?
4. En general, un par de cromosomas homólogos _____.
 - a. lleva los mismos genes
 - b. interactúa en la meiosis
 - c. son todos de la misma longitud y forma
 - d. todos los anteriores
5. Las cromátidas hermanas están unidas en _____.
 - a. el cinetocoro
 - b. el huso mitótico
 - c. el centriolo
 - d. el centrómero
6. La meiosis _____ el número de cromosomas original.
 - a. duplica
 - b. reduce la mitad
 - c. se mantiene
 - d. mezcla
7. La meiosis termina con la formación de _____.
 - a. dos células
 - b. dos núcleos
 - c. cuatro células
 - d. cuatro núcleos
8. Las cromátidas hermanas de cada cromosoma duplicados se separan durante _____.
 - a. la profase I
 - b. la profase II
 - c. la anafase I
 - d. la anafase II
 - e. tanto b como c
9. ¿Cómo contribuye la meiosis a la variación de rasgos entre descendientes de especies que se reproducen sexualmente?
10. La célula que se muestra a la derecha se encuentra en anafase II. Sé esto por _____.



11. Relaciona cada término con la columna de la izquierda con la descripción correcta en la columna de la derecha.

_____ número de cromosomas	a. formas moleculares alternativas de un mismo gen
_____ alelos	b. quizá ninguno entre la meiosis I y II
_____ metafase I	c. todos los cromosomas están alineados en el ecuador del huso mitótico
_____ interfase	d. todos los cromosomas en un tipo dado de célula

■ Visita [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Explica por qué motivo se puede predecir que la meiosis da lugar a diferencias genéticas entre las células originales y las células descendientes con menos divisiones celulares que la mitosis.
2. Supón que puedes medir la cantidad de ADN en el núcleo de un ovocito primario y luego en el núcleo de un espermatocito primario. Cada uno te da la masa m . ¿Qué masa de ADN esperarías encontrar en el núcleo de cada gameto maduro (cada óvulo y espermatozoide) que se forma tras la meiosis? ¿Qué masa de ADN habrá (1) en el núcleo de un cigoto formado en la fertilización y (2) en el núcleo de ese cigoto tras la duplicación de ADN?
3. Los números de cromosomas diploides en las células somáticas de varias especies se indican en la lista de la derecha. ¿Cuál es el número de cromosomas que normalmente se encuentra en los gametos de cada especie? ¿Cuál sería el número transcurridas tres generaciones si no ocurriera la meiosis antes de la formación de gametos?

Mosca de la fruta, <i>Drosophila melanogaster</i>	8
Guisantes de jardín, <i>Pisum sativum</i>	14
Rana, <i>Rana pipiens</i>	26
Lombriz de tierra, <i>Lumbricus terrestris</i>	36
Humano, <i>Homo sapiens</i>	46
Amiba, <i>Amoeba</i>	50
Perro, <i>Canis familiaris</i>	78
Rata vizcacha, <i>Tympanoctomys barrerae</i>	102
Cola de caballo, <i>Equisetum</i>	216

Observando patrones en los caracteres hereditarios

IMPACTOS Y PROBLEMAS El color de la piel

Uno de los rasgos humanos más visibles es el color de la piel, que puede variar desde muy pálida hasta muy oscura. El color se produce de los melanosomas, organelos de las células cutáneas que fabrican pigmentos rojizos y marrón oscuro llamados melanina. La mayoría de las personas tiene aproximadamente el mismo número de melanosomas en sus células cutáneas. Ocurre variación en el color de la piel por los tipos y cantidades de melaninas fabricadas por los melanosomas, los cuales varían de una a otra persona.

La piel oscura se consideraría un carácter adaptativo bajo la intensa luz solar de las sabanas africanas donde evolucionaron los primeros humanos. La melanina protege las células cutáneas expuestas a la luz solar, porque absorben las radiaciones ultravioleta (UV), las cuales dañan el ADN y otras biomoléculas. La piel oscura, rica en melanina, actúa como filtro solar natural de modo que reduce el riesgo de ciertos cánceres y otros problemas graves ocasionados por sobreexposición a la luz solar.

Los primeros grupos humanos que emigraron a regiones de climas más fríos quedaron expuestos a menos luz solar en esos sitios, y sin duda en ellos la piel más clara fue un rasgo de adaptación. ¿Por qué? La radiación UV estimula las células cutáneas a sintetizar una molécula que el cuerpo transforma en la esencial vitamina D. Cuando la exposición solar es mínima, el daño por radiaciones UV es inferior al riesgo de deficiencia de vitamina D la cual tiene consecuencias graves para la salud en fetos en desarrollo y niños. Las personas de piel oscura, que les protege de radiaciones UV, tienen alto riesgo de esta deficiencia en regiones donde la exposición a la luz solar es mínima.

Como la mayoría de los demás rasgos humanos, el color de la piel tiene una base genética (figura 11.1). Más de 100 productos genéticos afectan la síntesis y disposición de la melanina. Las mutaciones en algunos de estos genes quizá hayan contribuido a variaciones adaptativas en el color de la piel humana. Por ejemplo, el gen *SLC24A5* del cromosoma 15 codifica una proteína de transporte de membrana en los melanosomas. Casi todos los nativos afroamericanos o descendientes del este de Asia tienen la misma versión (alelo) de este gen. En contraste, casi todas las personas de descendencia europea nativa llevan una mutación especial en este gen. Los alelos europeos dan lugar a menos melanina, y un color de piel más claro que la versión sin la mutación.

Dichos patrones genéticos ofrecen indicios acerca del pasado. Por ejemplo, los chinos y los europeos no comparten ningún alelo de pigmentación cutánea que no se encuentre también en otras poblaciones. Sin embargo, la mayoría de las personas de ascendencia china lleva un alelo especial del gen *DCT*, cuyo producto ayuda a transformar la tirosina en melanina. Pocas personas de ascendencia europea o africana tienen ese alelo. En conjunto, la distribución de genes *SLC24A5* y *DCT* sugiere que 1) la población africana fue un ancestro de poblaciones chinas y europeas, y 2) las poblaciones china y europea se separaron antes de que sus genes de pigmentación experimentaran mutación y el color de su piel cambiara.

El color de la piel es sólo uno de diversos rasgos humanos que varían debido a mutaciones en genes únicos. La baja proporción de dichas diferencias es un recordatorio de que todos nosotros compartimos un legado genético de ancestros comunes.



Figura 11.1 El color de la piel. Las variaciones de color en la piel quizá evolucionaron como un balance entre la producción de vitaminas y la protección contra radiaciones UV dañinas.

La variación de color de la piel y en muchos de los rasgos humanos comenzó con diferencias en los alelos heredados de los progenitores. Las gemelas Kian y Remi nacieron en 2006 de sus padres Kylie (izquierda) y Remi (derecha). Las madres de Kylie y Remi son de ascendencia europea y tienen piel pálida. Los padres son de ascendencia africana y tienen piel oscura.

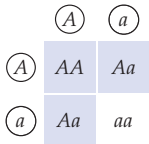
Más de 100 genes afectan el color de la piel en los humanos. Kian y Remi heredaron diferentes alelos para algunos de estos genes.

Conceptos básicos



¿Dónde empezó la genética moderna?

Gregor Mendel recopiló la primera evidencia experimental de la base genética de la herencia. Sus trabajos meticulosos le dieron claves de que los rasgos hereditarios se encuentran en unidades específicas. Estas unidades, que están distribuidas en gametos de patrones predecibles, fueron identificadas posteriormente como genes. [Sección 11.1](#)



Detalles derivados de experimentos con monohíbridos

Algunos experimentos dieron evidencia de la segregación genética. Cuando un cromosoma se separa de su compañero homólogo durante la meiosis, los alelos de esos cromosomas también se separan y terminan en gametos distintos. [Sección 11.2](#)



Inicios de experimentos dihíbridos

Otros experimentos dieron evidencia de la distribución independiente. Los genes de manera típica se distribuyen en gametos independientemente de otros genes. [Sección 11.3](#)



Variaciones acerca del tema de Mendel

No todos los caracteres siguen los patrones de herencia mendeliana. Un alelo puede ser parcialmente dominante respecto a un compañero no idéntico o codominante. Múltiples genes pueden influir sobre un carácter, mientras que algunos genes influyen en muchos caracteres. El entorno también influye en la expresión genética. [Secciones 11.4-11.7](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Antes de comenzar este capítulo, asegúrate de poder definir de manera general los genes, los alelos y números de cromosomas diploide y haploide (secciones 10.1 y 10.2).
- Quizá desees leer con rapidez las secciones donde se introduce la estructura de las proteínas (3.5), las enzimas (6.3) y los pigmentos (7.1).
- A medida que leas, consulta el mapa visual de las etapas de la meiosis (10.3).
- Considerarás evidencia experimental acerca de dos temas importantes introducidos con anterioridad: los efectos que tiene el entrecruzamiento y las alineaciones de los cromosomas en la metafase I sobre la herencia (10.4).

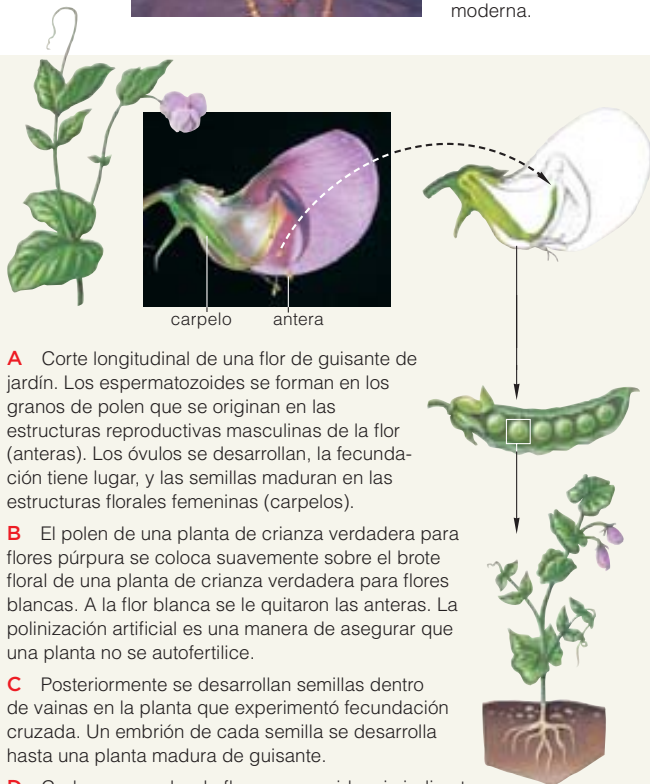
¿Por qué opción votarías? Tradicionalmente los humanos han sido asignados a categorías de raza con base en atributos físicos, como el color de la piel, el cual tiene bases genéticas. ¿Son de diferente raza las gemelas Kian y Remi? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- Los patrones de herencia recurrentes son resultados observables de la reproducción sexual.
- Conexiones con Genes y alelos 10.1, Diploide y haploide 10.2.

En 1850 la mayoría de las personas sabía que ambos progenitores aportan material hereditario a los hijos, pero pocos sospechaban que ese material estuviera organizado en unidades o genes. Algunos creían que el material hereditario era un líquido que estaba mezclado con los líquidos que intercambian los progenitores durante la fecundación, como el café con leche.



Figura 11.2
Gregor Mendel, fundador de la genética moderna.



- A** Corte longitudinal de una flor de guisante de jardín. Los espermatozoides se forman en los granos de polen que se originan en las estructuras reproductivas masculinas de la flor (anteras). Los óvulos se desarrollan, la fecundación tiene lugar, y las semillas maduran en las estructuras florales femeninas (carpelos).
- B** El polen de una planta de crianza verdadera para flores púrpura se coloca suavemente sobre el brote floral de una planta de crianza verdadera para flores blancas. A la flor blanca se le quitaron las anteras. La polinización artificial es una manera de asegurar que una planta no se autofertilice.
- C** Posteriormente se desarrollan semillas dentro de vainas en la planta que experimentó fecundación cruzada. Un embrión de cada semilla se desarrolla hasta una planta madura de guisante.
- D** Cada nuevo color de flor es una evidencia indirecta, pero observable de que el material hereditario se transmitió a partir de las plantas originales.

Figura 11.3 Animada Plantas de guisantes (*Pisum sativum*), que pueden autofertilizarse o experimentar fecundación cruzada. Los investigadores pueden controlar la transferencia de su material hereditario de una flor a otra.

La idea de “herencia mezclada” no logró explicar lo evidente. Por ejemplo, muchos niños que difieren en el color de los ojos o del pelo procedan de los mismos padres. Si se mezclaran los líquidos de los padres, el color debería ser una mezcla de los colores de los padres. Si ninguno de ellos tiene pecas, nunca tendría hijos con pecas. Un caballo blanco cruzado con un caballo negro siempre debería producir descendientes grises, pero los descendientes de este tipo de apareamiento no siempre son de color gris. La herencia mezclada no explica la variación de rasgos que las personas perciben a simple vista.

Charles Darwin no aceptó la idea de herencia mezclada. Sin embargo, aunque la herencia fue un concepto central en su teoría de la selección natural, no comprendió a la perfección cómo funcionaba. Él observó que los mismos caracteres a menudo varían entre individuos de una población. Comprendió que las variaciones que ayudan a los individuos a sobrevivir y reproducirse suelen aparecer con mayor frecuencia en la población a lo largo de generaciones. Sin embargo, ni él ni nadie más de su época sabía que el material hereditario está dividido en unidades discretas (genes). Este es un concepto fundamental para poder entender cómo funciona la herencia.

Antes de que Darwin presentara su teoría de la selección natural, otra persona también recopiló evidencia en apoyo de la misma. Gregor Mendel, un monje austriaco (figura 11.2) cruzó con cuidado miles de plantas de guisantes. Al documentar cómo se transmiten ciertos rasgos de una planta a otra, generación tras generación, Mendel recopiló evidencia indirecta pero observable de la manera en que la herencia funciona.

El método experimental de Mendel

Mendel pasó la mayor parte de su vida adulta en Brno, una ciudad cerca de Viena, que actualmente forma parte de la República Checa. No era un hombre de pocos intereses que simplemente tropezó con principios sorprendentes. Él vivió en un monasterio cercano a ciudades europeas que eran centros de investigación científica. Por haber crecido en una granja, Mendel conocía los principios agrícolas y sus aplicaciones. Se mantenía al corriente en la literatura actualizada sobre experimentos de cruza y era miembro comprometido de una sociedad agrícola; ganó premios por haber desarrollado mejores variedades de frutos y verduras.

Después de que Mendel entró al monasterio de Brno, tomó cursos de matemáticas, física y botánica en la Universidad de Viena. Pocos estudiantes de su época tenían entrenamiento en reproducción de plantas y en matemáticas.

Poco después de que terminó su entrenamiento universitario, Mendel comenzó a estudiar la *Pisum sativum*, la planta de guisantes de jardín. Esta planta se autofecunda: sus flores producen gametos tanto masculinos como femeninos (espermatozoides y óvulos) que pueden fusionarse para dar lugar a una nueva planta. Las plantas de guisantes pueden ser “plantas puras” para ciertos caracteres, como las flores blancas. La pureza para un carácter implica que, sin tomar en cuenta las mutaciones poco frecuentes,

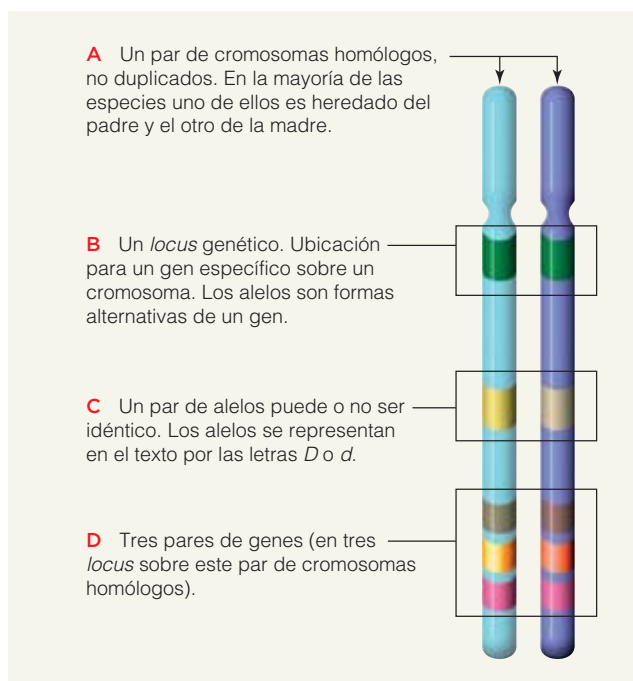


Figura 11.4 Animada Algunos términos genéticos. Como otras especies con número diploide de cromosomas, las plantas de guisantes de jardín tienen pares de genes sobre pares de cromosomas homólogos.

La mayoría de los genes se presenta en formas ligeramente distintas llamadas alelos. Los diferentes alelos pueden dar lugar a diversas variaciones de un rasgo o carácter. Un alelo en una ubicación dada sobre un cromosoma puede o no ser idéntico al del cromosoma homólogo que lo acompaña.

todos los descendientes tendrán el mismo carácter que el o los progenitores generación tras generación. Por ejemplo, todos los descendientes de las plantas de guisantes de crianza verdadera para flores blancas también producen flores blancas.

Los criadores, como Mendel, realizan fecundación cruzada de las plantas al transferir polen de la flor de una planta a la flor de otra. (Los granos de polen son estructuras donde se desarrollan los espermatozoides. Se forman en las anteras, que son las estructuras masculinas de la flor.) Por ejemplo, el criador podría abrir una flor de crianza verdadera para flores blancas y cortar sus anteras. Al hacer esto impide que la flor se autopolinice. Después el criador podría frotar las partes femeninas de la flor con el polen de otra planta, quizá con una “planta pura” para flores púrpura (figura 11.3). Mendel descubrió que los caracteres de los descendientes de estas plantas sometidas a fecundación cruzada aparecen en patrones predecibles.

Términos que se emplean en genética moderna

En la época de Mendel nadie sabía qué eran los genes, la meiosis o los cromosomas. Al seguir su pensamiento, acl-

haremos sus observaciones sustituyendo algunos términos modernos, como se enuncian aquí y en la figura 11.4.

1. Los **genes** son unidades hereditarias de información acerca de caracteres. Los progenitores transmiten genes a sus descendientes. Cada gen se encuentra en una ubicación específica (*locus*) sobre un cromosoma específico.

2. Las células con número diploide de cromosomas ($2n$) tienen pares de genes sobre pares de cromosomas homólogos.

3. Una **mutación** es un cambio permanente en un gen. Puede ocasionar que algún rasgo cambie, por ejemplo, cuando el gen del color de la flor específica púrpura y la forma mutada específica blanco. Estas formas alternativas de un mismo gen son alelos.

4. Todos los miembros de un linaje de crianza verdadera para un rasgo específico tienen alelos idénticos para dicho rasgo. Los descendientes de un cruce, o apareamiento entre dos individuos en sus líneas puras para diferentes formas de un rasgo, son **híbridos**. El híbrido no tiene alelos idénticos para ese rasgo.

5. Un individuo con alelos no idénticos de un gen es **heterocigoto** para el mismo. Un individuo con alelos idénticos para un gen es **homocigoto** para el mismo.

6. Un alelo es **dominante** cuando su efecto enmascara el efecto del alelo **recesivo** homólogo. Las letras mayúsculas como *A* representan alelos dominantes y las letras minúsculas como *a* representan alelos recesivos.

7. Un individuo **homocigoto dominante** tiene un par de alelos dominantes (*AA*). Un individuo **homocigoto recesivo** tiene un par de alelos recesivos (*aa*). Un individuo heterocigoto tiene un par de alelos no idénticos (*Aa*). Los heterocigotos son híbridos.

8. La **expresión genética** es el proceso por el cual la información de un gen se transforma en una parte estructural o funcional de una célula u organismo. Los genes que se expresan determinan los caracteres.

9. Dos términos ayudan a distinguir con claridad entre los genes y los caracteres que especifican; el **genotipo** se refiere a los alelos particulares portados por un individuo; mientras que el **fenotipo** se refiere a los rasgos del individuo.

10. F_1 significa descendientes de primera generación de los progenitores (*P*); F_2 son los descendientes de segunda generación. *F* es una abreviatura de filial (descendiente).

Para repasar en casa

¿Qué contribución realizó Gregor Mendel a la biología moderna?

■ Mendel recopiló indicios sobre cómo funciona la herencia en plantas que se reproducen sexualmente, dando seguimiento a caracteres observables a través de generaciones de plantas de guisantes.

- Los guisantes de jardín heredan dos “unidades” de información (genes) para un carácter, uno de cada progenitor.
- Conexión con Error de muestreo 1.8.

Un **cruce de prueba** es un método para determinar el genotipo. Un individuo de genotipo desconocido se cruza con uno que se sabe que es homocigoto recesivo. Los caracteres de los hijos pueden indicar que el individuo es heterocigoto u homocigoto para un rasgo dominante.

Los **experimentos monohíbridos** son cruces de prueba para verificar la relación de dominancia entre dos alelos para un solo *locus*. Los individuos con diferentes alelos de un gen se cruzan (o autopolinizan); los caracteres de los descendientes de este cruce pueden indicar si uno de los alelos es dominante respecto al otro. Un experimento monohíbrido típico es un cruce entre individuos heterocigotos idénticos en un *locus* genético ($Aa \times Aa$).

Mendel empleó los experimentos monohíbridos para encontrar relaciones de dominancia entre siete caracteres de plantas de guisantes. Por ejemplo, cruzó plantas puras para flores moradas con plantas puras para flores blancas. Todos los descendientes F_1 de este cruce tuvieron flores moradas. Sin embargo, al cruzar los descendientes F_1 , algunos de los descendientes F_2 tuvieron flores blancas. ¿Qué estaba ocurriendo?

En las plantas de guisantes un gen determina el color blanco de las flores. Cualquier planta que porte el alelo dominante (A) tendrá flores moradas. Sólo las plantas homocigotas para el alelo recesivo (a) tendrán flores blancas.

Cada gameto porta sólo uno de los alelos (figura 11.5). Si las plantas homocigotas para diferentes alelos se cruzan ($AA \times aa$), sólo es posible un resultado: todos los descendientes F_1 serán heterocigotos (Aa). Todos ellos portarán el alelo dominante A , de modo que tendrán flores moradas.

Mendel cruzó cientos de heterocigotos F_1 de este tipo y registró los caracteres de miles de sus descendientes.

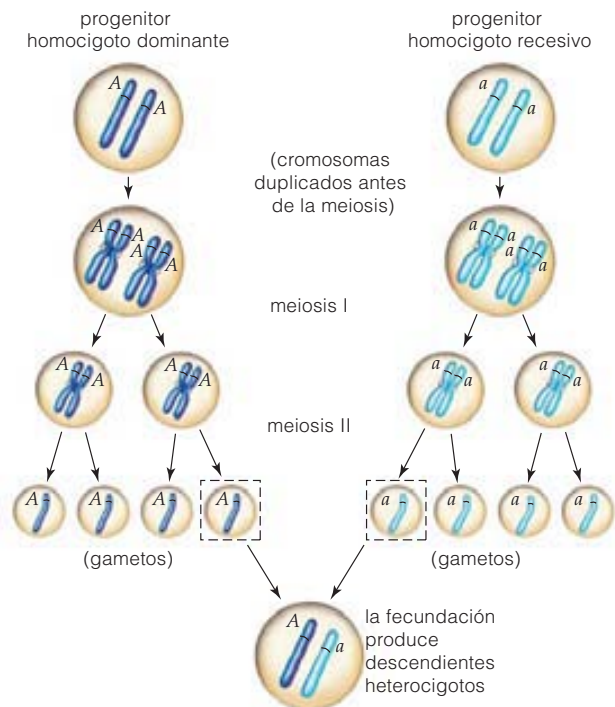


Figura 11.5 Segregación de un par de alelos en el *locus* genético.

Figura 11.6 De algunos de los experimentos monohíbridos de Mendel con plantas de guisantes, los conteos reales de descendientes F_2 con ciertos fenotipos que reflejan “unidades” hereditarias dominantes o recesivas (alelos). Todas las proporciones de alelos en descendientes F_2 fueron cerca de 3 a 1.

Caracter estudiado	Forma dominante	Forma recesiva	Proporción del carácter dominante respecto al recesivo en F_2
Forma de las semillas	5,474 redondos	1,850 arrugadas	2.98 a 1
Color de las semillas	6,022 amarillos	2,001 verdes	3.01 a 1
Forma de la vaina	882 inflados	299 arrugadas	2.95 a 1
Color de la vaina	428 verdes	152 amarillas	2.82 a 1
Color de la flor	705 de color morado	224 blancas	3.15 a 1
Posición de la flor	651 de tallo largo	207 en la punta	3.14 a 1
Longitud del tallo	787 altas	277 enanas	2.84 a 1

Aproximadamente tres de cada cuatro plantas F_2 tenían el carácter dominante y aproximadamente una de cada cuatro tenía el carácter recesivo (figura 11.6).

Los resultados predecibles de Mendel sugirieron que la fecundación es un evento aleatorio con un número finito de posibles resultados. Mendel tenía conocimientos de **probabilidad**, la cual es una medida de la posibilidad de que ocurra determinado resultado. La probabilidad depende del número total de posibles resultados. Por ejemplo, si se cruzan dos heterocigotos, los dos tipos de gametos (A y a) pueden encontrarse de cuatro maneras en la fecundación:

Posible evento	Posible resultado
Espermatozoide A encuentra al óvulo A	1 de 4 hijos AA
Espermatozoide A encuentra al óvulo a	1 de 4 hijos Aa
Espermatozoide a encuentra al óvulo A	1 de 4 hijos Aa
Espermatozoide a encuentra al óvulo a	1 de 4 hijos aa

Cada uno de los descendientes de este cruce tiene 3 posibilidades de 4 de heredar por lo menos un alelo A dominante (y tener flores de color morado). Tiene 1 posibilidad de 4 de heredar dos alelos recesivos a (y tener flores blancas). Por lo tanto, la probabilidad de que un descendiente de este cruce tenga flores moradas o blancas es de 3 moradas respecto a 1 blanca, lo cual se representa como la proporción 3:1. Empleamos cuadrículas llamadas **cuadros de Punnett** para calcular la probabilidad de que ocurran determinados genotipos (y fenotipos) en los descendientes (figura 11.7).

Las proporciones que Mendel observó no fueron exactamente 3:1, sin embargo, él sabía que pueden surgir desviaciones por error de muestreo (sección 1.8). Por ejemplo, al lanzar una moneda al aire, se tienen las mismas probabilidades de que caiga cara o cruz (una probabilidad 1:1). Pero a menudo cae varias veces en cara o en cruz de manera continua. Así, al lanzar la moneda pocas veces, la proporción observada podría diferir considerablemente de la proporción predicha de 1:1. Sin embargo, mientras más veces se lance aumenta la probabilidad de que caiga en esta proporción. Mendel minimizó su error de muestreo maximizando el tamaño de su muestra.

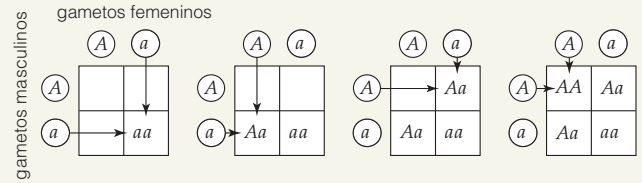
Los resultados de los experimentos monohíbridos de Mendel constituyeron la base de su ley de **segregación**, la cual explicaremos a continuación en términos modernos: las células diploides tienen pares de genes sobre pares de cromosomas homólogos. Los dos genes de cada par se separan uno de otro durante la meiosis, de modo que terminan en gametos distintos.

Para repasar en casa

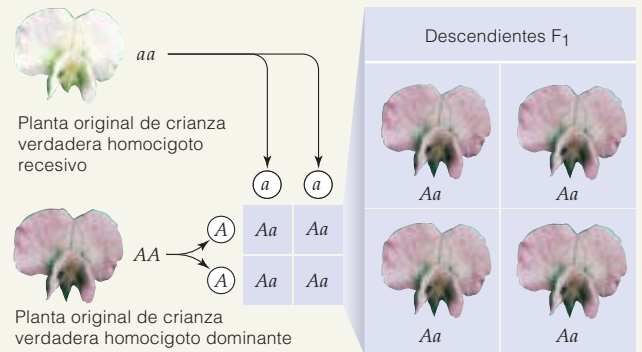
¿Qué dice la ley de la segregación de Mendel?

■ Las células diploides tienen pares de genes sobre pares de cromosomas homólogos. Los dos genes de cada par se separan uno de otro durante la meiosis, de modo que terminan en diferentes gametos.

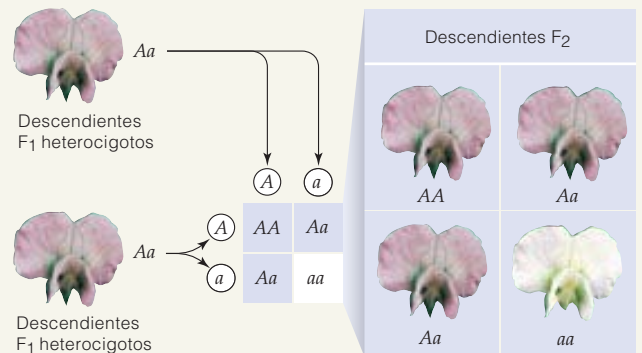
■ Mendel descubrió patrones de herencia en plantas de guisantes registrando y analizando los resultados de muchos cruces de pruebas.



A De izquierda a derecha, construcción paso a paso de un cuadro de Punnett. Los círculos significan gametos y las letras alelos: A es dominante; a es recesivo. Los genotipos de los descendientes resultantes se encuentran dentro de los cuadros.



B Un cruce entre dos plantas de crianza verdadera para diferentes formas de un rasgo produce descendientes F_1 heterocigotos idénticos.



C Un cruce entre los descendientes F_1 constituye el experimento monohíbrido. La proporción de fenotipo de descendientes F_2 en este ejemplo es 3:1 (3 moradas respecto a 1 blanca).

Figura 11.7 Animada (a) Método del cuadro de Punnett para predecir posibles resultados de cruces genéticos. (b, c) Uno de los experimentos monohíbridos de Mendel. En promedio, la proporción de fenotipos dominante respecto a recesivo entre plantas de segunda generación (F_2) de un experimento monohíbrido es 3:1.

Investiga: ¿Cuántos genotipos posibles hay en la generación F_2 ?

Respuesta: Tres: AA , Aa y aa

- Muchos genes se clasifican en gametos independientemente.
- Conexión con Meiosis 10.3.

Los **experimentos dihíbridos** prueban las relaciones de dominancia entre alelos en dos *locus* distintos. Los individuos con alelos diferentes de dos genes se cruzan (o autofecundan); la proporción de rasgos en los descendientes ofrece indicios acerca de los alelos. Mendel analizó los resultados numéricos de experimentos dihíbridos, pero dada la comprensión que prevalecía acerca de la herencia, sólo pudo proponer la hipótesis de que “unidades” que especificaban un rasgo (como el color de la flor) se clasifican en gametos independientemente de las “unidades” que especifican otros rasgos (como la altura de la planta). Él desconocía que esas unidades eran los genes y que ocurren en pares en cromosomas homólogos.

Podemos duplicar uno de los experimentos dihíbridos de Mendel cruzando dos plantas de crianza verdadera para dos rasgos. Aquí observaremos el color de la flor (*A*, púrpura; *a*, blanca) y la altura (*B*, alta; *b*, baja).

Progenitores de crianza verdadera: $AABB \times aabb$
 Gametos: $(AB, AB) (ab, ab)$
 Descendientes F_1 , todos dihíbridos: $AaBb$

Todos los descendientes F_1 de este cruce son altos, con flores púrpura. Recuerda que los cromosomas homólogos se unen a polos opuestos del huso durante la meiosis, pero qué homólogo se une a cada polo es algo aleatorio (sección 10.3). De este modo, son posibles cuatro combinaciones de alelos en los gametos de los dihíbridos $AaBb$: AB , Ab , aB y ab (figura 11.8).

Cuando se cruzan dos dihíbridos, sus alelos pueden combinarse en 16 posibles maneras durante la fecundación (cuatro tipos de gametos en un individuo $\times$ cuatro tipos de gametos en el otro). En nuestro ejemplo ($AaBb \times AaBb$), las 16 combinaciones dan lugar a cuatro fenotipos distintos (figura 11.9). Nueve de las 16 son altas, con flores moradas, tres son bajas, con flores moradas, tres son altas con flores blancas y una es baja con flores blancas. La proporción de estos fenotipos es 9:3:3:1. Con más pares de genes, son posibles más combinaciones. Cuando los progenitores difieren, por ejemplo, en 20 pares de genes, son posibles 3,500 millones de genotipos.

Mendel publicó sus resultados en 1866, pero aparentemente sus trabajos fueron leídos por pocos y nadie los entendió. En 1871 se hizo abad en su monasterio, lo cual puso fin a sus experimentos pioneros. Murió en 1884, sin saber que éstos constituirían el punto de partida de la genética moderna.

Con el tiempo, la hipótesis de Mendel recibió el nombre de ley de la **distribución independiente**. En términos modernos, dicha ley dice que los genes se clasifican en gametos independientemente de otros genes. Esta ley es válida para muchos genes en la mayoría de los organismos. Sin embargo, es necesario examinarla porque hay algunas excepciones. Por ejemplo, los genes relativamente cercanos sobre el mismo cromosoma tienden a permanecer juntos durante la meiosis (examinaremos este tema de nuevo en la sección 11.5).

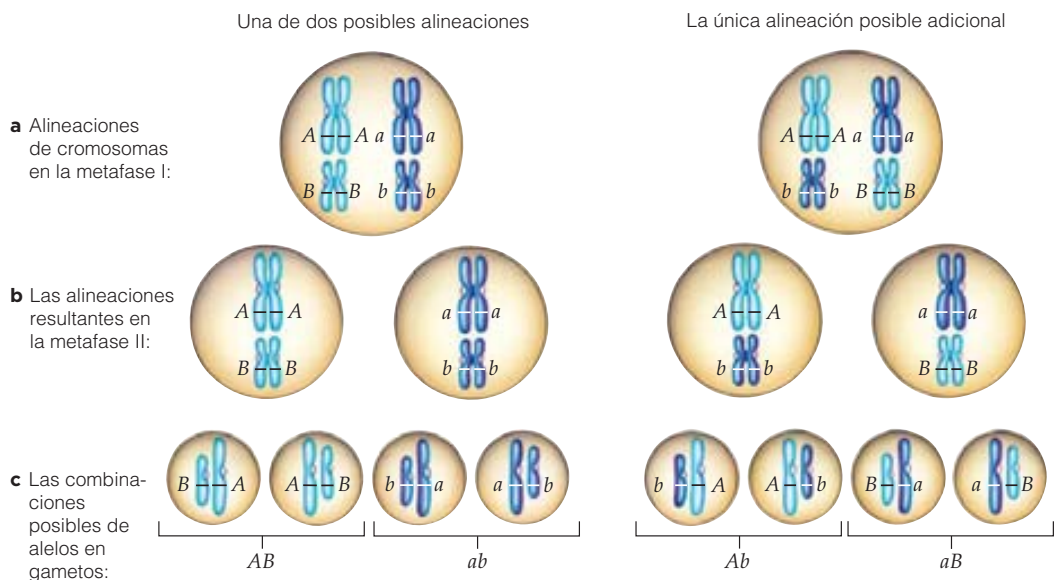
Para repasar en casa

¿Qué dice la ley de Mendel de la distribución independiente?

- Un gen se distribuye en gametos, independientemente de cómo se distribuyan otros genes.

Figura 11.8

Distribución independiente en la meiosis. Este ejemplo muestra sólo dos pares de cromosomas homólogos en el núcleo de una célula reproductiva diploide ($2n$). Cualquier cromosoma del par puede unirse a cualquier polo. Cuando se observa lo que ocurre con dos pares, se ve que son posibles dos alineaciones diferentes en la metafase I.



Progenitores P

A Meiosis en individuos homocigotos producen un tipo de gameto.

B Un cruce entre plantas homocigotas para dos caracteres distintos da una posible combinación de gametos.

Planta original homocigota para flores moradas y tallos largos.

$AABB$

Planta original homocigota para flores blancas y tallos cortos.

$aabb$

AB

$\times$

ab

Generación F₁

Todos los descendientes F₁ son $AaBb$, con flores moradas y tallos largos.

C La meiosis en plantas dihíbridas $AaBb$ da lugar a cuatro tipos de gametos.

AB Ab aB ab

Generación F₂

Estos gametos pueden combinarse hasta en 16 maneras posibles cuando los dihíbridos se cruzan ($AaBb \times AaBb$).

	AB	Ab	aB	ab
AB	$AABB$	$AABb$	$AaBB$	$AaBb$
Ab	$AABb$	$AAbb$	$AaBb$	$Aabb$
aB	$AaBB$	$AaBb$	$aaBB$	$aaBb$
ab	$AaBb$	$Aabb$	$aaBb$	$aabb$

D De los 16 posibles resultados genéticos de este cruce dihíbrido, 9 producen plantas de flores moradas altas; 3, plantas cortas de flores púrpura; 3, plantas altas de flores blancas; y 1, plantas bajas de flores blancas. La proporción de fenotipos de este cruce dihíbrido es 9:3:3:1.

Figura 11.9 Animada Uno de los experimentos dihíbridos de Mendel. En este caso, A es un alelo para flores moradas; a para flores blancas; B para plantas altas; b para plantas bajas. **Investiga:** ¿Qué representan las flores dentro de los recuadros?

Respuesta: Fenotipos de los descendientes

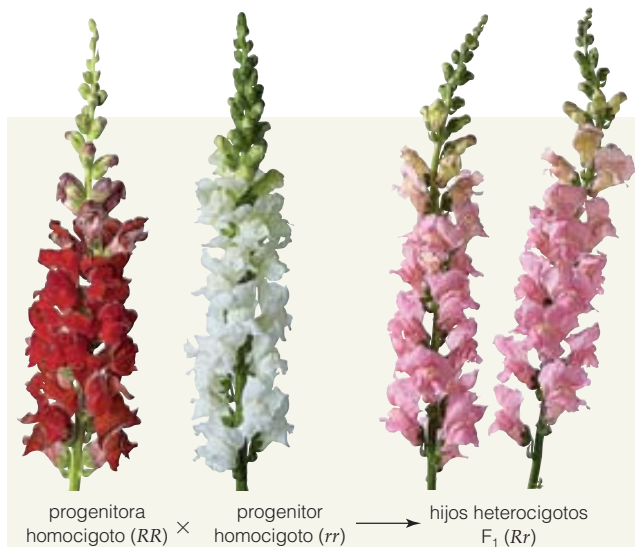
■ Mendel se concentró en los caracteres basados en alelos claramente dominantes o recesivos. Sin embargo, los patrones de expresión de genes para algunos caracteres no son tan simples.

■ Conexiones con Proteínas fibrosas 3.5, Pigmentos 7.1.



	AA		BB	
	o		o	
Genotipos	AO	AB	BO	OO
Fenotipos (tipo sanguíneo)	A	AB	B	O

Figura 11.10 Animada Combinaciones de alelos, éstas son las bases de los tipos sanguíneos A, B y O.



A Al cruzar una planta con flores rojas con una planta de flores blancas, todos los hijos F₁ serán de color rosado.

B Al cruzar dos plantas F₁, los tres fenotipos de los hijos F₂ ocurrirán en proporción 1:2:1:

	R	r
R	RR [Red flower]	Rr [Pink flower]
r	Rr [Pink flower]	rr [White flower]

Figura 11.11 Dominancia incompleta de la flor boca de dragón. (*Antirrhinum*)

Codominancia en tipos sanguíneos A, B y O

En la **codominancia**, los dos alelos homólogos no idénticos de un gen se expresan de manera completa en heterocigotos, de modo que ninguno es dominante o recesivo. La codominancia puede ocurrir en **sistemas de alelos múltiples**, en los cuales tres o más alelos de un gen persisten entre individuos de una población.

Los tipos de sangre A, B, y O son un método para determinar el genotipo del individuo en el *locus* del gen ABO, un sistema de alelos múltiples. El método verifica si hay presente un glucolípido de la membrana que ayuda a impartir a las células del cuerpo identidad singular. Este glucolípido ocurre en una forma ligeramente distinta. La forma que tiene la persona se inicia con un gen, ABO, que codifica una enzima. Hay tres alelos de este gen. Los alelos A y B codifican versiones distintas de la enzima. El alelo O tiene una mutación química que impide que el producto de la enzima tenga actividad.

Los alelos que lleva la persona del gen ABO determina el tipo de sangre (figura 11.10). El alelo A y el alelo B son codominantes cuando están apareados. Si el genotipo de la persona es AB, entonces tiene ambas versiones de la enzima, y su tipo de sangre es AB. El alelo O es recesivo cuando está apareado con A o con B. Si la persona es AA o AO, su sangre será tipo A. Si es BB o BO, su sangre será tipo B. Si es OO, su tipo será O.

El motivo de los tipos sanguíneos es que recibir células sanguíneas incompatibles por transfusión es peligroso. El sistema inmune ataca cualquier eritrocito que lleve glucolípidos extraños al cuerpo. Ese ataque provoca que las células formen macizos o estallen, lo cual constituye una reacción a la transfusión con consecuencias potencialmente mortales. La sangre tipo O es compatible con todos los demás tipos de sangre, de modo que a las personas que la tienen se les llama donadores universales. Si tienes sangre AB, puedes recibir transfusión de cualquier tipo de sangre; y esto se denomina receptor universal.

Dominancia incompleta

En la **dominancia incompleta**, un alelo de un par no es totalmente dominante respecto a su compañero, de modo que el fenotipo heterocigoto es intermedio entre los dos homocigotos.

Un cruce entre dos bocas de dragón puras, una roja y otra blanca, revela dominancia incompleta: todos los hijos F₁ son flores de color de rosa (figura 11.11). ¿A qué se debe esto? Las bocas de dragón rojas tienen dos alelos que les permiten fabricar mucho pigmento rojo. Las bocas de dragón blancas tienen dos alelos mutados: no fabrican ningún pigmento, de modo que sus flores son incoloras. Las bocas de dragón color de rosa tienen un alelo "rojo" y un alelo "blanco"; estos heterocigotos sólo fabrican suficiente pigmento para que el color de sus flores sea rosado. Al cruzar dos plantas color de rosa F₁ sería de esperarse que los descendientes F₂ tengan flores rojas, rosadas y blancas en proporción 1:2:1.

Epistasis

Algunos caracteres son afectados por interacciones entre diferentes productos genéticos, efecto llamado **epistasis**. De manera típica, un producto genético suprime el efecto de otro, de modo que el fenotipo resultante es ligeramente inesperado. Las interacciones epistáticas entre dos genes en el pollo provocan variación dramática en su cresta (figura 11.12).

Otro ejemplo es el siguiente: el color del pelo del perro labrador, es afectado por varios genes y puede ser negro, amarillo o marrón (figura 11.13). El color del pelo de este perro depende del producto de los alelos en más de un *locus*, los cuales fabrican un pigmento oscuro llamado melanina y lo depositan en los tejidos. El alelo *B* (negro) es dominante para *b* (marrón). En un *locus* distinto, el alelo *E* promueve los depósitos de melanina en la piel, pero dos alelos recesivos (*ee*) lo reducen. Un perro con dos alelos *e* tendrá piel amarilla, sin importar qué alelo tenga en el *locus B*.

Genes únicos con amplia influencia

Un gen puede influir en múltiples caracteres, efecto llamado **pleiotropía**. Los genes que codifican los productos que se emplean en todo el cuerpo son los que tienen más probabilidades de ser pleiotrópicos. Por ejemplo, las largas fibras de fibrilina imparten elasticidad a los tejidos del corazón, piel, vasos sanguíneos, tendones y otras partes del cuerpo. Las mutaciones en el gen de fibrilina provocan un trastorno genético llamado síndrome de Marfán, por el cual los tejidos se forman con fibrilina defectuosa o carecen de ella. El vaso sanguíneo de mayor tamaño que lleva sangre del corazón, la aorta, se ve especialmente afectado. En el síndrome de Marfán, las células musculares de la gruesa pared de la aorta no funcionan muy bien, y la propia pared no es tan elástica como debería. La aorta se expande bajo presión, de modo que la falta de elasticidad tarde o temprano la deja adelgazada y con fugas. Se acumulan depósitos de calcio en su interior. La aorta inflamada, adelgazada y debilitada puede experimentar ruptura abrupta al hacer ejercicio.

El síndrome de Marfán suele ser difícil de diagnosticar. Los afectados a menudo son altos, delgados y con articulaciones flojas, pero hay muchas personas altas, delgadas y con articulaciones flojas que no padecen este trastorno. Los síntomas en ocasiones no son aparentes, de modo que muchos desconocen que padecen el síndrome de Marfán. Hasta hace poco, muchos de ellos morían antes de llegar a los 50 años. Haris Charalambous fue uno de ellos (figura 11.14).

Para repasar en casa

¿Son todos los alelos claramente dominantes o recesivos?

■ Un alelo puede ser totalmente dominante, tener dominancia incompleta o ser codominante con su compañero en un cromosoma homólogo.

■ En la epistasis, dos o más productos genéticos influyen en un rasgo. En la pleiotropía, un producto genético influye en dos o más rasgos.



Figura 11.12 Variación de las crestas de pollo. La cresta carnosa y rojiza en la cabeza de los pollos es resultado de interacciones entre productos de alelos en dos *locus* genéticos.

	EB	Eb	eB	eb
EB	EEBB negro	EEBb negro	EeBB negro	EeBb negro
Eb	EEBb negro	EEbb marrón (chocolate)	EeBb negro	Eebb marrón (chocolate)
eB	EeBB negro	EeBb negro	eeBB amarillo	eeBb amarillo
eb	EeBb negro	Eebb marrón (chocolate)	eeBb amarillo	eebb amarillo



Figura 11.13 De izquierda a derecha. Labrador retriever de color negro, marrón (chocolate) y amarillo. Las interacciones epistáticas entre productos de dos pares de genes afectan el color de la piel de este perro.



Figura 11.14 La conocida estrella de baloncesto, Haris Charalambous, murió repentinamente cuando su aorta estalló durante ejercicios de calentamiento en la Universidad de Toledo en el año 2006. Solo tenía 21 años.

Charalambous era muy alto, delgado, con brazos y piernas largas, rasgos que se consideraron valiosos en atletas profesionales como los jugadores de baloncesto. Estos rasgos también se asocian con el síndrome de Marfán.

Como muchos otros, Charalambous no sabía que padecía el síndrome de Marfán. Se estima que 1 de cada 5,000 personas se encuentra afectado por el síndrome de Marfán a nivel mundial.

11.5 Grupos ligados

- A medida que dos genes están más lejos sobre un cromosoma, ocurre mayor entrecruzamiento entre ellos.
- Conexiones con Meiosis 10.3, Entrecruzamiento 10.4.

Como vimos en la sección 11.3, los alelos de genes sobre cromosomas distintos se asocian independientemente formando gametos. ¿Qué podemos decir sobre genes que están en un mismo cromosoma? Mendel estudió siete genes en las plantas de guisantes, las cuales tienen siete pares de cromosomas. ¿Tuvo suerte en elegir un gen de cada uno de esos pares de siete cromosomas? Algunos proponen que si hubiera continuado sus estudios en genética habría descubierto una excepción a su regla de la distribución independiente.

Sucede que algunos de los genes que Mendel estudió *sí se encuentran* en el mismo cromosoma. Estos genes están bastante distantes como para que ocurra entrecruzamiento



¿Tuvo que ver la suerte ciega de Mendel con su descripción de los genes?

entre ellos con mucha frecuencia, de hecho, con tal frecuencia que tienden a asociarse formando gametos de manera independiente como si estuviera sobre cromosomas distintos. En contraste, los genes que están muy cercanos sobre un cromosoma no tienden a distribuirse independientemente, porque no ocurre entrecruzamiento entre ellos con frecuencia. De este modo, los gametos suelen recibir combinaciones de alelos de los padres que portan dichos genes. Los genes que no se distribuyen independientemente se dice que están ligados (figura 11.15).

Los alelos de algunos genes ligados permanecen juntos durante la meiosis más que los de otros. Este efecto se debe simplemente a la distancia relativa entre los genes: los genes que están más cercanos en un cromosoma se separan con menor frecuencia por entrecruzamiento. Por ejemplo, si los genes *A* y *B* están el doble de distantes sobre un cromosoma que los genes *C* y *D*, entonces podemos esperar entrecruzamientos que separarán los alelos de los genes *A* y *B* con mayor frecuencia de lo que separarán los alelos de los genes *C* y *D*.



Generalizando a partir de este ejemplo, podemos decir que la probabilidad de que un evento de entrecruzamiento separe los alelos de dos genes es proporcional a la distancia entre dichos genes. En otras palabras, a medida que los genes están más cercanos en un cromosoma, los gametos tienen más probabilidad de recibir combinaciones de alelos de los padres de esos genes. Se dice que los genes están fuertemente ligados cuando la distancia entre ellos es relativamente pequeña.

Los genes de un cromosoma se llaman **grupo ligado o vinculación**. Los guisantes tienen 7 cromosomas, de modo que tienen 7 grupos ligados. Los humanos tienen 23 cromosomas, de modo que tienen 23 grupos ligados.

La vinculación de genes humanos fue identificada estudiando la herencia en familias durante varias generaciones. Algo quedó en claro: los entrecruzamientos son bastante frecuentes, inclusive pueden ser necesarios para que la meiosis se realice en su totalidad. En muchos eucariontes, ocurren por lo menos dos eventos de entrecruzamiento entre cada par de cromosomas homólogos durante la pro-fase I de la meiosis.

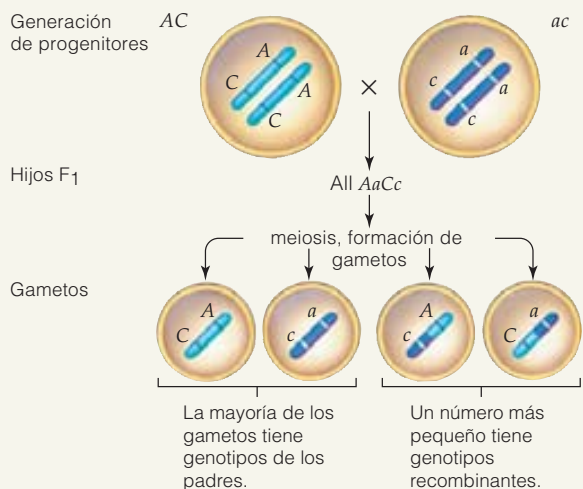


Figura 11.15 Animada Ligamiento y entrecruzamiento. Los alelos de dos genes sobre un mismo cromosoma permanecen juntos cuando no hay entrecruzamiento entre ellos, y se recombinan cuando sí lo hay.

Para repasar en casa

¿Cuál es el efecto del entrecruzamiento sobre la herencia?

- Todos los genes de un cromosoma forman parte de un grupo ligado.
- El entrecruzamiento altera los grupos ligados. A medida que dos genes están más distantes en un cromosoma, ocurre mayor entrecruzamiento entre ellos.

- El entorno puede influir en la expresión genética.
- Conexión con Función de las enzimas 6.3.

Las variaciones de rasgos no siempre son resultado de diferencias en los alelos. Por ejemplo, en la sección 6.3, describimos una enzima sensible al calor, la tirosinasa, que afecta el color de la piel de los gatos siameses. Esta enzima cataliza un paso de la síntesis de melanina, pero sólo funciona en las regiones menos calurosas del cuerpo, como piernas, cola y orejas. La tirosinasa también afecta el color de la piel de los conejos Himalaya. Los conejos son homocigotos para el alelo c^h , que codifica una forma de tirosinasa que deja de trabajar cuando la temperatura de las células excede 33°C. El calor metabólico mantiene las partes más grandes del cuerpo suficientemente cálidas como para reactivar la enzima, de modo que la piel es clara en esta superficie. Las orejas y otros apéndices delgados pierden el calor metabólico más rápido, de modo que son más fríos y se oscurecen por la melanina (figura 11.16).

Las plantas de yarrow (*Achillea millefolium*) son otro ejemplo de la manera en que el entorno influye en el genotipo. El yarrow suele ser útil para experimentos, porque crece a partir de brotes. Todos los brotes de una planta tienen el mismo genotipo, de modo que los investigadores saben que los genes no son la base para ninguna diferencia fenotípica entre ellos. En un estudio, las plantas de yarrow genéticamente idénticas tuvieron distinto fenotipo al cultivarse a diferente altitud (figura 11.17).

Los invertebrados también presentan variación fenotípica según las condiciones ambientales. Por ejemplo, las dafnias son parientes microscópicas de agua dulce de los camarones. Los insectos de agua se alimentan de ellas. *Daphnia pulex*, que habita en estanques con pocos depredadores, presenta cabeza redondeada, pero la que habita donde hay muchos depredadores, presenta cabeza más puntiaguda (figura 11.18). Los depredadores de *Daphnia* emiten productos químicos que ponen en peligro a otro fenotipo.

El entorno también afecta a los genes humanos. Uno de nuestros genes codifica una proteína que transporta la serotonina a través de la membrana de las células del cerebro. La serotonina reduce la ansiedad y la depresión durante periodos traumáticos. Algunas mutaciones del gen transportador de serotonina pueden reducir la capacidad para adaptarse a la tensión. Esto es algo similar a una persona que va por la vida en su bicicleta sin llevar casco emocional. Sólo si tiene un accidente se observa el efecto de la mutación fenotípica: la depresión. Otros genes humanos afectan el estado emocional, pero la mutación mencionada reduce nuestra capacidad para recuperarnos cuando nos ocurren cosas malas.

Para repasar en casa

¿Influye el entorno en la expresión genética?

- La expresión de algunos genes se ve afectada por factores medioambientales, como la temperatura. Un resultado puede ser la variación de rasgos o caracteres.



Figura 11.16 Animada Efecto observable del medio ambiente sobre la expresión genética. El conejo Himalaya es homocigoto para un alelo que codifica una forma sensible al calor de la enzima necesaria para síntesis de melanina. Las partes más frescas de su cuerpo, como las orejas, son oscuras. La masa corporal principal es más cálida, por lo que es de color claro. Se rasuró una zona de la piel blanca del conejo y se le colocó una compresa helada sobre el sitio. Al crecer, la piel fue de color oscuro. La compresa enfrió esa zona lo suficiente para que la enzima pudiera trabajar, por lo cual produjo melanina.

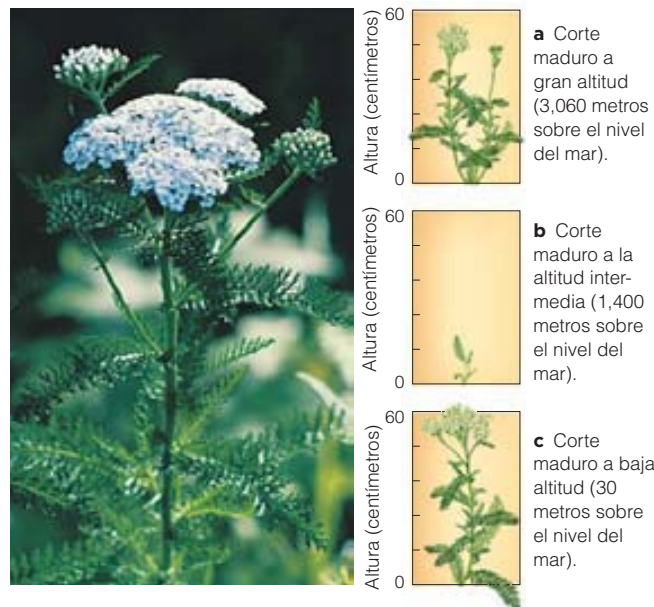


Figura 11.17 Experimento que demuestra los efectos ambientales sobre el fenotipo en plantas de yarrow (*Achillea millefolium*). Cortes de la misma planta original fueron cultivados en el mismo tipo de tierra a tres altitudes distintas.

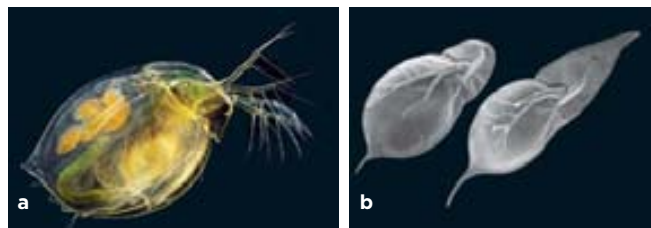


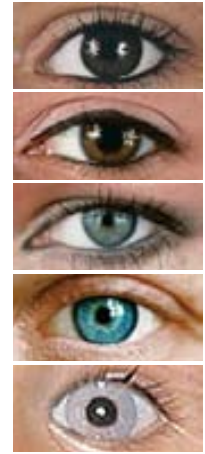
Figura 11.18 (a) Microfotografía con microscopio de luz de una dafnia viva. (b) Efectos fenotípicos de la presencia de insectos que se alimentan de dafnias. La forma del cuerpo a la izquierda se desarrolla cuando hay pocos o ningún depredador. La forma de la derecha se desarrolla cuando el agua contiene productos químicos emitidos por los depredadores de los insectos dafnia. Tiene cola larga y un extremo puntiagudo en la cabeza.

■ Los individuos de la mayoría de las especies varían en algunos de los caracteres compartidos. Muchos de estos caracteres presentan una gama continua de variación.

Variación continua

Los individuos de una especie típicamente varían en muchos de sus caracteres compartidos. Algunos de estos caracteres aparecen en dos o tres formas; mientras que otros ocurren en una gama de pequeñas diferencias llamada **variación continua**, la cual es resultado de la herencia poligénica, en la cual, múltiples genes afectan un solo carácter. A medida que hay más genes y factores ambientales que influyen en el rasgo, su variación es más continua.

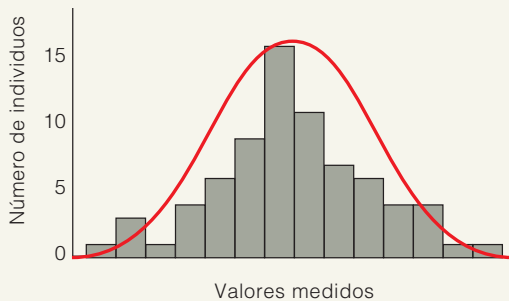
Considera el color de los ojos. La parte de color es el iris, una estructura pigmentada con forma de dona. Varios productos genéticos contribuyen al color del iris sintetizando y distribuyendo melaninas. A medida que se deposita más melanina en el iris, éste refleja menos luz. Los iris casi negros tienen depósitos densos de melanina que absorben casi toda la luz, y reflejan muy poca. Los depósitos de melanina no son tan extensos en ojos de color marrón o miel, los cuales reflejan cierta canti-



5/3 5/4 5/5 5/6 5/7 5/8 5/9 5/10 5/11 6/0 6/1 6/2 6/3 6/4 6/5

Altura (pies/pulgadas)

A Variación continua en estudiantes de biología en la Universidad de Florida. Estudiantes de sexo masculino (*arriba*) y femenino (*derecha*) fueron divididos en categorías por incrementos de una pulgada de altura.



4/11 5/0 5/1 5/2 5/3 5/4 5/5 5/6 5/7 5/8 5/9 5/10 5/11

Altura (pies/pulgadas)

B Gráfica de barras que muestra datos de los estudiantes de biología de sexo masculino en (**a**). Observa la distribución que tiene aproximadamente forma de campana.

Figura 11.19 Animada Variación continua. Estos ejemplos muestran la variación continua en altura, uno de los rasgos que ayuda a caracterizar las poblaciones humanas.

dad de luz incidente. Los ojos grises, verdes y azules tienen la menor cantidad de melanina, de modo que reflejan la mayor parte de la luz.

¿Cómo podemos determinar si un carácter varía de manera continua? Primero, se divide la rama total de fenotipos en categorías medibles, como pulgadas de altura. A continuación, contamos cuántos individuos del grupo caen dentro de cada categoría. Este conteo da las frecuencias relativas de fenotipos a través de nuestro rango de valores medibles. Por último, los datos en forma de gráfica de barras (figura 11.19). En estos diagramas, las barras más cortas son categorías con menor número de individuos, y las más altas son las que tienen mayor número. Una gráfica de línea en torno a la parte superior de las barras mostrará la distribución de valores para el rasgo. Si la línea tiene forma de **campana**, es que el rasgo muestra variación continua.

Respecto a fenotipos inesperados

Casi todos los rasgos que Mendel estudió aparecían en proporciones predecibles, porque los pares de genes por casualidad se encontraban en diferentes cromosomas o lejanos sobre un mismo cromosoma, y tendían a segregarse de manera independiente. Sin embargo, a menudo hay más variación de fenotipos y no todos son resultado de entrecruzamiento.

Por ejemplo, ciertas mutaciones causan la camptodactilia, en la cual, la forma y el movimiento de los dedos de la mano es anormal. Todos o casi todos los dedos de una mano, la otra o ambas pueden estar doblados e inmóviles (*derecha*).



¿Qué ocasiona la variación compleja? La mayoría de las moléculas orgánicas se sintetiza por vías metabólicas que incluyen muchas enzimas. Los genes que codifican esas enzimas pueden mutar de maneras diversas, de modo que sus productos pueden funcionar dentro de una gama de actividad que abarca desde excesiva hasta casi nula. Por lo tanto, el producto final de una vía metabólica puede producirse dentro de un rango de concentración y actividad. Los factores ambientales a menudo añaden más variaciones a esto.

De este modo, el fenotipo se debe a interacciones complejas entre productos genéticos y el entorno. Examinaremos de nuevo este tema en el capítulo 18, al considerar algunas consecuencias evolutivas de la variación en el fenotipo.

Para repasar en casa

¿Cómo varía el fenotipo?

■ Algunos rasgos presentan una rama de pequeñas diferencias o variación continua. A medida que hay más genes y otros factores que influyen en el rasgo, la distribución del fenotipo es más continua.

■ Las enzimas y otros productos genéticos controlan la mayor parte de las vías metabólicas. Las mutaciones, las interacciones entre los genes y las condiciones ambientales pueden afectar uno o más pasos y así contribuir a la variación de fenotipos.

Resumen

Sección 11.1 Al realizar experimentos con plantas de guisantes, Mendel recopiló evidencia de patrones, por lo cual los padres transmiten genes a los descendientes. Los **genes** son unidades de ADN que contienen información sobre rasgos. Cada uno tiene su propio **locus** o ubicación a lo largo de un cromosoma. Las **mutaciones** dan lugar a diferentes formas de un gen (alelos).

Los individuos que portan dos alelos idénticos de un gen son **homocigotos** para dicho gen (AA) o (aa). Los individuos de crianza verdadera son homocigotos para alelos que afectan ese rasgo. Los descendientes de un cruce entre individuos homocigotos para diferentes alelos de un gen son **híbridos** o **heterocigotos** con dos alelos no idénticos (Aa).

Un alelo **dominante** enmascara el efecto de un alelo **recesivo** que lo acompaña sobre un cromosoma homólogo. Un individuo con dos alelos dominantes (AA) es **homocigoto dominante**. Un individuo con dos alelos recesivos es **homocigoto recesivo** (aa).

Los alelos en cualquiera o en todos los **locus** genéticos constituyen el **genotipo** del individuo. La **expresión genética** da lugar a un **fenotipo**, que se refiere a los rasgos observables en un individuo.

■ Aprende cómo Mendel cruzó plantas de guisantes de jardín y las definiciones importantes de términos genéticos en CengageNOW.

Sección 11.2 El cruzamiento de individuos de crianza verdadera para dos formas de un rasgo ($AA \times aa$) da descendientes F_1 heterocigóticos idénticos (Aa). Una cruce entre estos descendientes F_1 es un **experimento monohíbrido**, el cual puede revelar relaciones de dominancia entre los alelos. Los **cuadros de Punnett** se emplean para calcular la **probabilidad** de ver ciertos fenotipos F_2 en descendientes de dichos **cruces de prueba**.

	A	a	
A	AA	Aa	AA (dominante) Aa (dominante) Aa (dominante) aa (recesivo)
a	Aa	aa	

la proporción fenotípica esperada es 3:1

Los resultados del experimento monohíbrido de Mendel condujeron a esta ley de la **segregación** (formulada aquí en términos modernos): los organismos diploides tienen pares de genes sobre pares de cromosomas homólogos. Durante la meiosis, los genes de cada par de separan, de modo que cada gameto adquiere un gen o el otro.

■ Usa la interacción de CengageNOW para efectuar experimentos monohíbridos y un cruce de prueba.

Sección 11.3 El cruce de individuos con crianza verdadera para dos formas de dos rasgos ($AABB \times aabb$) da descendientes F_1 heterocigotos ($AaBb$). Un cruce entre estos descendientes F_1 se llama **experimento dihíbrido**. Las proporciones fenotípicas en descendientes F_2 de cruces de prueba pueden revelar relaciones de dominancia entre los alelos. Mendel observó una proporción fenotípica 9:3:3:1 en sus experimentos dihíbridos.

9 dominantes para ambos caracteres
 3 dominantes para A , recesivo para b
 3 dominantes para B , recesivo para a
 1 recesivo para ambos caracteres

Estos resultados condujeron a la ley de la **distribución independiente** (formulada en términos modernos): la meiosis clasifica los pares de genes en cromosomas homólogos independientemente de otros pares de genes sobre otros cromosomas. La

Una persona de origen étnico mixto puede producir gametos que contengan diferentes mezclas de alelos para piel oscura y clara. Es bastante raro que uno de estos gametos contenga todos los alelos para piel oscura, y el otro los alelos para piel clara, aunque puede ocurrir, como se evidencia aquí en el caso de las gemelas Kian y Remi.



En el caso del gen *SLC24A5*, una mutación ocurrida hace 6,000 o quizá 10,000 años modificó el undécimo aminoácido del producto

¿Por qué opción votarías?

Los atributos físicos, como el color de la piel, que tienen base genética, a menudo se emplean para definir la raza. ¿Podrías afirmar que Kian y Remi son de distintas razas? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea.

protéico de alanina a treonina. Este pequeño cambio dio lugar a la versión europea de piel blanca.

unión aleatoria de cromosomas homólogos a polos opuestos del huso durante la profase I es la base de este resultado.

■ Usa las interacciones de CengageNOW para observar los resultados de un cruce dihíbrido.

Sección 11.4 Los patrones hereditarios con frecuencia varían. En la **dominancia incompleta**, un alelo no es totalmente dominante respecto a su compañero en un cromosoma homólogo, por tanto, ambos se expresan. La combinación de alelos da lugar a un fenotipo intermedio.

Los alelos **codominantes** se expresan ambos de manera simultánea en los heterocigotos, como ocurre en el **sistema de alelos múltiples** en el que se basan los tipos sanguíneos A, B y O. En la **epistasia**, los productos de interacción de uno o más genes a menudo afectan un mismo rasgo. Un gen **pleiotrópico** afecta dos o más rasgos.

■ Usa las interacciones de CengageNOW para explorar patrones de herencia no mendeliana.

Sección 11.5 A medida que dos genes están más distantes en un cromosoma, hay mayor frecuencia de entrecruzamiento entre ellos. Los genes relativamente cercanos uno a otro en el cromosoma permanecen juntos durante la meiosis, porque ocurren pocos eventos de entrecruzamiento entre ellos. Los genes relativamente lejanos tienden a asociarse independientemente en gametos. Todos los genes en un cromosoma constituyen un **grupo de vinculación o ligado**.

Sección 11.6 Diversos factores del entorno pueden afectar la expresión genética en individuos.

■ Usa las interacciones de CengageNOW para ver cómo el entorno puede afectar el fenotipo.

Sección 11.7 Un rasgo influenciado por los productos de genes múltiples a menudo ocurre en un rango de pequeños incrementos de fenotipo (**variación continua**).

■ Usa las interacciones de CengageNOW para graficar una distribución continua de la estatura de estudiantes de un salón de clases.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Los alelos son _____.
 - formas moleculares alternativas de un gen
 - diferentes fenotipos
 - homocigotos de crianza verdadera autofertilizantes
- Una curva con forma de campana indica _____ en un rasgo.
- Un heterocigoto tiene _____ para el rasgo que se estudia.
 - un par de alelos idénticos

- un par de alelos no idénticos
 - condición haploide en términos genéticos
- Los rasgos observados de un organismo son _____.
 - su fenotipo
 - su sociobiología
 - su genotipo
 - su pedigrí (o árbol genealógico)

- Los descendientes de segunda generación de un cruce de padres homocigotos para diferentes alelos son _____.
 - la generación F_1
 - la generación F_2
 - la generación híbrida
 - ninguno de los anteriores

- Los descendientes F_1 del cruce $AA \times aa$ son _____.
 - todos AA
 - todos aa
 - todos Aa
 - $1/2 AA$ y $1/2 aa$

- En relación con la pregunta 5; asumiendo dominancia completa, la generación F_2 presentará una proporción fenotípica de _____. resultados.
 - 3:1
 - 9:1
 - 1:2:1
 - 9:3:3:1

- Un cruce de prueba es un método para determinar _____.
 - el fenotipo
 - el genotipo
 - a y b

- Asumiendo dominancia completa, los cruces entre dos plantas de guisantes F_1 dihíbridas, que son descendientes de un cruce $AABB \times aabb$, dan lugar a proporciones fenotípicas F_2 de _____. resultados.
 - 1:2:1
 - 3:1
 - 1:1:1:1
 - 9:3:3:1

- La probabilidad de que ocurra un entrecruzamiento entre dos genes en un mismo cromosoma _____.
 - no está relacionada con la distancia entre ellos
 - disminuye con la distancia entre ellos
 - aumenta con la distancia entre ellos

- Dos genes cercanos en un mismo cromosoma _____.
 - están vinculados
 - son alelos idénticos
 - son homólogos
 - son autosomas
 - todos los anteriores

- Relaciona cada ejemplo con la descripción más adecuada de la izquierda.

_____ experimento dihíbrido	a. bb
_____ experimento monohíbrido	b. $AABB \times aabb$
_____ condición homocigota	c. Aa
_____ condición heterocigota	d. $AA \times Aa$

■ Visita CengageNOW para preguntas adicionales.

Problemas de genética

Respuestas en el apéndice III

- Asumiendo que ocurre distribución independiente durante la meiosis, ¿qué tipo(s) de gameto(s) se formará(n) en individuos con los siguientes genotipos?
 - $AABB$
 - $AaBB$
 - $Aabb$
 - $AaBb$

Ejercicio de análisis de datos

Un estudio realizado en el año 2000 midió el color promedio de la piel de personas nativas en más de 50 regiones, y lo correlacionó con la cantidad de radiación UV recibida en esas regiones. En la figura 11.20 se muestran algunos de los resultados.

1. ¿Qué país recibe más radiación UV? ¿Qué país recibe menos?
2. ¿Las personas nativas de este país tienen piel de color más oscura o más clara?
3. Según estos datos, ¿cómo se correlaciona el color de la piel de las personas nativas con la cantidad de radiación UV incidente en las regiones donde habitan?

País	Reflectancia cutánea	UVMED
Australia	19.30	335.55
Kenia	32.40	354.21
India	44.60	219.65
Camboya	54.00	310.28
Japón	55.42	130.87
Afganistán	55.70	249.98
China	59.17	204.57
Irlanda	65.00	52.92
Alemania	66.90	69.29
Holanda	67.37	62.58

Figura 11.20
Color cutáneo de personas nativas y radiación UV regional incidente. La reflectancia cutánea mide cuánta luz de 685 nanómetros de longitud de onda es reflejada por la piel; UVMED es el promedio anual de radiación UV recibida en la superficie de la Tierra.

2. En relación con el problema 1. Determina las frecuencias de cada genotipo entre descendientes de los siguientes apareamientos:
 - a. $AABB \times aaBB$
 - b. $AaBB \times AABb$
 - c. $AaBb \times aabb$
 - d. $AaBb \times AaBb$
3. En relación con el problema 2. Asume que un tercer gen tiene los alelos C y c. Para genotipo listado, ¿qué combinaciones de alelos ocurrirán en los gametos, asumiendo distribución independiente?
 - a. $AABBCC$
 - b. $AaBBcc$
 - c. $AaBBCc$
 - d. $AaBbCc$

4. En ocasiones el gen para tirosinasa muta de modo que su producto no es funcional. Un individuo homocigoto recesivo para dicha mutación no puede fabricar melanina. El albinismo es la ausencia de melanina, y se produce en este caso. Los humanos y muchos otros organismos pueden tener este fenotipo (*derecha*). En las siguientes situaciones, ¿cuáles son los probables genotipos del padre, la madre y los hijos?



- a. Ambos padres tienen fenotipos normales; algunos de sus hijos son albinos y otros no están afectados.
- b. Ambos padres son albinos y tienen hijos albinos.
- c. La mujer no está afectada y el hombre es albino, tienen un hijo albino y tres hijos no afectados.

5. Ciertos genes son vitales para el desarrollo. Cuando experimentan mutaciones, son letales en los homocigotos recesivos. No obstante, los heterocigotos pueden perpetuar los alelos letales recesivos. El alelo *Manx* (M^L) en los gatos es un ejemplo: los gatos homocigotos ($M^L M^L$) mueren antes del nacimiento, mientras que en los heterocigotos ($M^L M$), la columna vertebral se desarrolla anormalmente, por lo que el gato carece de cola (*derecha*).



Se aparean dos gatos $M^L M$. ¿Cuál es la probabilidad de que cualquiera de los gatitos sobrevivientes sea heterocigoto?

6. Varios alelos afectan los rasgos de las rosas, como la forma de la planta y la forma del botón. Los alelos de un gen rigen si la planta será trepadora (dominante) o arbusto (recesiva). Todas las descendientes F_1 de un cruce entre una trepadora pura y una planta tipo arbusto, son trepadoras. Cuando una planta F_1 se cruza con una tipo arbusto, aproximadamente 50% de los descendientes serán arbustos y 50% serán trepadoras. Empleando los símbolos A y a para los alelos dominantes recesivos, construye un cuadro de Punnett de los genotipos y fenotipos esperados en los

descendientes F_1 y en descendientes de un cruce entre una planta F_1 y una planta tipo arbusto.

7. Mendel cruzó una planta de guisante de crianza verdadera con vainas verdes y una planta de guisante de crianza verdadera de vainas amarillas. Todas las plantas F_1 tuvieron vainas verdes. ¿Cuál es el alelo recesivo?

8. Supongamos que identificas un nuevo gen en ratones. Uno de sus alelos especifica piel blanca y el otro, piel marrón. Deseas comprobar si los dos interactúan con dominancia simple o incompleta. ¿Qué tipo de cruces genéticos te permitirían saber estas respuestas?

9. En las plantas de guisantes dulces, un alelo para flores púrpura (P) es dominante respecto a un alelo para flores rojas (p). Un alelo para granos de polen largos (L) es dominante respecto al alelo para granos redondos de polen (l). Bateson y Punnett cruzaron una planta de flores púrpura y granos de polen largos con otra que tenía flores blancas y granos de polen redondos. Todas las descendientes F_1 tuvieron flores púrpura y granos de polen largos. En la generación F_2 los investigadores observaron los siguientes fenotipos:

296 flores moradas/granos de polen largos
19 flores moradas/granos de polen redondos
27 flores rojas/granos de polen largos
85 flores rojas/granos de polen redondos

¿Cuál es la mejor explicación de estos resultados?

10. Las plantas de flores dragón rojas son homocigotas para el alelo R^1 . Las plantas dragón de flores blancas son homocigotas para un alelo distinto (R^2). Las plantas heterocigotas ($R^1 R^2$) tienen flores rosadas. ¿Qué fenotipos aparecen en los descendientes de primera generación de los cruces que se enlistan a continuación? ¿Cuáles serán las proporciones esperadas de cada fenotipo?

- a. $R^1 R^1 \times R^1 R^2$
- b. $R^1 R^1 \times R^2 R^2$
- c. $R^1 R^2 \times R^1 R^2$
- d. $R^1 R^2 \times R^2 R^2$

(Los alelos dominantes incompletos generalmente se designan por superíndices, como se muestra, y no por letras mayúsculas para dominancia y letras minúsculas para recesividad.)

11. Un solo alelo mutante da lugar a una forma anormal de la hemoglobina (Hb^S , no Hb^A). Los homocigotos ($Hb^S Hb^S$) desarrollan anemia falciforme (sección 3.6). Los heterocigotos ($Hb^A Hb^S$) tienen pocos síntomas. Una pareja en la que ambos son heterocigotos para el alelo Hb^S planea tener hijos. Para cada uno de los embarazos indica la probabilidad de que tengan un hijo que sea:

- a. homocigoto para el alelo Hb^S
- b. homocigoto para el alelo Hb^A
- c. heterocigoto: $Hb^A Hb^S$

Los cromosomas y la herencia humana

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Genes extraños, mentes torturadas.

“Este hombre es brillante”. Esta fue la extensión de la carta de recomendación de Richard Duffin, catedrático de matemáticas de la Universidad Carnegie Mellon, que en 1948 recomendó a John Forbes Nash Jr., joven de 20 años de edad que solicitaba ser admitido en la escuela para graduados de la Universidad de Princeton. En los próximos diez años, Nash fue conocido como uno de los matemáticos más destacados. Era torpe a nivel social, pero también lo son muchas otras personas dotadas. Nash no demostraba ningún síntoma de la esquizofrenia paranoide que posteriormente lo debilitaría.

Los síntomas se manifestaron cuando cumplió 30 años. Nash tuvo que abandonar su posición en el Massachusetts Institute of Technology; transcurrieron dos décadas para que pudiera regresar a sus trabajos pioneros en matemáticas.

De cada 100 personas una está afectada de esquizofrenia. Este trastorno neurobiológico (TNB) se caracteriza por ilusiones, alucinaciones, habla desorganizada y comportamiento social anormal. La esquizofrenia a menudo va acompañada de creatividad excepcional. También va acompañada en ocasiones de otros trastornos neurobiológicos, incluyendo autismo, depresión crónica y trastorno bipolar que se manifiesta como cambios repentinos del estado de ánimo y el comportamiento social.

Ciertamente, no toda persona con cociente intelectual alto tiene un trastorno neurobiológico, pero un alto porcentaje de genios creativos presentan trastornos neurobiológicos en compa-

ración con personas que no son geniales. De hecho, las personas altamente creativas y emocionalmente saludables tienen más rasgos de personalidad en común con las personas afectadas por trastornos neurobiológicos, que con individuos más cercanos a la norma. Por ejemplo, ambos tienden a ser hipersensibles a los estímulos del entorno, algunos pueden encontrarse al borde de la inestabilidad mental. Quienes desarrollan trastornos neurobiológicos forman parte de un grupo que incluye al físico Sir Isaac Newton, al filósofo Sócrates, al compositor Ludwig van Beethoven, al pintor Vincent van Gogh, al siquiatra Sigmund Freud, al político Winston Churchill, a los poetas Edgar Allan Poe y Lord Byron, a los escritores James Joyce y Ernest Hemingway, y muchos otros (figura 12.1).

Aún no hemos identificado todas las interacciones entre los genes y el medio ambiente que podrían impulsar a estos individuos hacia los extremos. Sin embargo, conocemos varias mutaciones que predisponen a desarrollar trastornos neurobiológicos.

Ciertamente, los trastornos neurobiológicos tienden ser de tipo familiar. Muchas de las familias que producen genios creativos también producen personas afectadas por un trastorno neurobiológico; en ocasiones, en más de un tipo. Durante décadas, los neurocientíficos han estudiado este tipo de familias y han identificado varios loci genéticos que al experimentar mutación se asocian con una gama de trastornos neurobiológicos.

Después de describir esta interesante conexión, te invitamos a estudiar la base cromosomal de la herencia humana.



¡Mira el video! **Figura 12.1** Los trastornos neurobiológicos y la creatividad. Abraham Lincoln (izquierda) sufría de depresión crónica, aunque fue capaz de modificar el curso de la historia de Estados Unidos. Centro. El suicidio de Virginia Woolf tras un ataque nervioso es un trágico ejemplo de los escritores creativos quienes, como grupo, tienen dieciocho veces más probabilidades de suicidarse, diez veces más probabilidades de experimentar depresión y veinte veces más probabilidades de presentar trastorno bipolar que las personas promedio. Pablo Picasso (derecha) sufría de depresión, y tal vez de esquizofrenia.

Conceptos básicos



Los autosomas y los cromosomas sexuales

Los animales tienen cromosomas llamados autosomas. Los miembros de los pares de autosomas son idénticos en longitud, forma y en los genes que portan. En especies que se reproducen sexualmente, los miembros de un par de cromosomas sexuales difieren entre machos y hembras. [Sección 12.1](#)



Herencia autosómica

Muchos genes de los autosomas se expresan en patrones mendelianos de dominancia simple. Algunos alelos dominantes o recesivos producen trastornos genéticos. [Secciones 12.2, 12.3](#)



Herencia ligada al sexo

Algunos caracteres son afectados por genes del cromosoma X. Los patrones de herencia de dichos rasgos difieren entre machos y hembras. [Sección 12.4](#)



Cambios en la estructura o número de cromosomas

En ocasiones poco frecuentes, un cromosoma puede experimentar un cambio permanente a gran escala en su estructura, en el número de autosomas o de cromosomas sexuales. En los humanos, dichos cambios generalmente producen un trastorno genético.

[Secciones 12.5, 12.6](#)



Análisis genético humano

Diversos procedimientos analíticos y diagnósticos a menudo revelan trastornos genéticos. Lo que el individuo y la sociedad como un todo deberían hacer con esta información, conlleva problemas éticos.

[Secciones 12.7, 12.8](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo emplearás tus conocimientos sobre la estructura de los cromosomas (sección 9.1), la mitosis (9.3), la meiosis (10.3, 10.4) y la formación de gametos (11.3).
- Antes de comenzar, asegúrate de tener claros los conceptos de alelos dominantes y recesivos, las condiciones homocigotas y heterocigotas (11.1).
- El error de muestreo (1.8), la estructura de carbohidratos (3.3) y proteínas (3.6), la corteza celular (4.13), los pigmentos (7.1), la glucólisis (8.2) y la nutrición (8.7) serán mencionados nuevamente, esta vez dentro del contexto de diversos trastornos genéticos.

¿Por qué opción votarías? Las pruebas de predisposición a trastornos neurobiológicos quedarán disponibles pronto. Las compañías aseguradoras y los patrones podrían utilizar esta información para discriminar en contra de individuos aparentemente saludables. ¿Estás a favor de la legislación que rige el uso de estas pruebas? Ve más detalles en CengageNOW, y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- En los humanos dos cromosomas sexuales constituyen la base del sexo. Todos los demás cromosomas humanos son autosómicos.
- Conexión con Estructura de los cromosomas 9.1 y 9.3, Meiosis 10.3.

La mayoría de los animales, incluyendo los humanos, normalmente son de sexo masculino o femenino. Tienen un número diploide de cromosomas ($2n$), con pares de cromosomas homólogos en las células de su cuerpo. Típicamente todos, excepto un par de esos cromosomas, son **autosomas** y llevan los mismos genes en machos y hembras. Los autosomas de un par tienen la misma longitud, forma y ubicación del centrómero. Los miembros de un par de **cromosomas sexuales** difieren entre machos y hembras. Esa diferencia determina el sexo del individuo.

Los cromosomas sexuales de los humanos se llaman X e Y. Las células corporales de las mujeres contienen dos cromosomas X (XX); los varones contienen un cromosoma X y otro Y (XY). Los cromosomas X e Y difieren en longitud, forma y en los genes que portan, pero interactúan como homólogos durante la profase I.

Las hembras XX y los machos XY son la regla en las moscas de la fruta, los mamíferos y muchos otros animales, aunque hay otros patrones. En mariposas, polillas, aves y ciertos peces, los machos tienen dos cromosomas sexuales idénticos, pero las hembras no. Los factores ambientales (no los cromosomas sexuales) determinan el sexo en algunas especies de invertebrados, tortugas y ranas. Por ejemplo, la temperatura de la arena donde las tortugas marinas entierran sus huevos determina el sexo de la progenie.

Determinación del sexo

En los humanos, un nuevo individuo hereda una combinación de cromosomas sexuales que determina si será hembra o macho. Todos los óvulos de las mujeres tienen un solo cromosoma X. La mitad de los espermatozoides de los varones llevan un cromosoma X y la otra mitad un cromosoma Y. Cuando un espermatozoide X fertiliza un óvulo X, el cigoto resultante será de sexo femenino. Si el espermatozoide lleva un cromosoma Y, el cigoto será de sexo masculino (figura 12.2a).

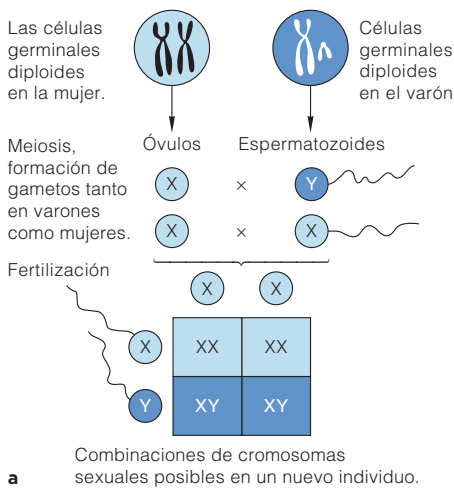
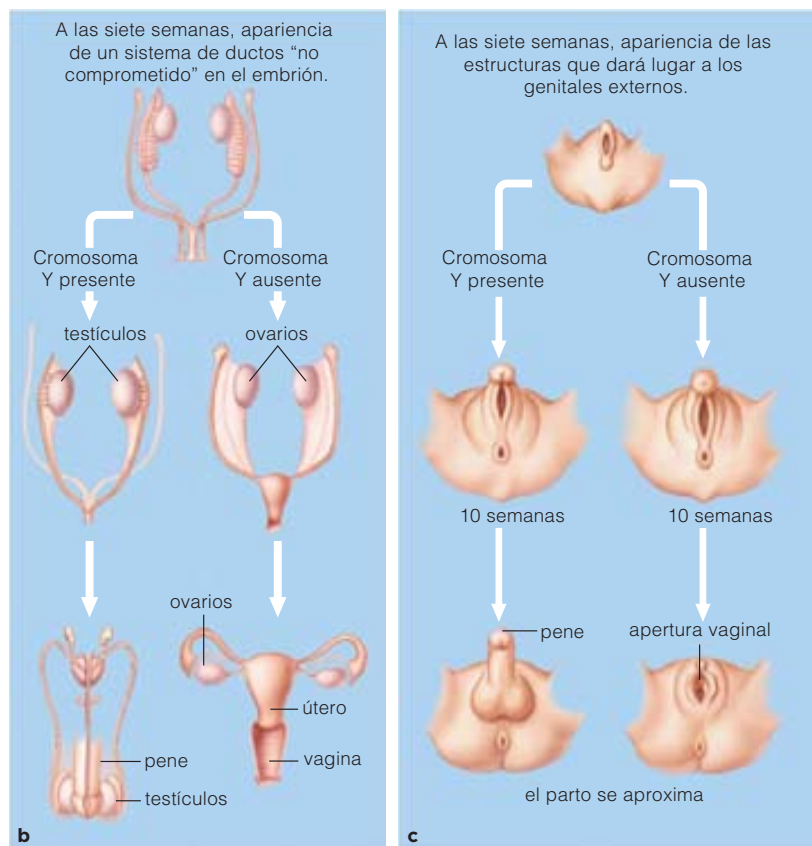


Figura 12.2 Animada (a) Diagrama de cuadro de Punnett donde se muestra el patrón de determinación del sexo en humanos. (b) Un embrión humano en etapa temprana no tiene apariencia masculina o femenina. En esa etapa comienzan a formarse diminutos ductos y otras estructuras que pueden dar lugar a órganos reproductivos masculinos o femeninos. En un embrión XX, los ovarios se forman en ausencia del cromosoma Y y su gen *SRY*. En un embrión XY, el producto genético desencadena la formación de testículos, que secretan una hormona que inicia el desarrollo de otros caracteres de los varones. (c) Órganos reproductivos externos en embriones humanos.



El cromosoma humano Y lleva sólo 307 genes, pero uno de ellos es el gen *SRY*, gen maestro para la determinación del sexo masculino. Su expresión en embriones XY desencadena la formación de testículos, que son las gónadas masculinas (figura 12.2b). Algunas de las células de estos órganos reproductivos masculinos primarios fabrican testosterona; hormona sexual que controla el surgimiento de caracteres sexuales secundarios masculinos, como vello facial, mayor musculatura y voz profunda. ¿Cómo se sabe que el gen *SRY* es el gen maestro sexual masculino? Las mutaciones de este gen provocan que los individuos XY desarrollen genitales externos con apariencia femenina.

Un embrión XX carece de cromosoma Y, carece de gen *SRY*, y también de testosterona, de modo que se forman órganos reproductivos femeninos primarios (ovarios) en vez de testículos. Los ovarios sintetizan estrógenos y otras hormonas sexuales que rigen el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios femeninos, como mamas funcionales de mayor tamaño y depósitos de grasa en torno a caderas y muslos.

El cromosoma X humano lleva 1,336 genes. Algunos de ellos están asociados con caracteres sexuales, como la distribución de grasa corporal y vello. Sin embargo, la mayoría de los genes del cromosoma X rigen caracteres no sexuales, como la coagulación sanguínea y la percepción de color. Este tipo de genes se expresa tanto en varones como en mujeres. Hay que recordar que los varones también heredan un cromosoma X.

Cariotipo

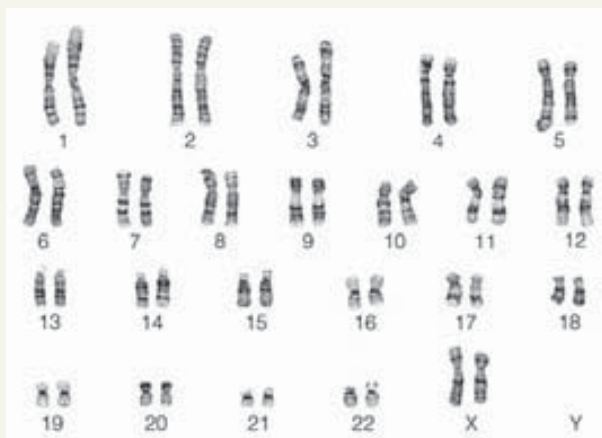
En ocasiones, la estructura del cromosoma cambia durante la mitosis o la meiosis. El número de cromosomas también puede variar. La herramienta diagnóstica llamada cariotipo ayuda a determinar el complemento diploide de cromosomas del individuo (figura 12.3). En este procedimiento, se colocan células del individuo en un medio de cultivo líquido que estimula la mitosis. El medio de cultivo contiene colchicina; toxina que se enlaza con la tubulina y también interfiere con el ensamblaje de los husos mitóticos de la mitosis. Las células llegan a la mitosis pero la colchicina les impide dividirse, de modo que el ciclo celular se detiene en la metafase.

Las células y el medio se transfieren a un tubo. Después son separadas del medio líquido y se les agrega una solución hipotónica (sección 5.6). Las células se hinchan con agua, de modo que los cromosomas de su interior se separan. Las células se esparcen sobre un portaobjetos y se tiñen para que los cromosomas se hagan visibles al microscopio.

El microscopio revela cromosomas de metafase en todas las células. Se reordena digitalmente una microfotografía de una sola célula para que las imágenes de los cromosomas queden alineadas por ubicación de centrómeros y ordenadas según su tamaño, forma y longitud. El arreglo terminado constituye el **cariotipo** del individuo, el cual se compara contra la norma estándar. El cariotipo muestra si hay cromosomas adicionales o faltantes, y también permite observar otras anomalías estructurales.



A Los cromosomas de una célula del cuerpo se aíslan y se tiñen para revelar diferencias en los patrones de banda.



B La imagen se ensambla de nuevo: los cromosomas se aparean por su tamaño, la posición del centrómero y otras características.

Figura 12.3 Animada El cariotipo es una herramienta diagnóstica que revela una imagen del complemento de cromosomas diploides de una sola célula. Este cariotipo humano muestra 22 pares de autosomas y un par de cromosomas X.

Investiga: ¿Corresponde esta célula a un macho o a una hembra?

Respuesta: A una hembra

Para repasar en casa

¿Cuál es la base de la determinación del sexo en los humanos?

- Los miembros del par de cromosomas sexuales difieren entre varones y mujeres.
- Otros cromosomas humanos son autosomas: es decir, son los mismos en varones y mujeres.

■ Muchos caracteres humanos pueden ser trazados a alelos autosómicos dominantes o recesivos heredados por patrones mendelianos. Algunos de estos alelos provocan trastornos genéticos.

■ Conexión con Carbohidratos 3.3, Nutrición y respiración aeróbica 8.7, Términos de genéticas 11.1.

Herencia autosómica dominante

Un alelo dominante en un autosoma (un alelo autosómico dominante) es expresado en homocigotos y heterocigotos, de modo que cualquier carácter que se especifique tiende a aparecer en todas las generaciones. Cuando uno de los padres es heterocigoto y el otro homocigoto para el alelo recesivo, cada uno de los hijos tendrá 50% de probabilidades de heredar el alelo dominante y presentar el carácter asociado con él (figura 12.4a).

Un alelo autosómico dominante provoca la acondroplasia, trastorno genético que afecta aproximadamente a una de cada 10,000 personas. Los heterocigotos adultos miden en promedio cuatro pies y cuatro pulgadas de alto y tienen brazos y piernas anormalmente cortos en relación con las demás partes del cuerpo (figura 12.4a). Mientras son embriones, el modelo de cartílago sobre el cual se construye el sistema óseo no se forma adecuadamente. La mayoría de los homocigotos mueren al nacer o poco después.



Figura 12.4 Animada (a) Ejemplo de herencia autosómica dominante. Un alelo dominante (rojo) se expresa totalmente en los heterocigotos. La acondroplasia, un trastorno autosómico dominante, afectó a los tres varones que se muestran en la foto. En el centro, Verne Troyer (Mini Me en las películas de espías de Mike Myers), mide tan sólo dos pies y ocho pulgadas de alto. (b) Un patrón autosómico recesivo. En este ejemplo, ambos padres son portadores heterocigotos del alelo recesivo (rojo).



Un alelo autosómico dominante distinto ocasiona la enfermedad de Huntington. En este trastorno genético, los movimientos musculares involuntarios aumentan y el sistema nervioso se deteriora lentamente. De manera típica, los síntomas no se inician sino hasta después de los 30 años y los afectados mueren al llegar a los 40 o 50 años. La mutación que provoca la enfermedad de Huntington altera una proteína necesaria para el desarrollo del tallo cerebral. Se trata de una mutación de expansión, en la cual tres nucleótidos se duplican muchas veces. Cientos de miles de otras repeticiones por expansión ocurren sin provocar daños en y entre genes de cromosomas humanos, pero ésta altera las funciones de un producto genético crítico.

El alelo dominante que provoca problemas severos puede persistir, porque la expresión de dicho alelo no interfiere con la reproducción. La acondroplasia es un ejemplo. En el caso de la enfermedad de Huntington y otros trastornos de inicio tardío, las personas tienden a reproducirse antes de presentar síntomas, de modo que transmiten ese alelo a sus hijos sin saberlo.

Herencia autosómica recesiva

Como los alelos autosómicos recesivos son expresados únicamente en los homocigotos, los caracteres asociados con ellos pueden saltarse ciertas generaciones. Los heterocigotos son portadores y no presentan el rasgo. Cualquier hijo de dos portadores tiene 25% de probabilidades de heredar el alelo de ambos padres y ser un homocigoto con el rasgo (figura 12.4b). Todos los niños de padres homocigotos serán homocigotos.

La galactosemia es un trastorno metabólico hereditario que afecta aproximadamente a 1 de cada 50,000 neonatos. Este caso de herencia autosómica recesiva incluye un alelo para una enzima que ayuda a digerir la lactosa de la leche o los productos lácteos. El cuerpo normalmente convierte la lactosa en glucosa y galactosa. A continuación, una serie de tres enzimas transforman la galactosa a glucosa-6-fosfato (figura 12.5). Este intermediario puede entrar a la glucólisis o transformarse en glucógeno (Secciones 3.3 y 8.7).

12.3

Muy joven para ser viejo

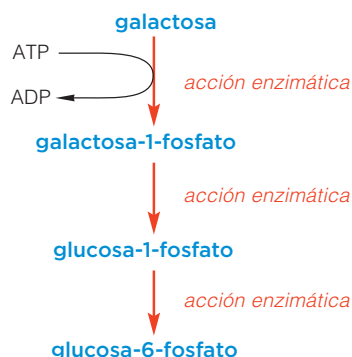


Figura 12.5 Manera en que la galactosa se convierte normalmente a una forma que puede entrar a las reacciones de descomposición de la glucólisis. Una mutación que afecta a la segunda enzima de la vía de conversión ocasiona la galactosemia.

Quienes padecen galactosemia no fabrican una de estas tres enzimas, y son homocigotos recesivos para un alelo mutado. La galactosa-1-fosfato se acumula hasta niveles tóxicos en su organismo y se puede detectar en su orina. La afección produce desnutrición, diarrea, vómito y daño a los ojos, el hígado y el cerebro.

Si no reciben tratamiento, los galactosémicos generalmente mueren jóvenes. Cuando se les coloca con rapidez en una dieta que excluye a todos los productos lácteos, quizá los síntomas no sean tan severos.

¿Qué pasa con los trastornos neurobiológicos?

La mayoría de los trastornos neurobiológicos mencionados en la introducción del capítulo no siguen patrones simples de herencia mendeliana. En la mayoría de los casos, las mutaciones de un gen no dan lugar a depresión, esquizofrenia o trastorno bipolar. Genes múltiples y factores ambientales contribuyen a estos resultados. Sin embargo, es útil investigar si existen mutaciones que hagan que algunas personas sean más vulnerables a trastornos neurobiológicos.

Por ejemplo, los investigadores que realizaron estudios extensos en familias y gemelos, predijeron que las mutaciones de genes específicos de los cromosomas 1, 3, 5, 6, 8, 11-15, 18 y 22 aumentan la probabilidad de que el individuo desarrolle esquizofrenia. De manera similar, las mutaciones en genes específicos han sido relacionadas con trastornos bipolares y depresión.

Para repasar en casa

¿Cómo se relacionan los caracteres con alelos ubicados en cromosomas autosómicos?

■ Muchos rasgos, incluyendo algunos trastornos genéticos pueden trazarse a alelos dominantes o recesivos sobre autosomas, porque son heredados en patrones mendelianos simples.

■ La progeria, trastorno genético que provoca envejecimiento, es provocada por mutaciones en un autosoma.

Imagina tener diez años de edad con una mente atrapada en un cuerpo que cada vez se pone más frágil y arrugado (envejece) día tras día. La persona apenas es suficientemente alta para ver por encima de una mesa y pesa en general menos de 16 kilos (35 libras). Ya está calva y tiene arrugas en la nariz. Posiblemente sólo viva pocos años más. ¿Si tú estuvieras en ese caso como Mickey Hays y Fransie Geringer, podrías reír todavía (figura 12.6)?

En promedio, de cada 8 millones de neonatos humanos, uno envejece demasiado pronto. En uno de sus autosomas, se encuentra un alelo mutado que da lugar al síndrome de progeria de Hutchinson-Gilford. Cuando ese nuevo individuo aún era un embrión en el vientre de su madre, miles de millones de replicaciones de ADN y divisiones de las células por mitosis distribuyeron la información codificada en ese gen a cada célula recién formada de su organismo. Su legado es un envejecimiento rápido y un margen de vida sumamente corto.

El trastorno surge por mutación espontánea de un gen para lámina, una proteína que normalmente fabrica filamentos intermedios en el núcleo (sección 4.13). La lámina alterada no es procesada de manera correcta y se acumula en la membrana nuclear interna distorsionando el núcleo. Aún se desconoce por qué esta acumulación da lugar a los síntomas de progeria.

Esos síntomas se inician antes de los dos años de edad. La piel, que debía estar túrgida y resistente, comienza a adelgazarse y los músculos esqueléticos se debilitan. Los huesos de los miembros que deberían alargarse y hacerse más fuertes se ablandan. La calvicie prematura es inevitable. Los afectados en general viven poco para reproducirse, de modo que la progeria no suele darse en las familias.

La mayoría de quienes padecen progeria morirán en la adolescencia, como resultado de ataques cerebrovasculares o ataques cardíacos. Estos resultados finales son producidos por endurecimiento de las paredes de las arterias, afección típica de la edad avanzada. Fransie tenía 17 años cuando murió, y Mickey murió a los 20 años.



Figura 12.6 Mickey (izquierda) y Fransie (derecha) en una junta para personas con progeria en Disneylandia, California. Aún no tenían diez años de edad.

12.4 Ejemplos de patrones hereditarios ligados a X

■ Los alelos de genes del cromosoma X dan lugar a fenotipos que reflejan patrones de herencia mendeliana. Algunos de estos alelos provocan trastornos genéticos.

■ Conexiones con Corteza de la célula 4.13, Pigmentos 7.1.

El cromosoma X lleva más del 6% de todos los genes humanos. Se sabe que las mutaciones de este cromosoma sexual provocan o contribuyen a más de 300 trastornos genéticos.

Un alelo recesivo sobre un cromosoma X (un alelo recesivo ligado a X) deja ciertos indicios cuando provoca un trastorno genético. En primer lugar, más varones que mujeres son afectados por dichos trastornos recesivos ligados a X. Esto se debe a que las hembras heterocigotas tienen un segundo cromosoma X que aporta el alelo dominante, el cual enmascara los efectos del recesivo. Los varones heterocigotos sólo tienen un cromosoma X, de modo que no tienen protección similar (figura 12.7). En segundo lugar, el padre afectado no puede transmitir su alelo recesivo ligado a X al hijo, porque todos los hijos que hereden el cromosoma X del padre serán mujeres. De este modo, una mujer heterocigota es el puente entre el varón afectado y el nieto afectado.

Los alelos dominantes ligados a X que provocan trastornos son más raros que los recesivos ligados a X, probablemente porque tienden a ser mortales para los embriones masculinos. Las mujeres con dos cromosomas X, tienen un alelo funcional que amortigua los efectos del mutado con mayor frecuencia.



Figura 12.7 Animada Herencia recesiva ligada a X. En este caso, la madre aporta un alelo recesivo en uno de sus cromosomas X (rojo).

Hemofilia A

La hemofilia A es un trastorno recesivo ligado a X que interfiere con la coagulación sanguínea. La mayoría de los humanos tienen un mecanismo de coagulación que con rapidez impide las hemorragias por lesiones menores. Este mecanismo incluye productos proteicos de los genes que están sobre el cromosoma X. La hemorragia se prolonga en varones que portan la forma mutada de uno de estos genes

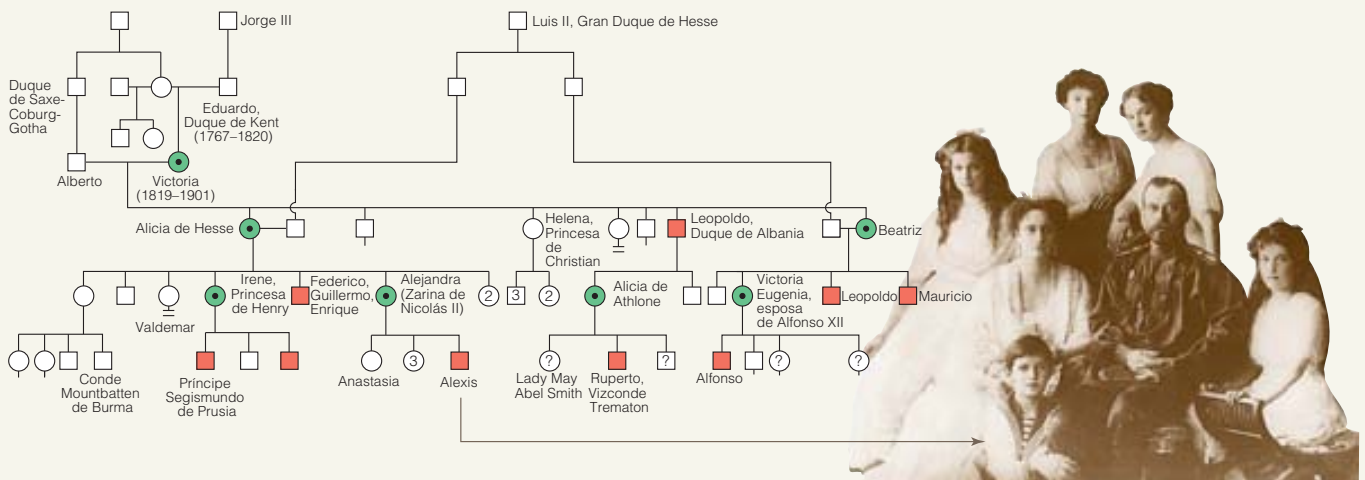


Figura 12.8 Un caso clásico de herencia recesiva ligada a X: un árbol genealógico parcial o diagrama de conexiones genéticas de los descendientes de la Reina Victoria de Inglaterra. En determinado momento, el alelo recesivo ligado a X que ocasionaba hemofilia estuvo presente en 18 de los 69 descendientes de la Reina Victoria, quienes en ocasiones se casaron entre ellos.

De los miembros de la familia real rusa, la madre (Alejandra, Zarina de Nicolás II) era portadora. Por su obsesión por la vulnerabilidad de su hijo Alexis, que era hemofílico, ella se involucró en las intrigas políticas que ayudaron a desencadenar la Revolución rusa en 1917.

- mujer con alelos normales
- varón con alelo normal
- mujer portadora
- varón afectado
- ③ tres mujeres
- ② ? estatus desconocido

Investiga: ¿Cuántos de los hijos de Alexis estuvieron afectados por hemofilia A? *Ninguno.*

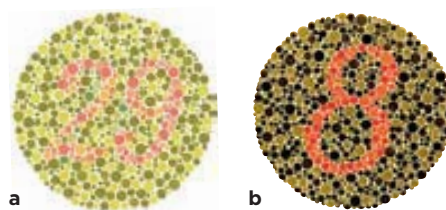


Figura 12.9 Izquierda, lo que significa el daltonismo, empleando como ejemplo cerezas maduras en un árbol de hojas verdes. En este caso, la percepción del azul y amarillo es normal, pero el individuo afectado tiene dificultad para diferenciar el rojo del verde.

Arriba, dos de diversas placas Ishihara, las cuales constituyen pruebas estandarizadas para distintas formas del daltonismo. **(a)** Quizá tengas un tipo de daltonismo si ves el número 7, pero no el 29 en este círculo. **(b)** Puedes padecer otra forma si ves un 3 en vez de un 8 en este círculo.

ligados a X, o en las mujeres que son homocigotas para una mutación (el tiempo de coagulación es cercano a lo normal en mujeres heterocigotas). Las personas afectadas tienden a presentar equimosis (moretones) con facilidad, y las hemorragias internas les provocan problemas en músculos y articulaciones.

En el siglo XIX, la incidencia de hemofilia A era relativamente alta en las familias reales de Europa y Rusia, probablemente por la práctica común de casarse con familiares, que mantuvo al alelo nocivo circulando en ciertas familias (figura 12.8). En la actualidad, aproximadamente 1 de cada 7,500 personas está afectada, aunque esta cifra podría ser superior, ya que el trastorno actualmente es tratable. Más personas afectadas viven el tiempo suficiente como para transmitir el alelo a sus hijos.

Daltonismo

El patrón de herencia recesiva ligada a X se presenta en individuos que tienen cierto grado de ceguera al color. El término se refiere a una gama de condiciones en las cuales el individuo no puede diferenciar entre alguno o todos los colores del espectro de luz visible. Los genes mutados provocan funcionamiento alterado de los fotorreceptores oculares (receptores sensibles a la luz).

Normalmente, el humano percibe las diferencias entre 150 colores. Una persona con daltonismo (ceguera a los colores rojo y verde ve menos de 25 colores): algunos o todos los receptores que responden a las longitudes de onda roja y verde se debilitan o están ausentes. Algunos confunden los colores rojos y verdes. Otros, perciben el verde como distintas tonalidades de gris, sin embargo, perciben el azul y el amarillo bastante bien (figura 12.9). En la figura 12.9a,b se muestran dos secciones de una prueba estándar para ceguera al color.

Distrofia muscular de Duchenne

La distrofia muscular de Duchenne (DMD) es uno de varios trastornos recesivos ligados a X que se caracteriza

por degeneración muscular. Esta distrofia muscular afecta aproximadamente a 1 de cada 3,500 personas, casi todas de sexo masculino.

Un gen del cromosoma X codifica la distrofina, que es una proteína que sirve de soporte estructural a las células fusionadas en las fibras musculares, anclando la corteza celular en la membrana plasmática. Cuando la distrofina es anormal o está ausente, la corteza celular se debilita y las células musculares mueren. Los desechos celulares que permanecen en los tejidos desencadenan inflamación crónica.

La DMD se diagnostica de manera típica en varones entre los tres y los siete años de edad. La rápida progresión de este trastorno no puede detenerse. Cuando el varón afectado tiene alrededor de 12 años, debe usar silla de ruedas. Su músculo cardíaco comenzará a afectarse, aun con los mejores cuidados probablemente fallezca antes de los 30 años por un trastorno cardíaco o insuficiencia respiratoria (sofocamiento).



Para repasar en casa

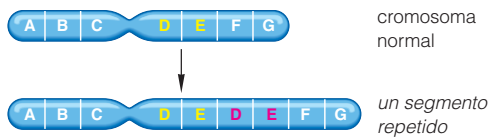
¿Cómo relacionamos determinados caracteres con alelos sobre los cromosomas sexuales?

- Los alelos mutados sobre cromosomas sexuales ocasionan o contribuyen a más de 300 trastornos genéticos. Éstos se heredan siguiendo patrones característicos.
- Una mujer heterocigota para uno de estos alelos quizá no presente los síntomas.
- Los varones (XY) transmiten un alelo ligado a X sólo a sus hijas, pero no a sus hijos.

- En ocasiones extrañas, la estructura del cromosoma cambia. Muchas de las alteraciones tienen resultados severos o mortales.
- Conexiones con Estructura de las proteínas 3.6, Meiosis 10.3.

Los cambios a gran escala en la estructura de un cromosoma pueden dar lugar a un trastorno genético. Dichos cambios son raros, pero ocurren espontáneamente en la naturaleza. También pueden ser inducidos por exposiciones a ciertos productos químicos o radiaciones. De cualquier modo, dichas alteraciones pueden detectarse por determinación del cariotipo. Los cambios a gran escala en la estructura de los cromosomas incluyen duplicaciones, deleciones, inversiones y traslocaciones.

Duplicación Inclusive los cromosomas normales tienen secuencias de ADN que se repiten dos o más veces. Dichas repeticiones se llaman **duplicaciones**.



Las duplicaciones pueden ocurrir a través de entrecruzamientos desiguales en la profase I. Los cromosomas homólogos se alinean lado a lado, pero sus secuencias de ADN se alinean incorrectamente en un punto de esa longitud. La probabilidad de alineación incorrecta es mayor en regiones donde el ADN tiene largas repeticiones de la misma secuencia de nucleótidos. Un pedazo de ADN experimenta deleción en un cromosoma y se empalma con el cromosoma del par. Algunas duplicaciones, como las mutaciones por expansión que provocan la enfermedad de Huntington, ocasionan anomalías o trastornos genéticos. Otras son importantes desde el punto de vista evolutivo.

Deleción La **deleción** es la pérdida de una porción de un cromosoma.



En los mamíferos, las deleciones suelen provocar trastornos graves, y a menudo son mortales. La pérdida de genes da lugar a una alteración del crecimiento, el desarrollo y el metabolismo. Por ejemplo, una pequeña deleción del cromosoma 5 causa afección mental y una laringe de forma anormal. Los niños afectados tienden a hacer un sonido como el maullido del gato y de ahí el nombre del trastorno, cri-du-chat, que significa “maullido de gato” en francés (figura 12.10).

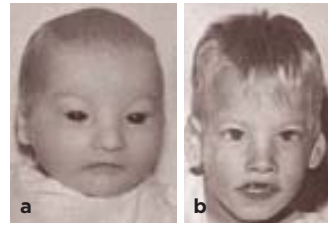
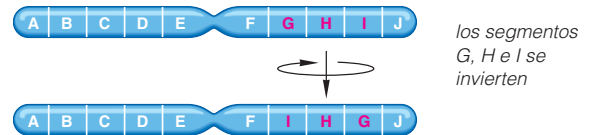


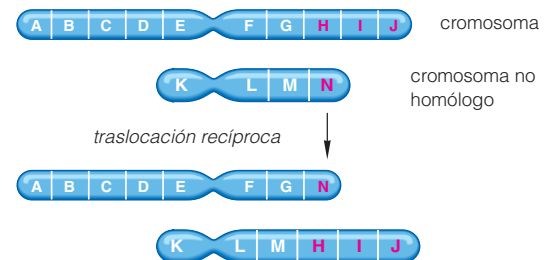
Figura 12.10 Síndrome de cri-du-chat. (a) Las orejas de este lactante se encuentran en posición baja en relación con sus ojos. (b) El mismo niño cuatro años más tarde. El tono monocorde del cri-du-chat en los niños puede persistir hasta la etapa adulta.

Inversión En una **inversión**, parte de la secuencia de ADN de un cromosoma se orienta en sentido inverso, sin pérdidas moleculares.



La inversión quizá no afecte la salud del portador si no altera una región del gen. Sin embargo, podría afectar la fertilidad del individuo. Los entrecruzamientos en una región invertida durante la meiosis podrían ocasionar deleciones o duplicaciones que afecten la viabilidad del embrión. Algunos portadores desconocen que presentan una inversión hasta que se les diagnostica infertilidad y se les realiza la prueba de cariotipo.

Traslocación Cuando un cromosoma se rompe, la parte rota puede unirse con otro cromosoma distinto, o con otra parte distinta del mismo cromosoma. Este cambio estructural se denomina **traslocación**. La mayoría de las traslocaciones son recíprocas o balanceadas; dos cromosomas intercambian sus partes rotas.



Una traslocación recíproca que no altera a un gen quizá no produzca efecto adverso sobre el portador. Muchas personas ni siquiera saben que son portadores de una traslocación hasta que tienen dificultades de fertilidad. Los dos cromosomas traslocados se aparean anormalmente con sus contrapartes no traslocadas durante la meiosis. Aproximadamente la mitad de las veces se segregan de manera incorrecta, de modo que la mitad de los gametos resultantes soportará duplicaciones mayores o deleciones. Cuando

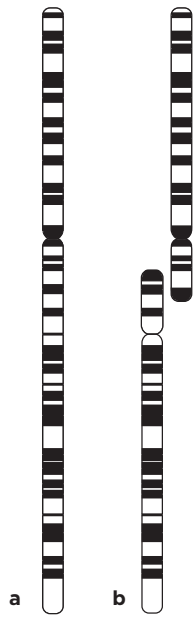


Figura 12.11 Patrones de bandas en el cromosoma humano 2. (a) Comparado con dos cromosomas de chimpancé. (b) Las bandas aparecen porque diferentes regiones de los cromosomas captan el tinte en forma distinta.

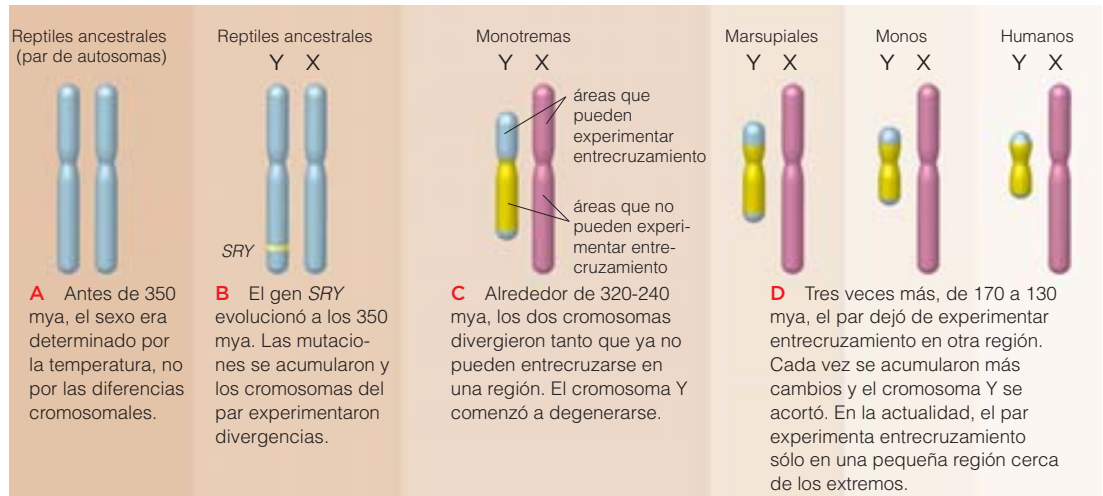


Figura 12.12 Evolución del cromosoma Y. Mya significa millones de años atrás.

uno de estos gametos se une con un gameto normal en la fertilización, el embrión resultante casi siempre muere.

¿Evoluciona la estructura de los cromosomas?

Como veremos, las alteraciones en la estructura cromosomal pueden reducir la fertilidad; los individuos heterocigotos para cambios múltiples quizá no puedan producir ningún tipo de descendientes. No obstante, la acumulación de alteraciones múltiples en individuos homocigotos puede dar lugar al inicio de una nueva especie. Este resultado podría parecer raro, pero de hecho ocurre con el transcurso de generaciones en la naturaleza. Los estudios cariotípicos demuestran que existen alteraciones estructurales en el ADN de casi todas las especies.

Por ejemplo, ciertas duplicaciones han permitido que una copia de un gen experimente mutación, mientras que una copia diferente lleva a cabo sus funciones originales. Los genes de la cadena de globina son múltiples y notablemente similares en los humanos y otros primates; aparentemente evolucionaron por este proceso. Cuatro cadenas de globina se asocian en cada molécula de hemoglobina (sección 3.6). La versión de las cadenas de globina que participa en la asociación influye en el comportamiento de enlace de oxígeno de la proteína resultante.

Algunas alteraciones estructurales de los cromosomas contribuyeron a diferencias entre organismos relacionados de manera cercana, como monos y humanos. Las células del cuerpo de los humanos presentan 23 pares de cromosomas, pero las de los chimpancés, gorilas y orangutanes presentan 24. Trece cromosomas humanos son casi idénticos con los cromosomas de los chimpancés. Nueve más son similares, con excepción de algunas inversiones. Un

cromosoma humano es igual a dos en los chimpancés y los otros grandes monos (figura 12.11). En el curso de la evolución humana, dos cromosomas se fusionaron extremo con extremo para dar lugar al cromosoma 2. ¿Cómo sabemos esto? La región fusionada contiene restos de un telómero, que es una secuencia especial de ADN que constituye los extremos de los cromosomas.

Otro ejemplo es que los cromosomas X e Y eran anteriormente autosomas homólogos en ancestros reptileanos de los mamíferos. En esos organismos, la temperatura ambiental probablemente determinaba el sexo, como aún ocurre con las tortugas y algunos otros reptiles modernos. Hace aproximadamente 350 millones de años, uno de los dos cromosomas experimentó un cambio estructural que interfirió con el entrecruzamiento en la meiosis y los dos homólogos experimentaron divergencias con el transcurso del tiempo evolutivo. Posteriormente, los cromosomas se diferenciaron tanto que ya no pudieron entrecruzarse en absoluto en la región modificada, que ya para entonces contenía el gen *SRY* en el cromosoma Y. Uno de los genes del cromosoma X moderno es semejante a *SRY*; probablemente evolucionó a partir del mismo gen ancestral (figura 12.12).

Para repasar en casa

¿Varía la estructura de los cromosomas?

■ Un segmento de un cromosoma puede duplicarse, experimentar delección, inversión o traslocación. Dicho cambio suele ser dañino o mortal, pero puede conservarse en circunstancias poco frecuentes cuando produce efectos neutros benéficos.

■ Ocasionalmente, el nuevo individuo termina con un número incorrecto de cromosomas. Las consecuencias pueden ser desde menores hasta letales.

■ Conexión con Error de muestreo 1.8, Mitosis 9.3, Meiosis 10.3.

El 70% de las especies de plantas con flor y algunos insectos, peces y otros animales son **poliploides**: sus células tienen tres o más cromosomas de cada tipo. Los cambios en el número de cromosomas pueden surgir por **falla de separación cromosómica**, caso en el cual uno o más pares de cromosomas no se separan adecuadamente durante la mitosis o la meiosis (figura 12.13). La falla de separación cromosómica afecta el número de cromosomas en la fertilización. Por ejemplo, supongamos que un gameto normal se fusiona

con un gameto $n+1$ (que tiene un cromosoma adicional). El nuevo individuo tendrá trisomía ($2n+1$), es decir, tres cromosomas de cierto tipo y dos de todos los demás tipos. Otro ejemplo es cuando un gameto $n-1$ se fusiona con un gameto n normal, y el nuevo individuo es $2n-1$, o monosómico.

La trisomía y la monosomía son tipos de **aneuploidia**, afección en la cual las células tienen demasiadas copias o muy pocas de cierto cromosoma. La aneuploidia cromosómica suele ser mortal en humanos, y provoca muchos abortos.

Cambio autosómico y Síndrome de Down

Algunos humanos con trisomía nacen vivos, pero sólo aquellos con trisomía 21 llegan a la etapa adulta. Un neonato con tres cromosomas 21 desarrolla Síndrome de Down. Este trastorno autosómico es el tipo más común de aneuploidia en los humanos; y ocurre una vez en 800 a 1,000 nacimientos, afectando a más de 350,000 personas sólo en Estados Unidos. En la figura 12.13a se muestra un cariotipo para una mujer con trisomía 21. Los individuos afectados tienen ojos rasgados hacia arriba, un pliegue cutáneo que se inicia en el borde interno de cada ojo, una arruga profunda a través de la palma de la mano y la planta del pie, un pliegue (en vez de dos) horizontal en el quinto dedo, rasgos faciales ligeramente aplanados y otros síntomas.

No todos los síntomas externos se desarrollan en todos los individuos. Una vez dicho esto, los individuos con trisomía 21 tienden a presentar afección mental de moderada a severa y problemas cardíacos. Su sistema óseo crece y se desarrolla anormalmente, de modo que los niños mayores tienen partes corporales cortas, articulaciones flojas, huesos de los dedos de las manos, de los pies y de la cadera mal alineados. Los músculos y reflejos son débiles. Las destrezas motoras, como el habla, se desarrollan con lentitud. Con cuidados médicos, los individuos de trisomía 21 viven aproximadamente 55 años. El entrenamiento temprano ayuda a los individuos afectados a cuidarse a sí mismos y a participar en actividades normales. Como miembros de un grupo, suelen ser personas de buen humor.

La incidencia de falla de separación cromosómica generalmente surge al aumentar la edad de la madre (figura 12.14) y puede ocurrir en el padre, aunque con mucha menos frecuencia. La trisomía 21 es uno de los cientos de afecciones que pueden detectarse con facilidad a través del diagnóstico prenatal (sección 12.8).

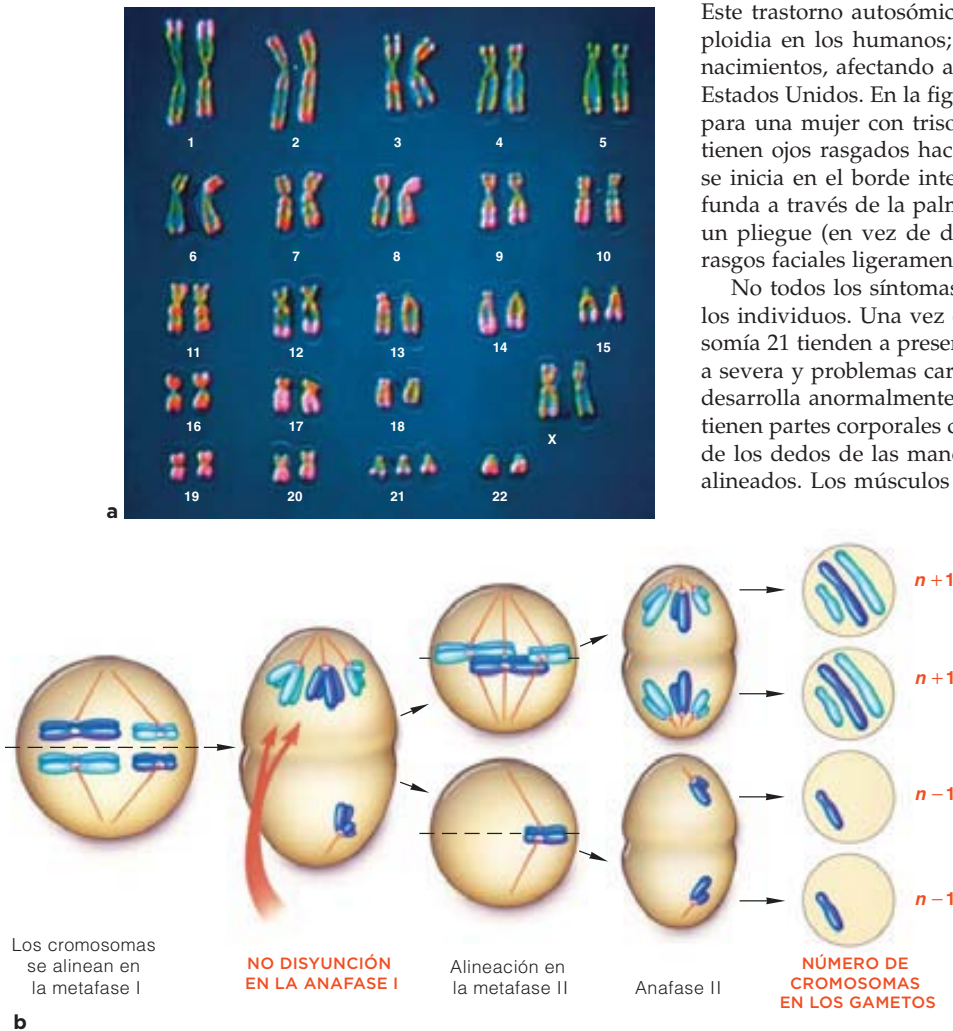


Figura 12.13 (a) Un caso de falla de separación cromosómica. Este cariotipo revela la afección de trisomía 21 en una mujer. (b) Un ejemplo de cómo surge la falla de separación cromosómica. De los dos pares de cromosomas homólogos que aquí se muestran, uno se separa durante la anafase I de la meiosis. El número de cromosomas se ve alterado en el gameto formado tras la meiosis.

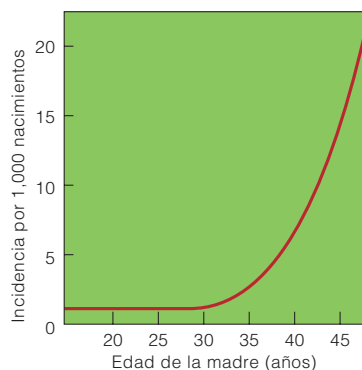


Figura 12.14 Relación entre la frecuencia de Síndrome de Down y la edad de la madre en el parto. Los datos provienen de un estudio de 1,119 niños afectados. El riesgo de tener un bebé con trisomía 21 aumenta con la edad de la madre. Aproximadamente 80% de los individuos con trisomía 21 nacen de mujeres de menos de 35 años, pero estas mujeres tienen las tasas de fertilidad más altas, y tienen más bebés.



Figura 12.15 Niña de seis años con síndrome de Turner. Las niñas afectadas tienden a ser menos altas que el promedio, pero inyecciones cotidianas de la hormona pueden ayudarlas a alcanzar una talla normal.

Cambio en el número de cromosomas sexuales

La falla de separación cromosómica también provoca alteración en el número de cromosomas X e Y, con una frecuencia de aproximadamente 1 por cada 400 nacidos vivos. Con mayor frecuencia, dichas alteraciones conducen a dificultades de aprendizaje y alteración de las destrezas motoras, como retraso en el habla, pero los problemas pueden ser tan sutiles que nunca se diagnostique la causa subyacente.

Anormalidades del cromosoma sexual femenino Los individuos con síndrome de Turner tienen un cromosoma X y no tienen cromosoma X o Y correspondiente (XO). Esta afección ocurre aproximadamente en 75% de las veces por una falla de separación cromosómica en el padre. Aproximadamente 1 de cada 2,500 a 10,000 niñas nonatas son XO (figura 12.15). Por lo menos 98% de los embriones XO experimenta aborto espontáneo a comienzos del embarazo, de modo que se producen menos casos en comparación con otras anomalías de los cromosomas sexuales.

Lo individuos XO no tienen tantas desventajas como otros aneuploides. Crecen bien proporcionados, pero son de estatura corta (con una talla promedio de 142 cm; cuatro pies, ocho pulgadas). La mayoría carece de ovarios funcionales, de modo que no sintetizan suficientes hormonas sexuales como para alcanzar la madurez sexual. El desarrollo de caracteres sexuales secundarios, como las mamas, también se ve afectado.

Una mujer puede heredar tres, cuatro o cinco cromosomas X. El síndrome XXX resultante ocurre en aproximadamente 1 de cada 1,000 partos. Sólo un cromosoma X es típicamente activo en las células femeninas, de modo que la presencia de cromosomas X adicionales generalmente no da lugar a problemas físicos o médicos.

Anormalidades en el cromosoma sexual masculino Aproximadamente 1 de cada 500 varones tiene un cromosoma X adicional (XXY). La mayoría de los casos son resultado de falla de separación cromosómica durante la meiosis. El trastorno resultante, el síndrome de Klinefelter, se desarrolla en la pubertad. Los varones XXY tienden a presentar exceso de peso, son altos, y están dentro del rango

de inteligencia normal. Fabrican más estrógeno y menos testosterona que los varones normales, y este desequilibrio hormonal produce efectos feminizantes. Los varones afectados tienden a presentar glándula de la próstata y testículos pequeños, conteos espermáticos bajos, vello facial y corporal escaso, voz de tono alto y mamas de mayor tamaño. Las inyecciones de testosterona durante la pubertad pueden efectuar inversión de estos rasgos feminizados.

Aproximadamente 1 de cada 500 a 1,000 varones tiene un cromosoma Y adicional (XYY). Los adultos suelen ser más altos que el promedio y tienen leve retraso mental, pero la mayoría son normales en otros aspectos. Los varones XYY se consideraban anteriormente predispuestos a una vida criminal. Esta opinión errónea se basó en un error de muestreo (pocos casos en grupos elegidos al azar, como prisioneros) y sesgo (los investigadores que obtuvieron los cariotipos también recopilaban la historia particular de los participantes en el estudio).

En 1976, un genetista danés reportó resultados de su estudio en 4,139 varones de talla alta, todos ellos de 26 años de edad, que se habían registrado ante el comité de inscripción en el ejército. Además de los datos de exámenes físicos y pruebas de inteligencia, los registros de inscripción en el ejército ofrecían indicios sobre estatus social y económico, nivel educativo y convicciones criminales. Sólo 12 de los varones estudiados eran XYY, lo cual implicó que el “grupo de control” estuvo constituido por más de 4,000 varones. ¿Cuáles fueron las únicas observaciones? Los varones de talla alta con afección mental que realizan delitos tienen más probabilidades de ser atrapados, sin importar su cariotipo.

Para repasar en casa

¿Cuáles son los efectos de los cambios en el número de cromosomas?

- La falla de separación cromosómica puede modificar el número de autosomas en los cromosomas sexuales de los gametos. Dichos cambios suelen provocar trastornos genéticos en los hijos.
- Las anomalías del cromosoma sexual suelen estar asociadas con dificultades de aprendizaje, retraso del habla y afección de las destrezas motoras.

12.7 Análisis genético humano

- El estudio de conexiones genéticas en árboles genealógicos revela patrones hereditarios de ciertos alelos.
- Conexiones con Error de muestreo 1.8, Meiosis 10.4.

Algunos organismos, incluyendo las plantas de guisante y las moscas de la fruta son ideales para el análisis genético. Tienen pocos cromosomas y se reproducen con rapidez en espacios pequeños y condiciones controladas, por lo que no se requiere mucho tiempo para estudiar un rasgo en muchas generaciones.

No ocurre lo mismo en los seres humanos; a diferencia de las moscas que crecen en el laboratorio, los humanos viven en condiciones variables y en sitios muy diferentes, además de que viven el mismo tiempo que los genetistas que los estudian. La mayoría elige su pareja y se reproduce, si así lo desea. La mayoría de las familias humanas no son grandes, lo cual implica que de manera típica no hay suficientes hijos para aclarar los patrones hereditarios.

De este modo, para minimizar el error de muestreo (sección 1.8), los genetistas o geneticistas recopilan información

Figura 12.16 Patrón intrigante de herencia.

El 8% de los varones del Asia Central portan cromosomas Y casi idénticos, lo cual implica que descendieron de un ancestro compartido. De ser así, los 16 millones de varones que habitan entre el noreste de China y Afganistán (cerca de cada 1 de 200 varones vivos en la actualidad) podrían ser parte de un linaje iniciado con el guerrero y mujeriego Gengis Khan.



de generaciones múltiples. Cuando un carácter sigue un patrón de herencia mendeliana, el genetista puede predecir la probabilidad de que vuelva a ocurrir en generaciones futuras. Algunos patrones de herencia son indicios de eventos pasados (figura 12.16). Quienes realizan los árboles genealógicos, emplean sus conocimientos de probabilidad y patrones de herencia mendeliana. Estos investigadores han trazado muchas anomalías y trastornos genéticos a un alelo dominante o recesivo y a menudo a su ubicación sobre un autosoma o un cromosoma sexual (tabla 12.1).

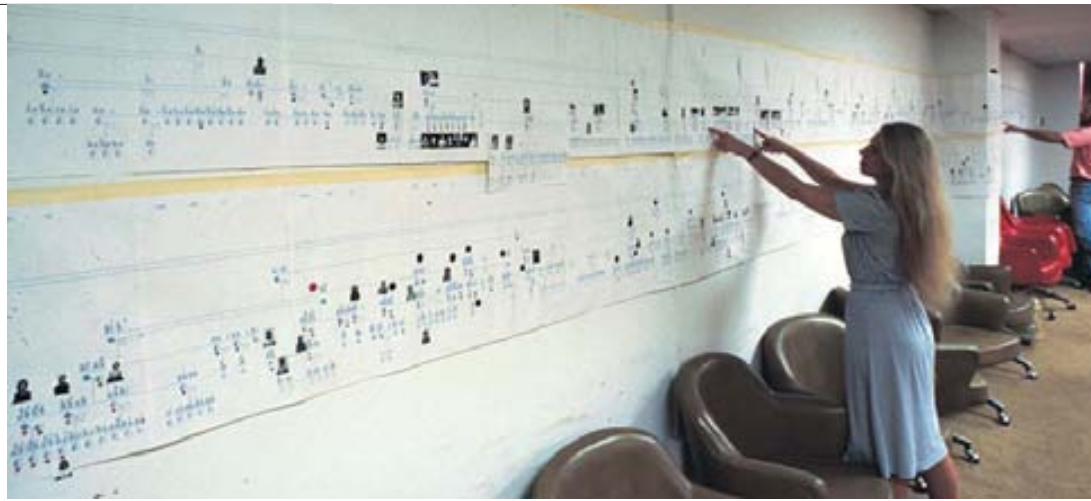
Tabla 12.1 Ejemplos de trastornos genéticos humanos y anomalías genéticas

Trastorno de anomalía	Principales síntomas	Trastorno o anomalía	Principales síntomas
Herencia autosómica recesiva		Herencia recesiva ligada a X	
Albinismo	Ausencia de pigmentación.	Síndrome de insensibilidad a andrógenos	Individuo XY con ciertos rasgos femeninos; esterilidad.
Metahemoglobinemia hereditaria	Coloración azulosa de la piel.	Ceguera a los colores rojo y verde	Incapacidad para diferenciar entre algunos o todos los tonos del rojo y verde.
Fibrosis quística	Secreciones glandulares anormales que conducen a daños en los tejidos y órganos.	Síndrome de X frágil	Deficiencia mental.
Síndrome de Ellis-van Creveld	Enanismo, defectos cardíacos, polidactilia.	Hemofilia	Afección de la capacidad de regulación sanguínea.
Anemia de Fanconi	Anormalidades físicas, insuficiencia de la médula ósea.	Distrofias musculares	Pérdida progresiva del funcionamiento muscular.
Galactosemia	Daños al cerebro, el hígado y ojos.	Displasia anhidrótica ligada a X	Piel en mosaico (parches con o sin glándulas sudoríparas); otros efectos.
Fenilcetonuria (PKU)	Afección mental.	Cambios en la estructura de los cromosomas	
Anemia falciforme	Efectos pleiotrópicos adversos sobre órganos de todo el cuerpo.	Leucemia mieloide crónica (LMC)	Exceso de producción de leucocitos de la médula ósea; mal funcionamiento de órganos.
Herencia autosómica dominante		Síndrome de cri-du-chat (maullido de gato)	Afección mental; laringe de forma anormal.
Acondroplasia	Una forma de enanismo.	Cambios en el número de cromosomas	
Camptodactilia	Dedos rígidos y curvos.	Síndrome de Down	Afección mental; defectos cardíacos.
Hipercolesterolemia familiar	Niveles altos de colesterol en sangre; eventualmente congestiónamiento de las arterias.	Síndrome de Turner (XO)	Esterilidad, ovarios anormales, caracteres sexuales anormales.
Enfermedad de Huntington	El sistema nervioso se degenera de manera progresiva e irreversible.	Síndrome de Klinefelter	Esterilidad, deficiencia mental leve.
Síndrome de Marfan	Tejido conectivo anormal o ausencia del mismo.	Síndrome XXX	Anormalidades mínimas.
Polidactilia	Dedos adicionales en manos y pies o en ambos sitios.	Afección XYY	Deficiencias mentales leves o ningún efecto.
Progeria	Envejecimiento prematuro drástico.		
Neurofibromatosis	Tumores del sistema nervioso o la piel.		

Figura 12.17 Árbol genealógico para la enfermedad de Huntington, degeneración progresiva del sistema nervioso.

La investigadora Nancy Wexler y su equipo elaboraron este extenso árbol genealógico para casi 10,000 venezolanos. Los análisis de los individuos afectados y no afectados revelaron que el alelo dominante en el cromosoma humano 4 es el culpable.

Wexler tiene interés especial en este trastorno, pues su familia lo padece.



Los patrones hereditarios a menudo se presentan como diagramas estandarizados de conexiones genéticas llamados **árboles genealógicos**. Ya hemos visto un árbol genealógico en la figura 12.18. En la figura 12.17 se muestra otro.

¿Para qué sirve la información genética? En la siguiente sección se exploran algunas de las opciones. Al considerarlas ten presente ciertas distinciones; primero, una anomalía genética se define como una versión rara o poco común de algún rasgo, por ejemplo, cuando la persona nace con seis dígitos en cada mano o pie en vez de los cinco usuales (figura 12.18). Dichas anomalías no ponen en realidad en peligro la vida, y la manera de considerarlas depende de la opinión personal. En contraste, un trastorno genético es una afección hereditaria que tarde o temprano provoca problemas médicos de leves a graves. Un trastorno genético se caracteriza por un conjunto específico de síntomas, que constituyen un **síndrome**. En contraste, el término “enfermedad” suele reservarse para una afección provocada por factores ambientales o alguna infección.

Otro aspecto adicional: los alelos que dan lugar a trastornos genéticos severos en general son raros en las poblaciones, pues sus portadores corren mayor riesgo. ¿Por qué no desaparecen en su totalidad? Las mutaciones poco comunes pueden provocar su reintroducción. En los heterocigotos, un alelo anormal puede enmascarar los efectos de expresión de un alelo recesivo nocivo. O bien, los heterocigotos con un alelo codominante pueden presentar alguna ventaja en un entorno dado. Veremos un ejemplo de este caso en la sección 18.6.

Para repasar en casa

¿Cómo y por qué se determinan los patrones hereditarios en los humanos?

- Los genetistas estudian los caracteres a través de un árbol genealógico.
- Los árboles genealógicos revelan patrones hereditarios para ciertos alelos. Dichos patrones pueden emplearse para determinar la probabilidad de que alguno de los hijos resulte afectado por una anomalía o trastorno genético.

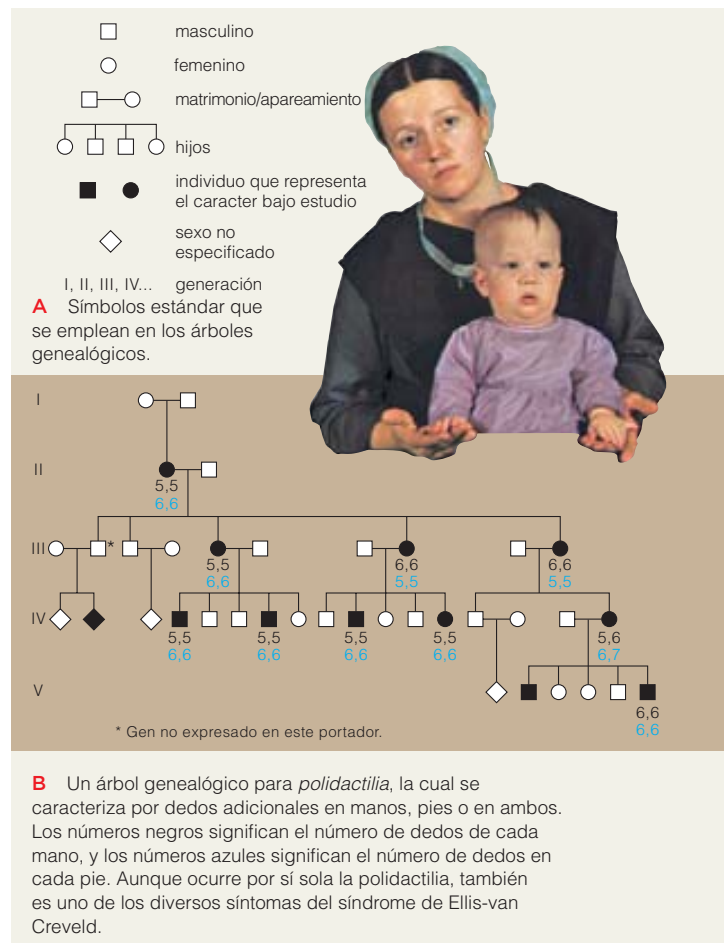


Figura 12.18 Animada Árboles genealógicos.

12.8 Prospectos en la genética humana

■ Los análisis genéticos podrían proporcionar a los padres prospecto información acerca de sus futuros hijos.

Con las primeras noticias de un embarazo, los futuros padres de manera típica se preguntan si su hijo será normal. Es muy natural que deseen que su bebé esté libre de trastornos genéticos y la mayoría nacen saludables. Muchos padres prospecto tienen dificultad para aceptar la posibilidad de que alguno de sus hijos desarrolle un trastorno genético severo, aunque eso ocurre en ocasiones. ¿Cuáles son sus opciones?

Orientación genética La orientación genética se inicia con el diagnóstico de los genotipos de los padres, el árbol genealógico y las pruebas genéticas para trastornos conocidos. Empleando la información obtenida con estas pruebas, los orientadores genéticos pueden predecir la probabilidad de que la pareja tenga un hijo con algún trastorno genético.

Los futuros padres con frecuencia piden a los orientadores genéticos que comparen los riesgos asociados con los procedimientos con la probabilidad de que su futuro hijo resulte afectado por un trastorno genético severo. En el momento de recibir orientación, también deben comparar el bajo riesgo general (3%) de que las complicaciones durante el proceso del parto afecten al niño. Deben hablar de su edad, porque a medida que los otros padres son mayores, tienen más riesgos de procrear un hijo con algún trastorno genético.



Figura 12.19 Animada Amniocentesis. El médico de esta embarazada toma una muestra del líquido amniótico con una jeringa. La trayectoria de la aguja se vigila mediante un dispositivo de ultrasonido. Se retiran aproximadamente 20 mililitros de líquido del saco amniótico que contiene al feto en desarrollo. El líquido amniótico contiene células fetales y desechos que pueden ser analizados para detectar trastornos genéticos.

Por ejemplo, supongamos que el primer hijo, o algún pariente cercano, tiene un trastorno severo. El orientador genético evaluará los árboles genealógicos de los padres y los resultados de las pruebas genéticas. Con esta información podrá predecir posibles trastornos en los futuros hijos. El mismo riesgo será aplicable a cada embarazo.

Diagnóstico prenatal Los médicos y los clínicos comúnmente emplean métodos de diagnóstico prenatal para determinar el sexo de los embriones o fetos y tamizar más de 100 problemas genéticos conocidos. La palabra prenatal se refiere a antes del parto. La palabra embrión es un término que se aplica hasta las ocho semanas tras la fertilización, después de lo cual, es adecuado emplear la palabra feto.

Supongamos que una mujer de 45 años se embaraza y se preocupa por el Síndrome de Down. De 15 a 20 semanas, tras la concepción, podría optar por una amniocentesis (figura 12.19). En este procedimiento diagnóstico, el médico usa una jeringa para retirar una pequeña muestra de líquido de la cavidad amniótica. Esa “cavidad” es un saco lleno de líquido encerrado por una membrana (el amnios), que a su vez encierra el feto, el cual normalmente experimenta descamación de algunas células hacia el líquido. Las células suspendidas en la muestra del líquido pueden analizarse para diversos trastornos genéticos, incluyendo Síndrome de Down, fibrosis quística y anemia falciforme.

El muestreo de vellosidades coriónicas (MVC) es un procedimiento diagnóstico similar a la amniocentesis. El médico retira algunas células del corion, que es la membrana que rodea el amnios y ayuda a formar la placenta. La placenta es un órgano que mantiene separada la sangre de la madre y el embrión, pero permite el intercambio de sustancias entre ellas. A diferencia de la amniocentesis, el muestreo de las vellosidades coriónicas puede realizarse desde las ocho semanas de embarazo.

En la actualidad es posible observar a un feto vivo y el desarrollo mediante fetoscopia. En el procedimiento se emplea un endoscopio, un dispositivo de fibra óptica, que permite visualizar directamente y fotografiar al feto, el cordón umbilical y la placenta con alta resolución (figura 12.20a). Los efectos físicos característicos de ciertas anomalías genéticas o trastornos pueden diagnosticarse, y en ocasiones corregirse por fetoscopia.

Hay riesgos para el feto asociados a los tres procedimientos, incluyendo punciones o infecciones. Si el amnios no vuelve a sellarse con rapidez, quizá escape un exceso de líquido de la cavidad amniótica. La amniocentesis aumenta el riesgo de aborto de 1 a 2%. El muestreo de vellosidades coriónicas ocasionalmente altera el desarrollo de la placenta y provoca que los dedos de manos o pies estén subdesarrollados o falte en 0.3% de los neonatos. La fetoscopia aumenta el riesgo de aborto de 2 a 10%.

Diagnóstico de preimplantación Este es un procedimiento asociado con la fertilización *in vitro*. Los espermatozoides y óvulos de los prospectos padres se mezclan en un medio de cultivo estéril. Uno o más de los óvulos quedan fertilizados. A continuación, las divisiones de la célula por mitosis transforman el óvulo fertilizado en una masa circular celular de ocho células en un periodo de 48 horas (figura 12.20b).



Figura 12.20 Etapas del desarrollo humano. (a) La fetoscopia revela un feto con alta resolución. (b) Etapa de ocho células y (c) Etapa multicelular del desarrollo humano.

Según una opinión, esta masa celular diminuta y que flota con libertad es una etapa pre-embarazo. Igual que todos los óvulos fertilizados que el cuerpo de la mujer desecha mensualmente durante los años reproductivos, aún no se ha unido al útero. Todas sus células tienen los mismos genes, pero aún no se han especializado. Los médicos pueden retirar una de estas células no diferenciadas para analizar sus genes. Si no presenta defectos genéticos detectables, la masa celular se inserta en el útero de la madre. La célula retirada no faltarán, y la masa continuará desarrollándose para formar el embrión. Muchos de los “bebés de probeta” resultantes nacen con buena salud. Algunas parejas que tienen el riesgo de transmitir los alelos de fibrosis quística, fibrosis muscular o algún otro trastorno genético han optado por este procedimiento.

Respecto al aborto ¿Qué ocurre cuando el diagnóstico prenatal revela algún problema severo? Algunos padres prospecto optan por un aborto inducido. El aborto es la expulsión inducida de un embrión pre-término o feto del útero. Sólo podemos decir que los individuos deben evaluar su conciencia sobre la severidad del trastorno genético contra sus creencias éticas y religiosas. Examinaremos de nuevo los métodos para inducir un aborto en la sección 42.9, dentro del contexto del desarrollo embrionario humano.

Tratamientos fenotípicos Las intervenciones quirúrgicas, los fármacos de prescripción, la terapia de reemplazo hormonal y a menudo el control dietético minimizan, y en algunos casos, eliminan los síntomas de muchos trastornos genéticos. Por ejemplo, el control dietético estricto es útil en casos de fenilcetonuria o PKU. Los individuos afectados por este trastorno genético son homocigotos para un

alelo recesivo sobre un autosoma. No fabrican una forma funcional de cierta enzima que cataliza la conversión de un aminoácido (la fenilalanina) a otro (la tirosina). Como esta conversión está bloqueada, la fenilalanina se acumula y se desvía a otras vías metabólicas. El resultado es que el funcionamiento del cerebro se ve afectado.

Las personas afectadas que restringen su consumo de fenilalanina pueden llevar vidas prácticamente normales; deben evitar los refrescos de dieta y otros productos endulzados con aspartame, pues este compuesto contiene fenilalanina.

Tamizado genético El tamizado genético es la prueba rutinaria más empleada para alelos asociados con trastornos genéticos. Suministra información sobre riesgos reproductivos y ayuda a las familias ya afectadas por un trastorno genético. Cuando este trastorno se detecta en etapa suficientemente temprana, los tratamientos fenotípicos ayudan a minimizar el daño que ocasionan en ciertos casos.

En los hospitales rutinariamente se tamizan a los neonatos para ciertos trastornos genéticos. Por ejemplo, en la mayoría de los neonatos estadounidenses reciben la prueba para fenilcetonuria. Los lactantes afectados reciben tratamiento temprano, de modo que en la actualidad vemos a menos individuos con síntomas del trastorno. Además de ayudar a los individuos, la información del tamizado genético nos permite estimar la prevalencia y distribución de alelos dañinos en las poblaciones.

Es necesario tomar en cuenta riesgos sociales. ¿Cómo te sentirías si estuvieras marcado como portador de un alelo “defectuoso”? ¿Te provocaría ansiedad este conocimiento? Si llegaras a ser padre a pesar de saber que tienes un alelo “defectuoso”, ¿cómo te sentirías si tu hijo resulta afectado en último término por ese trastorno genético? No hay respuestas sencillas en este caso.

Las mutaciones que afectan cualquiera de los pasos en las vías metabólicas cruciales pueden alterar la química cerebral, provocando a su vez trastornos neurobiológicos. Las personas con trastorno bipolar o esquizofrenia (como John Nash, en la foto de la derecha) presentan expresión alterada de sus genes, en particular en ciertas regiones del cerebro. Las investigaciones actuales sugieren que las células de personas con estos trastornos neurobiológicos fabrican un exceso o muy poca cantidad de las enzimas que llevan a cabo la fosforilación con transferencia de electrones. Recuerda que esta etapa de la respiración aerobia produce la mayor parte del ATP del orga-



¿Por qué opción votarías?

¿Estás a favor o en contra de la legislación que rige las pruebas genéticas que identificarían a individuos con riesgo de desarrollar trastornos neurobiológicos? Ver más detalles en CengageNOW y después vota en línea.

nismo. En el cerebro, la alteración de la fosforilación con transferencia de electrones puede provocar alteraciones en las células alentando la creatividad, pero también invitando a la enfermedad.

Resumen

Sección 12.1 Una célula del cuerpo humano tiene 23 pares de cromosomas homólogos. Un par de ellos son **cromosomas sexuales**. Todos los demás pares son **autosomas**. En ambos sexos, los dos autosomas de cada par tienen la misma longitud, forma y ubicación del centrómero, y porta los mismos genes en toda su longitud.

Las mujeres tienen cromosomas sexuales idénticos (XX) y los varones los tienen diferentes (XY). El gen *SRY* del cromosoma Y constituye la base para determinar el sexo masculino. Su expresión provoca que el embrión desarrolle testículos que secretan testosterona. Esta hormona controla el desarrollo de rasgos sexuales secundarios masculinos. El embrión sin cromosoma Y (sin gen *SRY*) se desarrolla con sexo femenino.

El cariotipo es una herramienta diagnóstica que revela los cromosomas faltantes o adicionales, y algunos cambios estructurales en los cromosomas del individuo. Mediante esta técnica, los cromosomas en metafase de la persona se preparan para estudio microscópico y obtención de imágenes, las cuales se arreglan por sus características de definición para determinar el cariotipo.

- Usa la interacción de CengageNOW para ver cómo se determina el sexo en los humanos.
- Usa la animación de CengageNOW para aprender cómo determinar un cariotipo.

Secciones 12.2, 12.3 Ciertos alelos dominantes o recesivos de los autosomas se asocian con anomalías o trastornos genéticos.

- Emplea la interacción de CengageNOW para investigar la herencia autosómica.

Sección 12.4 Ciertos alelos dominantes y recesivos del cromosoma X se heredan en patrones mendelianos. Los alelos mutados del cromosoma X contribuyen a más de 300 trastornos genéticos conocidos. Los varones no pueden transmitir un alelo recesivo ligado a X a sus hijos; la mujer transmite dichos alelos a sus descendientes.

- Emplea la interacción de CengageNOW para investigar la herencia ligada a X.

Sección 12.5 Rara vez la estructura de un cromosoma se altera cuando parte del mismo experimenta **duplicación, delección, inversión o translocación**. La mayoría de las alteraciones son dañinas o mortales. No obstante, muchas de ellas se han acumulado a los cromosomas de todas las especies con el transcurso del tiempo evolutivo.

Sección 12.6 El número de cromosomas de una célula puede cambiar permanentemente. Con mayor frecuencia, dicho cambio es resultado de **falla de separación cromosómica**, que es

un fallo en uno o más pares de cromosomas duplicados para separarse durante la meiosis. En la **aneuploidia**, las células tienen demasiadas o muy pocas copias de cierto cromosoma. En los humanos, la aneuploidia más común, llamada trisomía 21, provoca el Síndrome de Down. La mayoría de los humanos afectados por aneuploidia autosómica de otros tipos mueren antes de nacer.

Los individuos **poliploides** heredan tres o más de cada tipo de cromosoma de sus padres. Aproximadamente 70% de todas las plantas con flor, algunos insectos, peces y otros animales, son poliploides.

Un cambio en el número de cromosomas sexuales generalmente da lugar a alteraciones de aprendizaje y destrezas motoras. Los problemas pueden ser tan sutiles que quizá no se logre diagnosticar la causa subyacente, como ocurre en los niños XXY, XXX y XYY.

Secciones 12.7, 12.8 Una anomalía genética es una versión no común de un carácter hereditario que no provoca problemas médicos. Un trastorno genético es una condición hereditaria que provoca un **síndrome** que incluye problemas médicos de leves a severos. Los genetistas construyen **árboles genealógicos** para estimar la probabilidad de que los hijos de la pareja hereden alguna anomalía o trastorno genético. Los padres potenciales con riesgo de transmitir un alelo dañino a sus hijos tienen opciones de tamizado o tratarlo.

- Emplea las animaciones de CengageNOW para examinar un árbol genealógico humano y explorar la amniocentesis.

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

1. La _____ de los cromosomas en una célula se compara para elaborar cariotipos.
 - a. longitud y forma
 - b. ubicación de centrómeros
 - c. secuencia genética
 - d. tanto a como b
2. _____ determina el sexo en humanos.
 - a. el cromosoma X
 - b. el gen *DII*
 - c. el gen *SRY*
 - d. tanto a como c
3. Si uno de los padres es heterocigoto para un alelo autosómico dominante y el otro padre no es portador del alelo, su hijo tendrá probabilidad de _____ ser heterocigoto.
 - a. 25%
 - b. 50%
 - c. 75%
 - d. no tendrá probabilidad; morirá
4. Las mutaciones por expansión ocurren _____ dentro y entre los genes de cromosomas humanos.
 - a. sólo rara vez
 - b. con frecuencia
 - c. nunca
 - d. sólo en múltiplos de tres

Ejercicio de análisis de datos

Un estudio realizado en 1989 examinó la relación genética entre los trastornos del estado de ánimo y la inteligencia. William Coryell y colaboradores encontraron a personas con trastorno bipolar y después estudiaron cuántos miembros de su familia inmediata se habían graduado de la universidad. En la figura 12.21 se muestran algunos de los resultados.

1. ¿Qué grupo de personas, aquellas con trastorno bipolar o aquellas que no lo padecen, presentó el porcentaje más alto de padres con grado universitario?
2. Según estos datos, si padecieras trastorno bipolar, ¿cuál de tus inmediatos tendría más probabilidades de contar con grado universitario? ¿Cuál tendría menos probabilidades?
3. ¿Tienen más o menos probabilidades de graduarse de la universidad los parientes de las personas que padecen trastorno bipolar o que no lo padecen?

Proporción de grados universitarios entre parientes de personas con trastorno bipolar.		
Parientes	No bipolar (%)	Bipolar (%)
Padre	16.1	27.3
Madre	10.5	18.2
Hermano	23.9	38.7
Hermana	16.1	31.8
Abuelo	7.6	13.0
Abuela	5.1	7.1

Figura 12.21 Proporciones inmediatas de personas con trastorno bipolar, o sin él, que se graduaron de la universidad.

5. Nombra un trastorno genético recesivo ligado a X.
6. Los varones tienen aproximadamente 16 veces más probabilidad de resultar afectados por ceguera a los colores rojo y verde que las mujeres. ¿Por qué?
7. Indica si la siguiente afirmación es cierta o falsa: un hijo puede heredar un alelo recesivo ligado a X de su padre.
8. La ceguera al color es un caso de herencia _____.
a. autosómica dominante c. dominante ligada a X
b. autosómica recesiva d. recesiva ligada a X
9. Puede alterar la estructura de un cromosoma.
a. la delección c. la inversión e. todos los anteriores
b. la duplicación d. la translocación
10. La falla de separación cromosómica puede ocurrir durante _____.
a. la mitosis c. la fertilización
b. la meiosis d. tanto a como b
11. Di si la siguiente afirmación es cierta o falsa. Las células del cuerpo pueden heredar tres o más de cada tipo de cromosoma característico de su especie, afección llamada poliploidia.
12. El cariotipo para el síndrome de Klinefelter es _____.
a. XO c. XXY
b. XXX d. XYY
13. Un conjunto reconocido de síntomas que caracterizan un trastorno específico constituye un _____.
a. síndrome b. enfermedad c. árbol genealógico
14. Correlaciona los términos de la columna de la izquierda con la definición más apropiada de la columna de la derecha.

- | | |
|--|---|
| _____ poliploidia | a. número y característica y definición de los cromosomas en metafase de un individuo |
| _____ delección | b. segmento de un cromosoma que se desplaza hacia un cromosoma no homólogo |
| _____ aneuploidia | c. conjuntos adicionales de cromosomas |
| _____ translocación | d. gametos con el número incorrecto de cromosomas |
| _____ cariotipo | e. pérdida de un segmento de cromosoma |
| _____ falla de separación cromosómica durante la meiosis | f. un cromosoma adicional |

■ Visita [CengageNOW](https://www.cengage.com) para preguntas adicionales.

Problemas de genética Respuestas en el apéndice III

1. Las mujeres son XX y los hombres son XY.
a. ¿Hereda el varón el cromosoma X de su madre o de su padre?
b. Respecto a los alelos ligados a X, ¿cuántos tipos diferentes de gametos puede producir un varón?
c. Si una mujer es homocigota para un alelo ligado a X, ¿cuántos tipos de gametos puede producir respecto a ese alelo?
d. Si una mujer es heterocigota para un alelo ligado a X, ¿cuántos tipos de gametos puede producir respecto a ese alelo?
2. En la sección 11.4 vimos una mutación que provoca un trastorno genético grave: el Síndrome de Marfán. El alelo mutado que ocasiona este trastorno sigue un patrón de herencia autosómica dominante. ¿Cuál es la probabilidad de que un niño lo herede si uno de los padres no es portador del alelo y el otro es heterocigoto para el mismo?
3. Las células somáticas de individuos con Síndrome de Down suelen tener un cromosoma 21 adicional; contienen 47 cromosomas.
a. ¿En qué etapas de la meiosis I y II se puede alterar el número de cromosomas por error?
b. Algunos individuos con Síndrome de Down tienen 46 cromosomas: dos cromosomas 21 de apariencia normal y un cromosoma 14 más largo de lo normal. Especula sobre cómo puede haber surgido esta anomalía.
4. Como vimos con anterioridad, la distrofia muscular de Duchenne es un trastorno genético que surge por expresión de un alelo recesivo ligado a X. Generalmente los síntomas comienzan a aparecer en la niñez. La pérdida gradual y progresiva del funcionamiento muscular conduce a la muerte, generalmente alrededor de los 20 años. A diferencia de la ceguera al color, este trastorno casi siempre está restringido a los varones. Sugiere el motivo.
5. En la población humana, la mutación de dos genes sobre el cromosoma X provoca dos tipos de hemofilia ligada a X (A y B). En algunos casos, la mujer es heterocigota para ambos alelos mutados (uno en cada uno de los cromosomas X). Todos sus hijos tendrán hemofilia A, o bien, hemofilia B.

Sin embargo, en ocasiones muy poco frecuentes, una de estas mujeres da a luz un hijo sin hemofilia y su cromosoma X no tiene ningún alelo mutado. Explica de dónde puede surgir un cromosoma X de este tipo.

Estructura y funcionamiento del ADN

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Ven aquí, gatito, gatito

Hasta el momento hemos mencionado de manera repetida que el ADN contiene información hereditaria, pero ¿se ha demostrado en realidad eso? Sin duda. Una demostración sorprendente ocurrió en 1997 cuando el genetista escocés Ian Wilmut hizo una copia genética (un clon) de una oveja totalmente desarrollada. Su equipo retiró el núcleo (y el ADN que contenía) de un óvulo de oveja no fertilizado, y lo sustituyó por el núcleo de una célula tomada de la ubre de otra oveja. El óvulo híbrido se transformó en embrión y después en oveja. Esa oveja, a quienes los investigadores llamaron Dolly, era genéticamente idéntica a la que donó la célula de la ubre.

De primera instancia, Dolly se veía y actuaba como una oveja normal. Pero cinco años más tarde quedó tan gorda y artrítica como una oveja de doce años de edad. Al año siguiente, Dolly contrajo una enfermedad pulmonar típica de las ovejas geriátricas y fue sacrificada.

Los telómeros de Dolly sugirieron que desarrolló problemas de salud por ser un clon. Los telómeros son secuencias cortas y repetidas del ADN en los extremos de los cromosomas que se hacen cada vez más cortos conforme el animal envejece. Cuando Dolly apenas tenía dos años de edad, sus telómeros eran tan cortos como los de una oveja de seis años, la edad exacta del animal adulto que fue su donador de genes.

Desde el nacimiento de Dolly se han logrado clonar conejos, ratones, cerdos, ganado, cabras, mulas, venados, caballos, gatos, perros y un lobo, pero clonar mamíferos no es rutinario. Muchas de las clonaciones no terminan con éxito. Suele requerirse de cientos de intentos para producir un embrión, pero la mayoría de los que se logran mueren antes del nacimiento o poco después. Aproximadamente 25% de los clones que sobreviven tienen problemas de salud. Por ejemplo, los cerdos clonados tienden a cojear y presentan problemas cardíacos. Uno de ellos nunca desarrolló cola, o lo que es peor: ano.

¿Cuál es la causa de los problemas? Aunque todas las células de un individuo *heredan* el mismo ADN, una célula adulta sólo *usa* una fracción del mismo en comparación con la célula embrionaria. Para producir un clon a partir de una célula adulta, los investigadores deben reprogramar su ADN para que funcione como el ADN de un óvulo. Como nos recuerda la historia de Dolly, aún tenemos mucho que aprender al respecto.

¿Por qué insisten los genetistas en este tipo de experimentos? Los beneficios potenciales son considerables. Las células clonadas de personas con enfermedades incurables podrían cultivarse como tejidos de reemplazo u órganos en el laboratorio. Los animales en riesgo de extinción podrían salvarse y quizá sería posible contar de nuevo con animales ya extintos. El ganado y las mascotas ya se clonan comercialmente (figura 13.1).

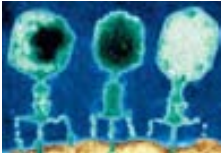
El perfeccionamiento de los métodos para preparar clones de animales saludables cada vez nos acerca más a la posibilidad de clonar a los humanos de manera técnica y ética. Por ejemplo, si es aceptable clonar el gato que ha perdido un desconsolado dueño, ¿por qué no sería admisible clonar el hijo perdido de un padre aún más desconsolado?

En este capítulo examinaremos las funciones del ADN como parte fundamental de la herencia.



¡Mira el video! **Figura 13.1** Demostración de que el ADN contiene información hereditaria: clonación de una gata adulta. Compara las características de Tahini, una gata bengalí (*arriba*) con las de Tabouli y Baba Ganoush, dos de sus clones (*derecha*). El color de los ojos cambia a medida que el gato bengalí madura; ambos clones desarrollaron más tarde el mismo color que los de Tahini.

Conceptos básicos



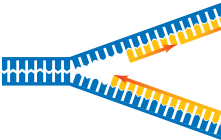
Descubrimiento de las funciones del ADN

El trabajo de muchos científicos durante más de un siglo condujo al descubrimiento de que el ADN es la molécula que almacena la información hereditaria acerca de los caracteres. [Sección 13.1](#)



Descubrimiento de la estructura del ADN

Una molécula de ADN consta de dos largas cadenas de nucleótidos enrollados en forma de doble hélice. Cuatro tipos de nucleótidos constituyen las cadenas que se mantienen juntas a todo lo largo gracias a puentes de hidrógeno. [Sección 13.2](#)



Cómo duplican las células su ADN

Antes de que la célula comience la mitosis o meiosis, las enzimas y otras proteínas replican su(s) cromosoma(s). Las nuevas cadenas de ADN que se forman son monitoreadas para detectar errores, los cuales, si no son corregidos, pueden transformarse en mutaciones. [Sección 13.3](#)



Clonación de animales

El conocimiento de la estructura y las funciones del ADN constituye la base de varios métodos para producir clones, los cuales, son copias idénticas de los organismos. [Sección 13.4](#)



Las anotaciones de Franklin

La ciencia procede como un esfuerzo conjunto. Muchos científicos contribuyeron al descubrimiento de la estructura del ADN. [Sección 13.5](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- El capítulo se basa en la introducción anterior a radioisótopos (sección 2.2), puentes de hidrógeno (2.4), reacciones de condensación (3.2), carbohidratos (3.3), proteínas (3.5) y ácidos nucleicos (3.7).
- Tus conocimientos sobre especificidad enzimática (6.3) y ciclo celular (9.2) te permitirán entender cómo funciona la replicación del ADN. También veremos un ejemplo de la importancia de los genes de puntos de control (*checkpoint*) (9.5).
- Lo que sabes acerca de la mitosis, la meiosis y la reproducción asexual (10.1) te ayudará a entender los procedimientos de clonación. Las células que se emplean para clonación terapéutica no están más desarrolladas que las que se encuentran en la etapa de desarrollo embrionario con sólo ocho células (12.8).

¿Por qué opción votarías? Algunos consideran que los clones enfermizos o deformes son casos desafortunados pero aceptables de la investigación de clonación de animales que también permiten efectuar avances médicos para pacientes humanos. ¿Debería prohibirse la clonación de animales? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

13.1 El estudio del ADN

■ Los investigadores que condujeron a la comprensión de que el ADN es la molécula de la herencia revelan los avances de la ciencia.

■ Conexiones con Radioisótopos 2.2, Proteínas 3.5

Indicios tempranos y desconcertantes

Aproximadamente en la época en que nació Gregor Mendel, un estudiante suizo de medicina, Johann Miescher, enfermó de tifo. Miescher quedó parcialmente sordo a causa de esta enfermedad, por lo que no pudo ser médico. En vez de ello, decidió estudiar química orgánica. En 1869 recolectaba leucocitos de vendajes llenos de pus y espermatozoides de peces para estudiar la composición del núcleo. Estas células no contienen mucho citoplasma, lo cual le facilitó aislar las sustancias del núcleo. Miescher encontró que los núcleos contienen una sustancia ácida, compuesta en su mayor parte por nitrógeno y fósforo. Más tarde, esa sustancia sería llamada **ácido desoxirribonucleico o ADN**.

Sesenta años más tarde, el oficial médico británico Frederick Griffith intentó preparar una vacuna contra la neumonía. Aisló dos cepas (tipos) de *Streptococcus pneumoniae*, bacteria causal de la neumonía. A una cepa le puso el nombre *R* porque crece en las colonias rugosas. A la otra le dio el nombre de *S*, porque se desarrolla en las colonias lisas (smooth). Griffith empleó ambas cepas en una serie de experimentos que no condujeron al desarrollo de la vacuna, pero revelaron datos acerca de la herencia (figura 13.2).

Primero inyectó a ratones con células *R* vivas. Los ratones no desarrollaron neumonía. Por tanto, concluyó que *la cepa R era inocua*.

Después inyectó a otros ratones con células *S* vivas y éstos murieron. Sus muestras de sangre estaban llenas de células *S* vivas. Concluyó que *la cepa S era patógena y provocaba neumonía*.

Más tarde, eliminó las células *S* exponiéndolas a altas temperaturas. Los ratones inyectados con células *S* muertas no murieron.

A continuación, mezcló células *R* vivas con células *S* eliminadas por calor e inyectó la mezcla a los ratones. Éstos murieron *y en las muestras de sangre que les tomó encontró células S vivas!*

¿Qué ocurrió en el siguiente experimento? Si las células *S* eliminadas por calor en la mezcla no estaban realmente muertas, entonces los ratones inyectados con ellas en el anterior experimento hubiesen muerto. Si las células *R* se hubieran modificado a células asesinas, entonces los ratones inyectados con células *R* del primer experimento hubieran muerto.

La explicación más sencilla fue que el calor eliminaba las células *S* pero no destruía su material hereditario, lo cual incluía la parte que codificaba para “infectar al ratón”. De algún modo, ese material se transfería de las células *S* muertas a las células *R* vivas que lo reproducían.

La transformación era permanente y hereditaria. Incluso después de cientos de generaciones, los descendientes de células *R* transformadas eran infecciosos. ¿Qué provocaba esta transformación? *¿Qué sustancia codifica la información acerca de los caracteres que los padres transmiten a sus descendientes?*

En 1940, Oswald Avery y Maclyn McCarty se dedicaron a identificar esa sustancia, a la cual dieron el nombre de “principio de transformación o principio transformante”. Siguieron un proceso de eliminación probando cada tipo de componente molecular de las células *S*.

Avery y McCarty congelaron y descongelaron una y otra vez células *S*. Los cristales de hielo que se forman durante este proceso alteran las membranas y liberan el contenido de la célula. Después de ello, los investigadores filtraron las células intactas de la mezcla resultante. Al final de este proceso, los investigadores obtuvieron un líquido que contenía lípidos, proteínas y componentes de ácidos nucleicos de las células *S*.

El extracto de células *S* aún era capaz de transformar células *R* después de haber sido tratado con enzimas que destruían los lípidos y las proteínas. De este modo, el principio transformador no contenía lípidos o proteínas. Los carbohidratos se removieron durante el proceso de purificación, de modo que Avery y McCarty comprendieron que la sustancia que buscaban debía ser el ácido nucleico, ARN o ADN. El extracto de células *S* aún podía transformar las células *R* tras haber sido tratado con enzimas de degradación de ARN, pero no después de ser tratado con enzimas que degradaban el ADN. Por lo tanto, concluyeron que el ADN era el principio de transformación.

El resultado sorprendió a Avery y McCarty, quienes, junto con la mayoría de los científicos, suponían que las proteínas eran la sustancia que transmitía la herencia.

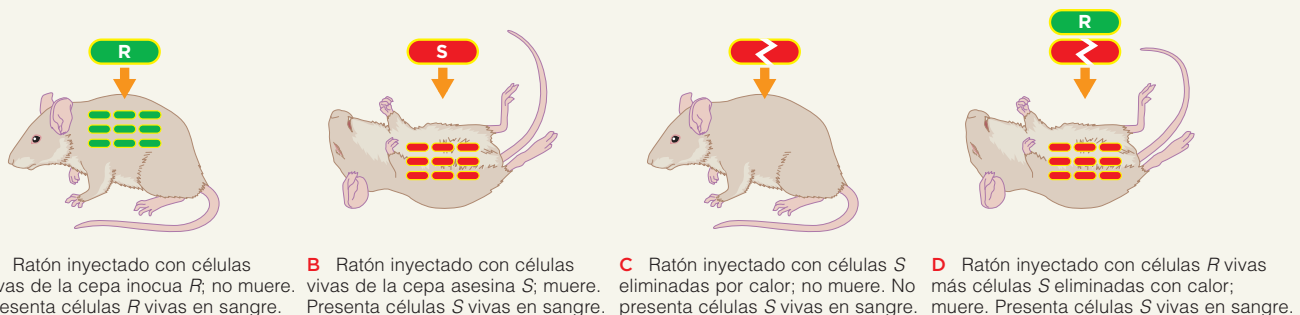
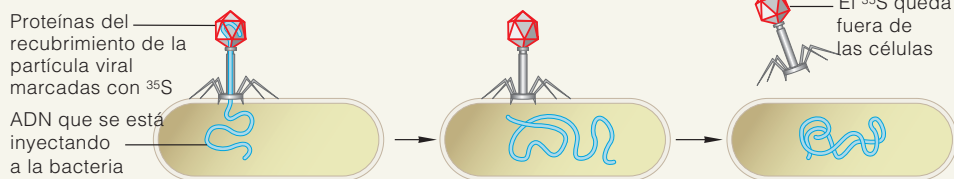


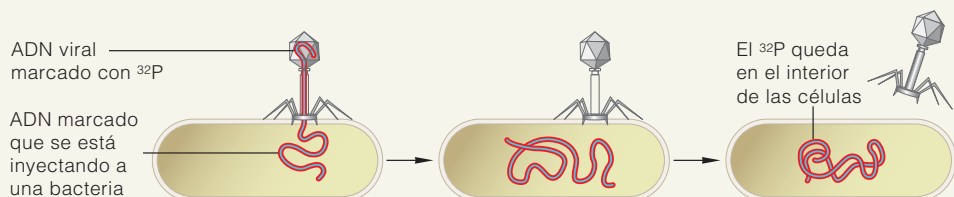
Figura 13.2 Animada Experimentos de Fred Griffith en los cuales el material hereditario de células dañinas de *Streptococcus pneumoniae* transformaron células de una cepa inocua a células asesinas.



A Parte superior, modelo de un bacteriófago. Parte inferior, microfotografía de tres virus que inyectan ADN a una célula de *E. coli*.



B En un experimento se infectaron bacterias con partículas de virus marcadas con un radioisótopo de azufre (^{35}S). El azufre marcó únicamente las proteínas virales. Los virus fueron desalojados de las bacterias agitando la mezcla en una batidora de cocina. La mayor parte del azufre radiactivo fue detectado en los virus, no en las células bacterianas. Los virus no habían inyectado proteínas a las bacterias.



C En otro experimento, las bacterias fueron infectadas con partículas virales marcadas con un radioisótopo de fósforo (^{32}P). El fósforo sólo marcó el ADN viral. Una vez que los virus fueron desalojados de las bacterias, se detectó el fósforo radiactivo, principalmente dentro de las células bacterianas. Los virus habían inyectado ADN a las células: esto evidenció que el ADN es el material genético de este virus.

Figura 13.3 Animada Experimentos de Hershey-Chase. Alfred Hershey y Martha Chase probaron si el material genético inyectado por un bacteriófago a las bacterias es ADN, proteína o ambos. Los experimentos se basaron en el conocimiento de que las proteínas contienen más azufre (S) que fósforo (P), y el ADN contiene más fósforo que azufre.

Después de todo, los caracteres pueden ser muy diversos y se creía que las proteínas eran las biomoléculas más variadas. Las demás moléculas parecían demasiado uniformes. Los dos científicos estaban tan escépticos, que publicaron sus resultados sólo después de convencerse a sí mismos —tras años de experimentos cuidadosos— de que el ADN era de hecho el material hereditario. También tuvieron cuidado de señalar que no lograron comprobar que el ADN era el *único* material hereditario.

Confirmación del funcionamiento del ADN

En 1950, los investigadores descubrieron los **bacteriófagos**, un tipo de virus que infecta las bacterias (figura 13.3a). Al igual que todos los virus, estas partículas infecciosas llevan información hereditaria sobre cómo fabricar virus. Después de que un virus infecta una célula, ésta comienza a producir nuevas partículas virales. Los bacteriófagos inyectan material genético a las bacterias, ¿pero este material era ADN, proteínas o ambos?

Alfred Hershey y Martha Chase decidieron investigarlo explotando propiedades de las proteínas que se conocían desde hacía tiempo (alto contenido de azufre) y del ADN (alto contenido de fósforo). Cultivaron bacterias en un medio de crecimiento que contenía un isótopo de azufre, el ^{35}S (sección 2.2). En este medio, las proteínas (pero no el ADN) del bacteriófago que infectaba las bacterias quedó marcado con ^{35}S .

Hershey y Chase permitieron que los virus marcados infectaran las bacterias. Sabían por microfotografías electrónicas que los fagos se unen a las bacterias a través de sus delgadas colas, y razonaron que sería fácil romper esta unión precaria; de modo que vertieron la mezcla de virus y bacterias a una batidora Waring y la encendieron. (La batidora Waring era uno de los aparatos domésticos que en ese entonces se usaba comúnmente en el laboratorio.)

Después de batir la sustancia, los investigadores separaron las bacterias del líquido que contenía virus y midieron el contenido de ^{35}S de cada uno por separado. El líquido contenía la mayor parte del ^{35}S . Por lo tanto, los virus no habían inyectado proteínas a las bacterias (figura 13.3b).

Alfred Hershey y Martha Chase repitieron el experimento con un isótopo de fósforo, ^{32}P , el cual marcó el ADN (pero no las proteínas) del bacteriófago. Esta vez, encontraron que las bacterias contenían la mayor parte del ^{32}P . Los virus habían inyectado el ADN a las bacterias (figura 13.3c).

Ambos experimentos —y muchos otros— apoyan la hipótesis de que el ADN, y no las proteínas, es el material hereditario común a todos los seres vivos de la Tierra.



- El descubrimiento de Watson y Crick sobre la estructura del ADN se basó en casi cincuenta años de investigación de otros científicos.
- Conexión con Anillos de carbohidratos 3.3.

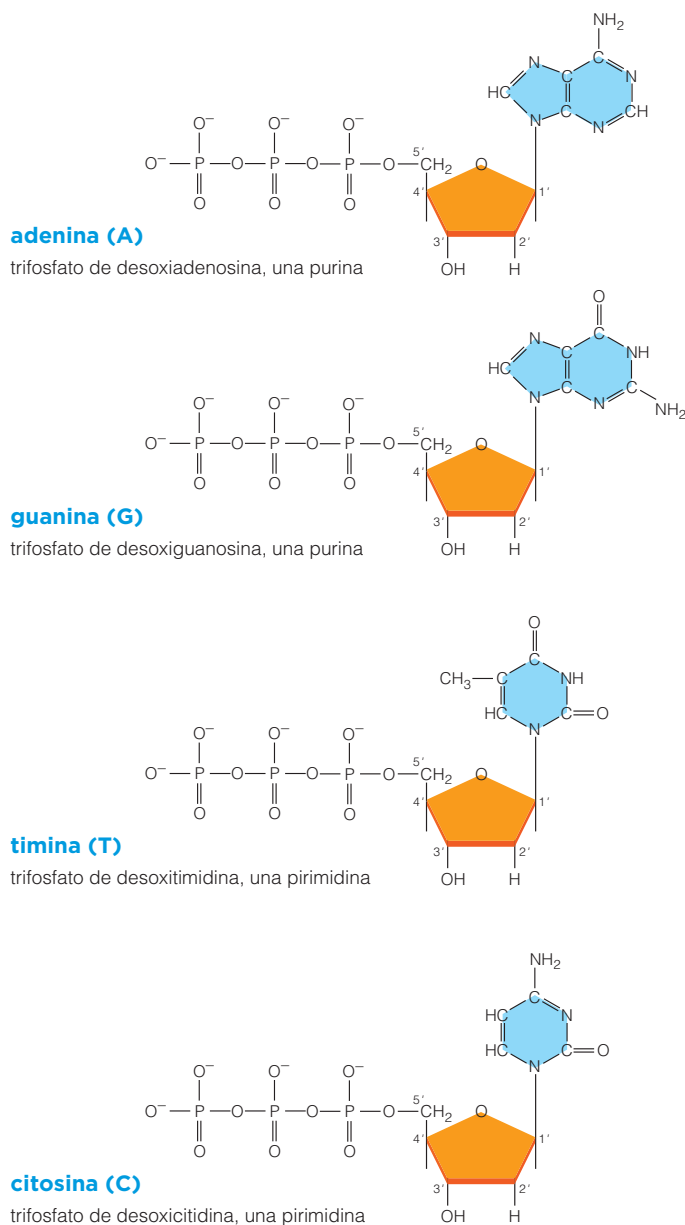


Figura 13.4 Los cuatro tipos de nucleótidos que están unidos en las cadenas de ADN. Cada uno recibe un nombre derivado de su base componente (en azul). El bioquímico Phoebus Levene investigó a principios del siglo XX la estructura de estas bases y cómo se enlazan con el ADN. Trabajó con el ADN durante casi cuarenta años.

La numeración de átomos de carbono en los anillos del azúcar (sección 3.7) nos permite conocer la orientación de las cadenas de nucleótidos, la cual es importante en procesos como la replicación del ADN. Compara esto con la figura 13.6.

Los bloques constitutivos del ADN

Antes de que se conocieran las funciones del ADN, los bioquímicos que investigaron su composición demostraron que el ADN consta sólo de cuatro tipos de nucleótidos, que son sus bloques constitutivos. Un **nucleótido** de ADN tiene un azúcar de cinco carbonos (desoxirribosa), tres grupos fosfato y una de las siguientes cuatro bases nitrogenadas:

adenina	guanina	timina	citosa
A	G	T	C

En la figura 13.4 se muestran las estructuras de estos cuatro nucleótidos. La timina y la citosina se llaman pirimidinas; sus bases tienen anillos de carbono únicos. La adenina y la guanina son purinas; sus bases tienen anillos de carbono dobles.

En 1952, el bioquímico Erwin Chargaff realizó dos importantes descubrimientos acerca de la composición del ADN. Primero, que las cantidades de timina y adenina en el ADN son iguales, de la misma manera que las cantidades de citosina y guanina. Segundo, que las proporciones de adenina y guanina difieren entre especies. Podemos indicar las reglas de Chargaff como sigue:

$$A = T \text{ y } G = C$$

Las proporciones simétricas fueron un indicio importante sobre cómo están ordenados los nucleótidos en el ADN.

La primera evidencia convincente de ese ordenamiento provino de Rosalind Franklin, investigadora en King's College, en Londres, especializada en cristalografía de rayos X. En esta técnica, los rayos X se dirigen a través de una sustancia purificada y cristalizada; los átomos en las moléculas de tal sustancia dispersan los rayos X en un patrón que puede captarse como imagen. Los investigadores emplean dicho patrón para calcular el tamaño, la forma y el espaciado entre cualquier elemento repetitivo de la molécula, todo lo cual indica detalles de la estructura molecular.

Franklin obtuvo la primera imagen clara por difracción de rayos X del ADN en la forma que se encuentra en la célula. Con la información de dicha imagen calculó que el ADN es muy largo en comparación con su diámetro de 2 nanómetros. También identificó un patrón repetitivo cada 0.34 nanómetros de longitud y otro cada 3.4 nanómetros.

Los datos y la imagen de Franklin fueron observados por James Watson y Francis Crick en la Universidad de Cambridge. Watson, un biólogo estadounidense, y Crick, un biofísico británico, habían estado compartiendo sus ideas sobre la estructura del ADN. Los bioquímicos Linus Pauling, Robert Corey y Herman Branson recientemente habían descrito la hélice alfa, un patrón de enrollamiento que se observa en muchas proteínas (sección 3.5). Watson y Crick sospecharon que la molécula de ADN también era una hélice.

Watson y Crick pasaron muchas horas argumentando acerca del tamaño, la forma y los requisitos de enlace de los cuatro tipos de nucleótidos que constituyen el ADN.

Insistieron con los químicos para que los ayudaran a identificar enlaces que quizás hubiesen pasado por alto. Emplearon moldes de cartón y formaron modelos con pedazos de metal conectados por ángulos “de alambre” con la inclinación adecuada. Los datos de Franklin les suministró la última pieza del rompecabezas. En 1953, Watson y Crick consideraron que contaban con todos los indicios acumulados en los últimos cincuenta años para construir el primer modelo exacto de la molécula del ADN (figura 13.5).

Watson y Crick propusieron que la estructura del ADN consta de dos cadenas de nucleótidos, que corren en sentido opuesto y están enrolladas formando una doble hélice. Los puentes de hidrógeno entre las bases colocadas en el interior mantienen unidas las cadenas. Sólo se forman dos tipos de apareamientos de bases: A con T, y G con C. La mayoría de los científicos había supuesto (incorrectamente) que las bases se encontraban fuera de la hélice, porque en esa posición quedarían más accesibles a las enzimas que copian el ADN. En la sección 13.3 veremos cómo esas enzimas tienen acceso a las bases que están dentro de la hélice.

Patrones de apareamiento de bases

¿Cómo es que sólo dos tipos de apareamientos de bases dan lugar a la diversidad tan sorprendente de rasgos entre los seres vivos? La respuesta es el *orden* en que un par de bases sigue al siguiente (la **secuencia** del ADN), la cual es tremendamente variable. Por ejemplo, un pequeño pedazo del ADN de una petunia, un humano o cualquier otro organismo podría ser:



Observa cómo están relacionadas las dos cadenas del ADN; cada base de una está apareada en forma adecuada con su base complementaria en la otra. Este patrón de enlace (A con T, y G con C) es el mismo en todas las moléculas del ADN. Sin embargo, el par de bases que sigue al primero de la línea difiere tanto entre las especies como entre los individuos de la misma especie. Así, el ADN, *la molécula de la herencia en todas las células, es la base de la unidad de los seres vivos. Las variaciones en la secuencia de bases de un individuo o especie a otra constituye el fundamento de la diversidad de los seres vivos.*

Para repasar en casa

¿Cuál es la estructura del ADN?

- La molécula del ADN consta de dos cadenas de nucleótidos que corren en sentido opuesto y están enrolladas formando una doble hélice.
- Las bases de nucleótidos en posición interna forman puentes de hidrógeno entre las dos cadenas. A siempre se aparea con T, y G con C. La secuencia de bases constituye la información genética.

Figura 13.5 Animada Estructura del ADN ilustrada por diversos modelos.

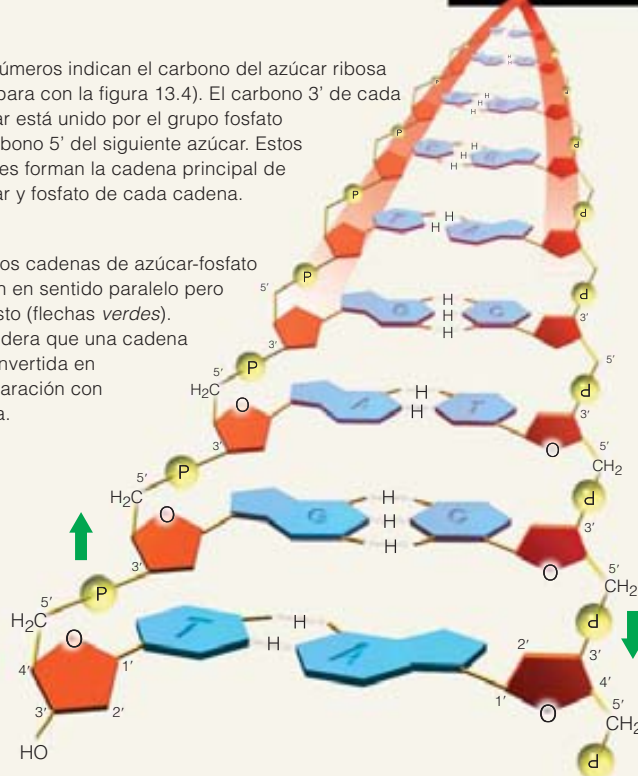


Watson y Crick con su modelo

Diámetro de 2 nanómetros
0.34 nanómetros entre cada par de bases
Longitud de 3.4 nanómetros de cada giro completo de la doble hélice

Los números indican el carbono del azúcar ribosa (compara con la figura 13.4). El carbono 3' de cada azúcar está unido por el grupo fosfato al carbono 5' del siguiente azúcar. Estos enlaces forman la cadena principal de azúcar y fosfato de cada cadena.

Las dos cadenas de azúcar-fosfato corren en sentido paralelo pero opuesto (flechas verdes). Considera que una cadena está invertida en comparación con la otra.



13.3 Replicación y reparación del ADN

- Una célula copia su ADN antes de la mitosis o la meiosis I.
- Los mecanismos de reparación del ADN corrigen la mayor parte de los errores de replicación.
- Conexiones con Especificidad enzimática 6.3, Ciclo de la célula 9.2, Genes de punto de control 9.5.

Recordemos que cada célula copia su ADN antes de que se inicie la mitosis o la meiosis, de modo que las células que descienden de ella heredan un conjunto completo de cromosomas (secciones 9.2 y 10.1). La **ADN polimerasa** sintetiza la copia. Esta enzima une nucleótidos libres para formar una nueva cadena de ADN. El proceso es impulsado por los enlaces fosfato de alta energía que tienen los nucleótidos (sección 6.2). Un nucleótido libre tiene tres grupos fosfato, y la ADN polimerasa retira dos de ellos cuando une el nucleótido a una cadena de ADN en crecimiento. Ese retiro libera energía que la enzima emplea para unir el nucleótido a la cadena.

La enzima que ensambla una sola cadena de ADN ¿cómo realiza la copia de una molécula de doble cadena? Antes de que se inicie la replicación, cada cromosoma es una sola molécula de ADN: una doble hélice. Durante la

replicación del ADN, una enzima llamada ADN helicasa rompe los puentes de hidrógeno que mantienen unida la doble hélice, de modo que las dos cadenas del ADN se separan. A continuación, ambas son replicadas de manera independiente. Cada nueva cadena de ADN se junta con la cadena “original” a partir de la cual se formó, dando lugar a una doble hélice. Por lo tanto, después de la replicación hay dos moléculas de ADN de doble cadena (figura 13.6). Una cadena de cada molécula es antigua y la otra, nueva; de aquí se deriva el nombre del proceso: **replicación semi-conservativa** (figura 13.7).

Numerar los carbonos en los nucleótidos (figura 13.5) nos permite seguir las cadenas de ADN en la doble hélice, porque cada cadena tiene un carbono 5' no enlazado en un extremo y un carbono 3' no enlazado en el otro:



La ADN polimerasa puede unir nucleótidos libres únicamente al carbono 3'. Por consiguiente, sólo puede replicar una cadena de una molécula de ADN de manera continua (figura 13.8). La síntesis de la otra cadena ocurre por segmentos, en sentido opuesto al del desenrollamiento. Otra enzima que participa en la replicación del ADN, la **ADN ligasa**, une estos segmentos formando una cadena continua de ADN.

Sólo hay cuatro tipos de nucleótidos en el ADN, pero el orden en que ocurren es muy importante. La secuencia de nucleótidos es la información genética de una célula; las células descendientes deben recibir una copia exacta de la misma, de lo contrario la herencia no se realizará de manera correcta. A medida que la ADN polimerasa se desplaza a lo largo de una cadena de ADN, emplea la secuencia de bases como templado, o guía, con el fin de ensamblar una nueva cadena de ADN. La secuencia de bases de la nueva cadena es complementaria a la del templado, porque la ADN polimerasa sigue las reglas de apareamiento de bases.

Por ejemplo, la polimerasa agrega una T en el extremo de una nueva cadena de ADN cuando llega a una A en la secuencia del ADN original; agrega una G cuando llega a una C; y así sucesivamente. Como cada nueva cadena de ADN es complementaria en secuencia a la cadena original, ambas moléculas de doble hélice resultantes de la replicación del ADN son duplicados de la molécula original.

Verificación de errores

Una molécula de ADN no siempre se replica con fidelidad perfecta. En ocasiones, se agrega una base incorrecta a la cadena de ADN en crecimiento; otras veces, se pierden o se agregan bases. Sin importar esto, la nueva cadena de ADN ya no estará exactamente correlacionada con la cadena original que sirvió de patrón para su construcción.

Algunos de estos errores ocurren después de que el ADN se daña por exposición a radiaciones o productos químicos tóxicos. Las ADN polimerasas no copian el ADN dañado con exactitud. En la mayoría de los casos, los **mecanismos**

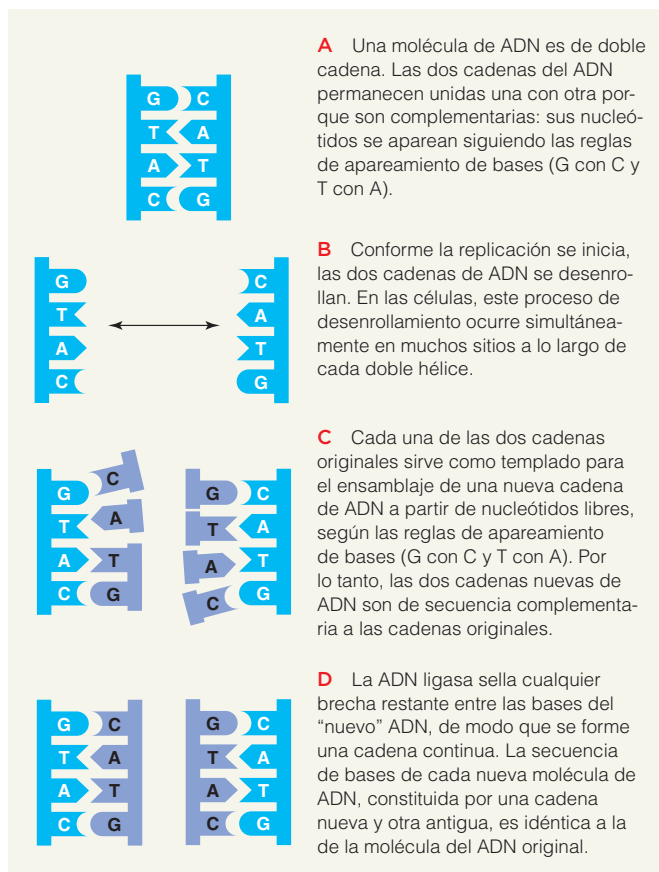


Figura 13.6 Animada Replicación del ADN. Cada cadena de la doble hélice del ADN se copia, y como resultado se obtienen dos moléculas de ADN de doble cadena.

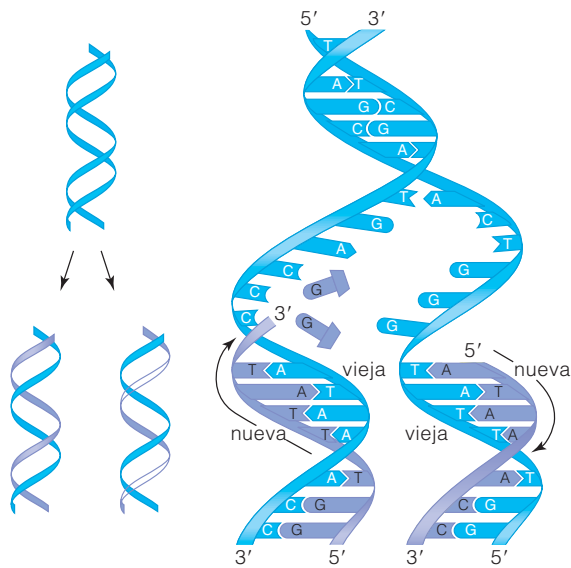


Figura 13.7 Replicación semiconservativa del ADN. Las cadenas originales (azul) permanecen intactas. Se ensambla una nueva cadena (morada) sobre cada cadena original en el sentido que indican las flechas. La estructura con forma de Y a la derecha se llama horquilla de replicación.

de reparación del ADN logran corregirlo mediante la escisión enzimática y el reemplazo de cualquier base dañada o mal apareada antes de que se inicie la replicación.

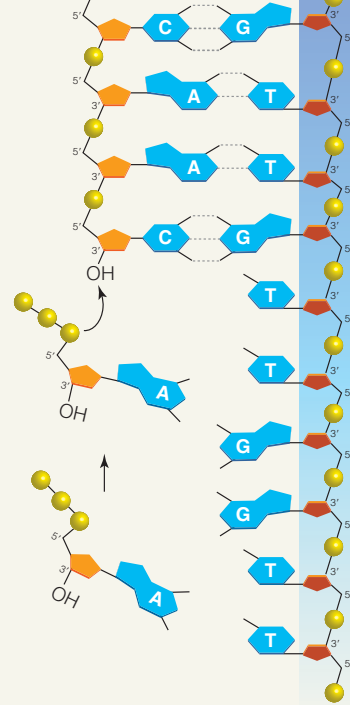
La mayor parte de los errores de replicación del ADN ocurren sencillamente porque las ADN polimerasas catalizan un número considerable de reacciones con gran rapidez: hasta 1,000 bases por segundo. Los errores son inevitables; algunas ADN polimerasas son responsables de muchos de ellos. Afortunadamente, las ADN polimerasas verifican su propio trabajo y corrigen cualquier apareamiento erróneo invirtiendo de inmediato la reacción de síntesis para retirar el nucleótido mal apareado, y después reanudan la síntesis. Si un error queda sin corregir, es posible que los controles celulares detengan el ciclo celular (secciones 9.2 y 9.5).

Cuando los mecanismos de verificación y reparación fallan, el error se transforma en una mutación: un cambio permanente en la secuencia del ADN. El individuo o sus descendientes tal vez no sobrevivan a la mutación, porque las mutaciones pueden provocar cáncer en las células del organismo. En las células que forman óvulos o espermatozoides, pueden conducir a trastornos genéticos en los descendientes. Sin embargo, no todas las mutaciones son peligrosas. Algunas dan lugar a variantes en los caracteres que constituyen la materia prima de la evolución.

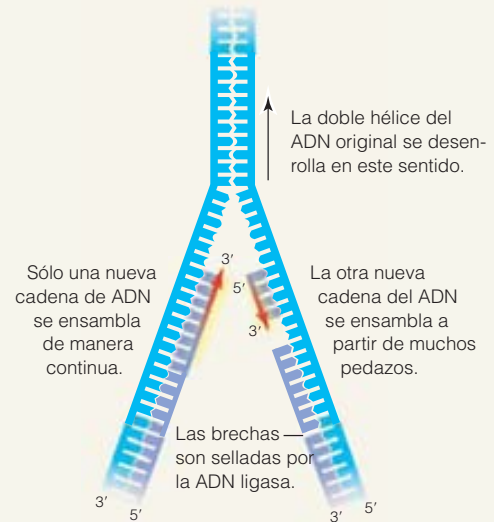
Para repasar en casa

¿Cómo se copia el ADN?

- Una célula replica su ADN antes de la mitosis o la meiosis. Cada cadena de la doble hélice del ADN sirve como plantilla para la síntesis de una nueva cadena de ADN complementaria.
- Los mecanismos de reparación y verificación del ADN mantienen la integridad de la información genética de las células. Los errores que no se reparan pueden perpetuarse como mutaciones.



A Cada cadena de ADN tiene dos extremos: uno de ellos con un carbono 5' y otro con un carbono 3'. La ADN polimerasa puede agregar nucleótidos únicamente en el carbono 3'. En otras palabras, la síntesis del ADN procede sólo del extremo 5' al 3'.



B Como la síntesis del ADN procede únicamente del extremo 5' al 3', sólo una de las dos nuevas cadenas de ADN puede ensamblarse en una sola pieza.

La otra nueva cadena de ADN se forma con segmentos cortos, llamados fragmentos de Okazaki en honor a los científicos que los descubrieron. La ADN ligasa une los fragmentos en una cadena continua de ADN.

Figura 13.8 Síntesis discontinua del ADN.
Investiga: ¿Qué representan las bolitas amarillas?

Respuesta: Grupos fosfato

- La clonación reproductiva es una intervención reproductiva que da lugar a una copia genética exacta de un individuo adulto.
- Conexión con Reproducción asexual 10.1.



A Un óvulo de vaca es mantenido en su sitio por succión a través de un tubo de vidrio hueco llamado micropipeta. El cuerpo polar (sección 10.5) y los cromosomas se identifican porque se tiñen de morado.



B La micropipeta pincha el óvulo y succiona el cuerpo polar y todos los cromosomas. Dentro de la membrana plasmática del óvulo únicamente queda su citoplasma.



C Una nueva micropipeta se prepara para penetrar el óvulo en el sitio de la punción. Esta pipeta contiene una célula cultivada a partir de la piel de un animal donador.

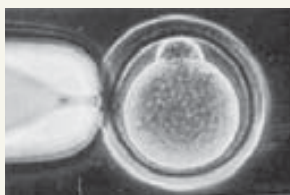
célula cutánea



D La micropipeta penetra el óvulo y lleva la célula cutánea a la región entre el citoplasma y la membrana plasmática.



E Después de retirar la pipeta, la célula cutánea del donador queda visible junto al citoplasma del óvulo. La transferencia fue total.



F El óvulo se expone a una corriente eléctrica. Este tratamiento provoca que la célula extraña se fusione con el citoplasma del óvulo y vacíe a él su núcleo. El óvulo comienza a dividirse y se forma un embrión. Después de algunos días, el embrión puede ser trasplantado a una madre sustituta.

Figura 13.9 Animada Transferencia nuclear en célula somática, usando células de ganado. Esta serie de microfotografías fue tomada por científicos de Cyagra, una compañía comercial que se especializa en clonar ganado.

La palabra “clonación” significa producir una copia idéntica de algo. En biología, la clonación puede referirse a un método de laboratorio por el cual los investigadores copian fragmentos del ADN (discutiremos la clonación del ADN en el capítulo 16). También puede referirse a intervenciones durante la reproducción para obtener una copia genética exacta de un organismo.

Los organismos genéticamente idénticos ocurren todo el tiempo en la naturaleza y surgen sobre todo por el proceso de reproducción asexual (sección 10.1). La división del embrión, otro proceso natural, da lugar a gemelos idénticos. Las primeras divisiones de un óvulo fertilizado constituyen una pelota de células que a veces se dividen en forma espontánea. Si ambas mitades continúan su desarrollo de manera independiente, originan gemelos idénticos.

La división del embrión ha formado parte rutinaria de investigaciones sobre la reproducción de animales durante décadas. Una pelota de células puede hacerse crecer a partir de un óvulo fertilizado en una caja de Petri. Si la pelota se divide en dos, cada mitad se desarrollará como un embrión separado. Los embriones se implantan en madres sustitutas que dan a luz gemelos idénticos. Los gemelos artificiales y cualquier otro tipo de tecnología que produzca individuos genéticamente idénticos reciben el nombre de **clonación reproductiva**.

Los gemelos obtienen su ADN de ambos padres, por eso presentan una mezcla de los rasgos de sus progenitores. Los reproductores de ganado que no desean sorpresas pueden optar por un tipo de clonación reproductiva que difiere de la división embrionaria. Este proceso origina descendientes con los rasgos de uno de los padres; como se inicia con el ADN nuclear de un organismo adulto, pasa por alto la mezcla genética de la reproducción sexual (sección 10.5). Todos los individuos producidos por clonación de una célula adulta son genéticamente idénticos a uno de los padres. Sin embargo, el procedimiento presenta más de un desafío técnico que la división de un embrión. Una célula normal de un adulto no comenzará a dividirse automáticamente como si fuera un óvulo fertilizado. Primero es necesario engañarla para que su reloj de desarrollo regrese hacia atrás.

Todas las células que descienden de un óvulo fertilizado heredan el mismo ADN. A medida que las distintas células del embrión en desarrollo comienzan a usar diferentes subconjuntos de su ADN, se diferencian, es decir, toman forma y función propias. En los animales, la diferenciación suele seguir una trayectoria unilateral. Una vez que una célula se especializa, todas las que descienden de ella se especializan del mismo modo. Cuando se forma una célula hepática, una muscular o cualquier otro tipo de célula especializada, la mayor parte de su ADN ha dejado de funcionar.

Para clonar a un adulto, los científicos primero transforman una de sus células diferenciadas en una indiferenciada al hacer que el ADN no usado vuelva a utilizarse. En esta **transferencia nuclear de células somáticas** (TNCs) un investigador retira el núcleo de un óvulo no fertilizado y después inserta en el óvulo el núcleo de una célula animal adulta (figura 13.9). Si todo resulta conforme a lo planeado, el citoplasma del óvulo reprograma el ADN trasplantado

13.5

Fama y gloria



Figura 13.10 La vaca Liz y su clon, el cual fue producido por transferencia nuclear de células somáticas, como se aprecia en la figura 13.9.

para dirigir el desarrollo de un embrión, el cual se implanta a continuación a una madre sustituta. El animal que nace de esta madre es genéticamente idéntico al donador del núcleo (figura 13.10). Dolly la oveja y otros animales descritos en la introducción al capítulo, fueron producidos por TNCS.

La clonación de adultos actualmente es una práctica común entre quienes crían ganado fino. Entre otros beneficios, permite producir muchos más descendientes en un periodo dado que los métodos de reproducción tradicional, así como obtener descendientes una vez que el animal donador ha sido castrado o incluso después de su muerte.

El problema controversial de la clonación de adultos no se refiere necesariamente al ganado. Esta cuestión reside en que, a medida que las técnicas se vuelven rutinarias, la clonación de humanos dejará de estar dentro del ámbito de la ciencia ficción. Los investigadores ya emplean TNCS para producir embriones humanos con fines de investigación, una práctica llamada **clonación terapéutica**. Los investigadores cosechan células madre no diferenciadas de embriones humanos clonados. (Regresaremos al tema de las células madre y sus beneficios médicos potenciales en el capítulo 32.) La clonación reproductiva en humanos no constituye la intención de este tipo de investigaciones, pero la transferencia nuclear de células somáticas podría ser el primer paso.

Para repasar en casa

¿Qué es la clonación?

- Las tecnologías de clonación reproductiva producen una copia exacta de un individuo: un clon.
- La transferencia nuclear de células somáticas (TNCS) es un método de clonación reproductiva, en el cual el ADN nuclear de un donador adulto es transferido a un óvulo enucleado. La célula híbrida se desarrolla para dar un embrión genéticamente idéntico al individuo donador.
- La clonación terapéutica (TNCS) se emplea para producir embriones humanos con fines de investigación.

- En la ciencia, igual que en otras profesiones, el reconocimiento público no siempre incluye a todos los que contribuyeron al descubrimiento.

Cuando llegó a King's College, Rosalind Franklin, experta en cristalografía de rayos X, había resuelto la estructura del carbón, que es compleja y desorganizada (igual que la de grandes moléculas biológicas, como el ADN), e intentó un nuevo método matemático para interpretar las imágenes obtenidas por difracción de rayos X. Igual que Pauling, construyó modelos moleculares tridimensionales. Fue asignada a investigar la estructura del ADN. Ignoraba que Maurice Wilkins ya estudiaba lo mismo a unos cuantos pasos de ella, en el mismo edificio. A Franklin le habían dicho que era la única del departamento que trabajaba en ese tema. Cuando Wilkins propuso colaborar con ella, Franklin consideró muy extraño que Wilkins se interesara en su trabajo, por lo cual se rehusó.

A Wilkins y a Franklin les habían dado muestras idénticas de ADN, cuidadosamente preparadas por Rudolf Signer. Los meticulosos trabajos de Franklin con su muestra le permitieron obtener la primera imagen clara del ADN por difracción de rayos X, como se encuentra dentro de las células (figura 13.11), y ella dio una presentación de su trabajo en 1952. Ella dijo que el ADN tenía dos cadenas enrolladas a manera de doble hélice, con una cadena principal de grupos fosfato en el exterior y con bases ordenadas de manera desconocida en el interior. Ella calculó el diámetro del ADN, la distancia entre sus cadenas y entre sus bases, la inclinación (ángulo) de la hélice y el número de bases en cada vuelta. Crick, debido a sus antecedentes de cristalografía, habría reconocido la importancia de estos trabajos si hubiera estado allí. Watson estaba en la audiencia pero no era cristalógrafo, por lo cual no comprendió las implicaciones de la imagen que Franklin obtuvo por difracción de rayos X, ni de sus cálculos.

Franklin comenzó a escribir un artículo sobre sus investigaciones. Mientras tanto, y quizá sin que estuviera enterada, Watson revisó la imagen obtenida por difracción de rayos X de Franklin con Wilkins, y Watson y Crick leyeron un reporte con los datos no publicados de Franklin. Crick, quien tenía más experiencia en modelos moleculares teóricos que Franklin, de inmediato entendió el significado de la imagen y los datos. Watson y Crick emplearon esa información para construir su modelo del ADN.

El 25 de abril de 1953, apareció el artículo de Franklin como el tercero de una serie de artículos acerca de la estructura del ADN en la revista *Nature*. Apoyó con evidencia experimental sólida el modelo teórico de Watson y Crick que apareció en el primer artículo de la serie.

Rosalind Franklin murió a los 37 años por cáncer de ovario, probablemente ocasionado por exposición extensa a los rayos X. Como el Premio Nobel no se concede *post mortem*, no compartió los honores concedidos en 1962 a Watson, Crick y Wilkins por su descubrimiento de la estructura del ADN.



Figura 13.11 Rosalind Franklin y su famosa imagen obtenida por difracción de rayos X.

Los óvulos humanos son difíciles de conseguir, de modo que los investigadores de TNCS emplean células humanas adultas y óvulos de vaca enucleados para clonación terapéutica. El ADN nuclear de los óvulos híbridos resultantes es de humano y el citoplasma es de bovino. Recordemos que el citoplasma eucarionte contiene mitocondrias con su propio ADN y se dividen en forma independiente (sección 4.11). Por tanto, las células de embriones que se desarrollan a partir de estos óvulos híbridos contienen ADN tanto humano como de vaca.

¿Por qué opción votarías?

Los clones deformados o no saludables, incluyendo a Dolly (*derecha*) son riesgos inevitables de las investigaciones de clonación. ¿Se debería prohibir la clonación? Ve más detalles en CengageNOW y vota en línea.



Resumen

Sección 13.1 Los experimentos con bacterias y **bacteriófagos** ofrecen evidencia sólida de que el **ácido desoxirribonucleico (ADN)** y no las proteínas, constituye el material genético.

- Usa la animación de CengageNOW para ver experimentos que revelaron las funciones del ADN.

Sección 13.2 Una molécula de ADN consta de dos cadenas de ADN enrolladas formando una doble hélice. Los monómeros de nucleótidos están unidos para formar cada cadena. Un **nucleótido** libre tiene un azúcar de cinco átomos de carbono (desoxirribosa), tres grupos fosfato y una de cuatro bases nitrogenadas, por la cual recibe su nombre: **adenina, timina, guanina o citosina**.

Las bases de las dos cadenas de ADN de la doble hélice se aparean consistentemente de la misma manera: adenina con timina (A-T) y guanina con citosina (G-C). El orden de las bases (la **secuencia** del ADN) varía entre las especies y entre los individuos. El ADN de cada especie tiene secuencias singulares que lo diferencian del ADN de las demás especies.

- Usa la animación de CengageNOW para investigar la estructura del ADN.

Sección 13.3 Una célula replica su ADN antes de que se inicie la mitosis o la meiosis. Por el proceso de **replicación semiconservativa**, una molécula de ADN de doble cadena es copiada, y el resultado son dos moléculas de ADN de doble cadena idénticas a la original. Una cadena de cada molécula es nueva y la otra es la original.

Durante el proceso de replicación, las enzimas desenrollan la doble hélice en diversos puntos de su longitud. La ADN polimerasa emplea cada cadena como patrón para ensamblar nuevas cadenas complementarias de ADN a partir de nucleótidos libres. La síntesis de ADN es discontinua en una de las dos cadenas de la molécula de ADN. La **ADN ligasa** une los segmentos para dar una cadena continua.

Los **mecanismos de reparación del ADN** arreglan el ADN dañado por radiaciones o productos químicos. La verificación que realizan las ADN polimerasas corrigen la mayor parte de los errores de apareamiento de bases. Los errores no corregidos pueden perpetuarse como mutaciones.

- Usa la animación de CengageNOW para ver cómo se replica una molécula de ADN.

Sección 13.4 Varias tecnologías de **clonación reproductiva** producen individuos genéticamente idénticos (clones). En la **transferencia nuclear de células somáticas (TNCS)**, la célula de un adulto se fusiona con un óvulo enucleado. La célula híbrida es tratada con choques eléctricos u otro estímulo que ocasione su división y que comience a desarrollarse en un nuevo indi-

viduo. La TNCS con células humanas, llamada **clonación terapéutica**, produce embriones que se emplean para investigación de células madre.

- Usa la animación de CengageNOW para observar el procedimiento que se empleó para crear a Dolly y a otros clones.

Sección 13.5 La ciencia avanza como esfuerzo comunitario. Lo ideal es que los individuos compartan sus trabajos y el reconocimiento por los logros. Igual que en cualquier tarea humana, no siempre se alcanzan estos ideales.

Autoevaluación

Respuestas en el apéndice III

1. Los bacteriófagos son virus que infectan _____.
2. ¿Cuál de los siguientes *no es* una base nucleotídica del ADN?
 - a. adenina
 - b. guanina
 - c. uracilo
 - d. timina
 - e. citosina
 - f. todas están en el ADN
3. ¿Cuáles son las reglas de apareamiento de bases para el ADN?
 - a. A—G, T—C
 - b. A—C, T—G
 - c. A—U, C—G
 - d. A—T, G—C
4. El ADN de una especie difiere del de otras por su(s) _____.
 - a. azúcares
 - b. fosfatos
 - c. secuencia de bases
 - d. todos los anteriores
5. Cuando se inicia la replicación del ADN _____.
 - a. las dos cadenas de ADN se desenrollan una de otra
 - b. las dos cadenas de ADN se condensan para transferencia de bases
 - c. dos moléculas de ADN se enlazan
 - d. las cadenas antiguas se desplazan para encontrar otras nuevas
6. La replicación del ADN requiere de _____.
 - a. un templado de ADN
 - b. nucleótidos libres
 - c. ADN polimerasa
 - d. todos los anteriores
7. La ADN polimerasa agrega nucleótidos a _____ (elige todas las opciones correctas)
 - a. ADN de doble cadena
 - b. ADN de cadena única
 - c. ARN de doble cadena
 - d. ARN de cadena única
8. Indica la cadena complementaria de ADN que se forma sobre el siguiente fragmento de templado de ADN durante la replicación.
5' -GGTTTCTTCAAGAGA-3'
9. _____ es un ejemplo de clonación reproductiva.
 - a. La transferencia nuclear de célula somática (TNCS)
 - b. La reproducción asexual
 - c. La división artificial del embrión
 - d. a y c
 - e. todos los anteriores

Ejercicio de análisis de datos

La gráfica de la figura 13.12 se reprodujo de la publicación de 1952 de Alfred Hershey y Martha Chase, que demostró que el ADN es el material hereditario de los bacteriófagos. Los datos provienen de los dos experimentos descritos en la sección 13.1, en los que el ADN y las proteínas del bacteriófago fueron marcados de manera radiactiva y a continuación se permitió que infectaran bacterias. Las mezclas de virus y bacterias fueron colocadas en una batidora para desalojar a ambos, y los marcadores fueron observados tanto dentro como fuera de las bacterias.

1. Antes de efectuar el batido, ¿qué porcentaje de ^{35}S estaba fuera de las bacterias? ¿Qué porcentaje estaba en el interior? ¿Qué porcentaje de ^{32}P estaba fuera de las bacterias? ¿Qué porcentaje estaba en el interior?
2. Después de 4 minutos en la batidora, ¿qué porcentaje de ^{35}S estaba fuera de las bacterias? ¿Qué porcentaje estaba en el interior? ¿Qué porcentaje de ^{32}P estaba fuera de las bacterias? ¿Qué porcentaje estaba en el interior?
3. ¿Cómo supieron los investigadores que los radioisótopos del líquido provenían del exterior de las células bacterianas (extracelular) y no de las bacterias que se desprendieron?
4. ¿Cuál fue la concentración extracelular que aumentó más después de batir la mezcla, la de ^{35}S o la de ^{32}P ? El ADN contiene mucho más fósforo que las proteínas; a su vez, las proteínas contienen mucho más azufre que el ADN. ¿Implican esos dos resultados que los virus inyectan ADN o proteínas a las bacterias? Explica tu respuesta.

10. Correlaciona los términos con la respuesta más apropiada.

_____ bacteriófago
 _____ clon
 _____ nucleótido
 _____ purina
 _____ ADN ligasa
 _____ ADN polimerasa
 _____ pirimidina

- a. base nitrogenada, azúcar, grupos fosfato
- b. copia de un organismo
- c. base nucleótido con un anillo de carbono
- d. inyecta ADN a bacterias
- e. llena las brechas, sella las rupturas de una cadena de ADN
- f. base nucleótido con dos anillos de carbono
- g. agrega nucleótidos a una cadena de ADN en crecimiento

■ Visita [CengageNOW](#) para encontrar preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Los experimentos de Matthew Meselson y Franklin Stahl apoyaron el modelo semiconservativo de replicación. Estos investigadores obtuvieron ADN “pesado” al cultivar *Escherichia coli* con ^{15}N , un isótopo radiactivo del nitrógeno. También prepararon ADN “ligero”, al cultivar *E. coli* en presencia del ^{14}N , el isótopo más común. Una técnica disponible les permitió identificar cuáles moléculas replicadas eran pesadas, ligeras o híbridas (con una cadena pesada y otra ligera). Emplea colores distintos para dibujar las cadenas pesada y ligera del ADN. Comenzar con una molécula de ADN que tenga dos cadenas pesadas, muestra la formación de moléculas hijas después de la replicación en un medio que contenga ^{14}N . Muestra las cuatro moléculas de ADN que podrían formarse cuando las moléculas hijas se repliquen una segunda vez en medio de ^{14}N . ¿Serían pesadas, ligeras o mixtas las moléculas de ADN resultantes?

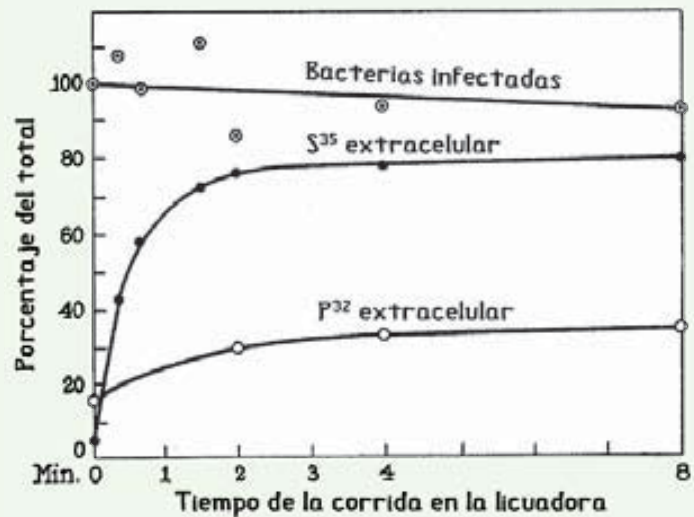


Figura 13.12 Detalle de la publicación de Alfred Hershey y Martha Chase que describe sus experimentos con bacteriófagos. El término “bacterias infectadas” se refiere al porcentaje de bacterias que sobrevivieron en la batidora.

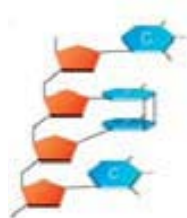
Tomado de la revista *Journal of General Physiology* 36(1), Septiembre 20, 1952. *Independent Functions of Viral Protein and Nucleic Acid in Growth of Bacteriophage.*

2. Las mutaciones son cambios permanentes en la secuencia de bases del ADN de la célula, y constituyen la fuente original de la variación genética y la materia prima de la evolución. ¿Cómo se pueden acumular las mutaciones si las células tienen sistemas de reparación que reparan las modificaciones o rupturas en las cadenas de ADN?

3. Podrían existir millones de mamuts lanudos congelados en el hielo de los glaciales de Siberia. Estos enormes mamíferos, similares a los elefantes, han estado extintos durante aproximadamente diez mil años, pero un equipo de científicos japoneses con fondos privados planea resucitar uno de ellos al clonar el ADN aislado de restos congelados. Indica algunos de los pros y contras, tanto desde el punto de vista técnico como ético, de la clonación de un animal extinto.

4. El xeroderma pigmentoso es un trastorno recesivo autosómico caracterizado por la formación rápida de ampollas en la piel (derecha) que pueden dar lugar a cáncer. Los individuos afectados deben evitar todo tipo de radiaciones, incluyendo la luz solar y la fluorescente. Carecen del mecanismo para afrontar los daños que la luz ultravioleta (UV) provocan sobre las células cutáneas, porque carecen del mecanismo de reparación del ADN que corrige los dímeros de timina. Cuando las bases nitrogenadas del ADN

absorben luz UV, se puede formar un enlace covalente entre dos bases de timina en la misma cadena del ADN (izquierda). El dímero de timina resultante ocasiona que la cadena de ADN se pliegue de manera incorrecta. Propón las posibles consecuencias de la presencia de un dímero de timina durante la replicación del ADN.



Del ADN a las proteínas

IMPACTOS Y PROBLEMAS

La ricina y los ribosomas

La ricina es una proteína altamente tóxica. Está presente en todos los tejidos de la planta de aceite de castor (*Ricinus communis*), que es la fuente del aceite de ricino que constituye un ingrediente de muchos plásticos, cosméticos, pinturas, textiles y adhesivos. El aceite (y la ricina) está más concentrado en los frijoles de aceite de ricino (figura 14.1), pero la ricina se deshecha cuando se extrae el aceite.

La inyección de una dosis de ricina de sólo algunos granos de esa sal, puede provocar la muerte de un adulto. Inhalada o ingerida requiere mayor cantidad. Sólo el plutonio y la toxina de botulismo son más mortales. No hay un antídoto para la misma.

Los efectos mortales de la ricina se conocían desde 1888, pero en la actualidad su uso como arma está prohibido en la mayoría de los países por el Protocolo de Ginebra. No se requieren destrezas especiales ni equipo para fabricar la toxina a partir de materia prima que se obtiene con facilidad, de modo que es imposible controlar su producción. Por tanto, la ricina aparece periódicamente en las noticias.

Por ejemplo, cuando la Guerra Fría estaba en su apogeo, el escritor búlgaro Georgi Markov escapó a Inglaterra y trabajaba como periodista para la BBC. Mientras esperaba el camión en una calle de Londres, un asesino empleó la punta de una sombrilla modificada para introducir una pelota pequeña que contenía ricina en la pierna de Markov, quien tres días más tarde agonizaba.

En el 2003, la policía respondió a datos de espionaje y entró por la fuerza a un apartamento de Londres, donde encontraron

material de laboratorio y frijoles de aceite de ricino. Se encontraron trazas de ricina en la sala de correos del Senado de Estados Unidos y en un edificio del Departamento de Estado, así como en un sobre dirigido a la Casa Blanca. En 2005, el FBI arrestó a un hombre que tenía frijoles de aceite de ricino y un rifle de asalto ocultos en su casa en Florida. También se publicó en las noticias el encuentro de tarros de alimento de plátano para bebé mezclado con frijoles de aceite de ricino molidos en 2005. En 2006, la policía encontró bombas tipo pipa y un tarro de alimento para bebé lleno de ricina en un cobertizo de cierto hombre de Tennessee. En 2008, se encontraron frijoles de ricino, armas de fuego y varios frascos de ricina en la habitación de un motel de Las Vegas después de que su ocupante fue hospitalizado por la exposición a la ricina.

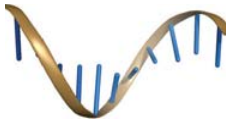
La ricina es tóxica porque inactiva los ribosomas, organelos que ensamblan los aminoácidos para producir proteínas en todas las células. Las proteínas son críticas para todos los procesos vitales. Las células que no pueden sintetizarlas mueren muy rápido. Quien inhala ricina por lo regular muere de presión arterial baja e insuficiencia respiratoria pocos días después de la exposición.

En este capítulo estudiaremos de qué manera la información codificada por un gen se transforma en un producto genético, ya sea ARN o una proteína. Aunque es muy poco probable que tus ribosomas queden expuestos alguna vez a la ricina, es conveniente estudiar la síntesis de proteínas, ya que permite que tanto tú como otros organismos continúen vivos.



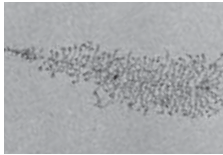
¡Mira el video! Figura 14.1 Izquierda, modelo de la ricina. Una de sus cadenas polipeptídicas (verde) ayuda a que la ricina penetre en las células vivas. La otra cadena (marrón) destruye la capacidad de síntesis de proteínas de la célula. La ricina es una glucoproteína; se muestran los azúcares unidos con la proteína. Derecha, semillas de la planta de aceite de ricino, fuente de la ricina, capaz de destruir los ribosomas.

Conceptos básicos



Del ADN al ARN y a las proteínas

Las proteínas consisten de cadenas de polipéptidos. Estas cadenas son secuencias de aminoácidos que corresponden a secuencias de bases nucleotídicas del ADN llamadas genes. La trayectoria que conduce de los genes a las proteínas es de dos pasos: transcripción y traducción. [Sección 14.1](#)



Del ADN al ARN: la transcripción

Durante la transcripción, una cadena de la doble hélice del ADN actúa como molde para que se ensamble una sola cadena complementaria de ARN (un transcrito). Cada transcrito es una copia de ARN de un gen. [Sección 14.2](#)

	CUU	CCU	CAU
C	CUC	CCC	CAC
	CUA	CCA	CAA
	CUG	CCG	CAG

ARN

El ARN mensajero (ARNm) lleva las instrucciones del ADN para sintetizar proteínas. Su secuencia de nucleótidos es leída cada tres bases. Sesenta y cuatro tripletes de bases de ARNm (codones) constituyen el código genético. Otros dos tipos de ARN interactúan con el ARNm durante la traducción de ese código. [Sección 14.3](#)



Del ARN a las proteínas: la traducción

La traducción es un proceso energéticamente demandante, durante el cual, una secuencia de codones del ARNm es convertido a una secuencia de aminoácidos en una cadena de polipéptidos. [Sección 14.4](#)



Mutaciones

Pequeños y permanentes cambios en la secuencia de nucleótidos del ADN pueden deberse a errores durante la replicación, a la actividad de elementos transponibles, o la exposición a riesgos ambientales. Dichas mutaciones pueden modificar el producto de un gen. [Sección 14.5](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Este capítulo aumentará tu comprensión de las reacciones enzimáticas (sección 3.2) y de la energía del metabolismo (6.2). Verás cómo la información codificada en los ácidos nucleicos (3.7) se utiliza para sintetizar proteínas (3.5, 3.6).
- Emplearás tus conocimientos sobre los genes (11.1) y el apareamiento de bases (13.2) para entender la transcripción, y las múltiples características en común que ésta tiene con la replicación del ADN (13.3).
- Una revisión de la formación de enlaces peptídicos (3.5) te será de ayuda para aprender acerca de la traducción.
- En la última sección de este capítulo se describen las mutaciones (1.4): su base molecular, la manera en que son provocadas por ciertos factores ambientales (2.3, 6.3, 7.1) y algunas de sus consecuencias (9.5, 12.2).

¿Por qué opción votarías? La exposición accidental a la ricina es poco probable, pero los terroristas pueden intentar contaminar los alimentos o suministros de agua con ella. Los investigadores han desarrollado una vacuna contra la ricina. ¿Te gustaría vacunarte? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

14.1 El ADN, el ARN y la expresión génica

- La transcripción transforma la información de un gen a ARN; la traducción convierte la información del ARNm a proteínas.
- Conexiones con Reacciones enzimáticas 3.2, Proteínas 3.5, Nucleótidos 3.7, Genes 11.1, Replicación del ADN 13.3.

La naturaleza de la información genética

El ADN de una célula contiene toda su información genética, pero ¿cómo transforma la célula esa información a componentes estructurales y funcionales? Comencemos por la propia naturaleza de la información.

El ADN es como un libro, una enciclopedia que contiene todas las instrucciones para construir un nuevo individuo. Ya conoces el alfabeto para escribir ese libro, las cuatro letras: A, T, G y C, para las cuatro bases de nucleó-

tidos adenina, timina, guanina y citosina. Cada cadena de ADN consta de una cadena de esos cuatro tipos de nucleótidos. Su orden lineal o la secuencia de las cuatro bases en la cadena es la información genética. Ésta ocurre en subconjuntos llamados genes, que son las “unidades de la herencia” de Mendel acerca de las cuales hablamos en el capítulo 11.

Transformación de un gen en ARN

Convertir la información codificada por un gen en un producto se inicia con la síntesis del ARN o **transcripción**. En este proceso, las enzimas emplean la secuencia de nucleótidos de un gen como patrón para sintetizar una cadena de ARN (ácido ribonucleico):

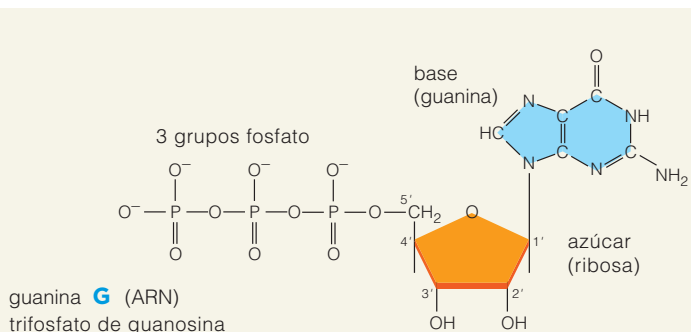


Con excepción del ARN de doble cadena que constituye el material genético de algunos tipos de virus, el ARN suele ser de cadena única. Una cadena de ARN es estructuralmente semejante a una cadena única de ADN. Por ejemplo, ambas son cadenas formadas por cuatro tipos de nucleótidos. Al igual que un nucleótido del ADN, un nucleótido del ARN tiene tres grupos fosfato, un azúcar ribosa, y una de las cuatro bases. Sin embargo, los nucleótidos de ADN y de ARN difieren un poco. Tres de las bases (adenina, citosina y guanina) son iguales en los nucleótidos de ADN y ARN, pero la cuarta base en el ARN es uracilo, no timina, y el azúcar ribosa difiere en el ARN (figura 14.2).

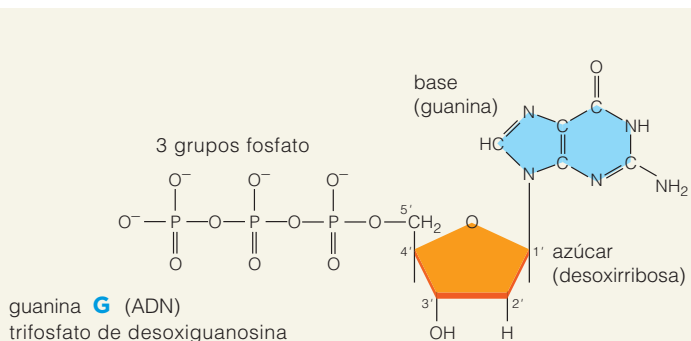
A pesar de estas pequeñas diferencias en estructura, el ADN y el ARN tienen funciones muy distintas (figura 14.3). El único papel del ADN es almacenar la información hereditaria de la célula. En contraste, una célula transcribe varios tipos de ARN, cada uno con una función distinta. Los microARN son importantes en el control de los genes, tema del próximo capítulo. Tres tipos de ARN juegan distintos papeles en la síntesis de proteínas. El **ARN ribosomal (ARNr)** es el principal componente estructural de los ribosomas, estructuras protéicas sobre las cuales se sintetizan las cadenas polipeptídicas (secciones 4.4 y 4.6). El **ARN de transferencia (ARNt)** lleva aminoácidos a los ribosomas, uno a uno, en el orden que especifica el **ARN mensajero (ARNm)**.

Transformación del ARNm en proteínas

El ARNm es el único tipo de ARN que porta la información para la síntesis de proteínas, codificada dentro de su propia secuencia por conjuntos de tres bases de nucleótidos, que actúan como “palabras genéticas” que se siguen una a otra a lo largo del ARNm. Igual que las palabras de una oración, una serie de palabras genéticas pueden formar un paquete de información con significado, en este caso, la secuencia de aminoácidos de una proteína.



A La guanina, uno de los cuatro nucleótidos del ARN. Los demás (adenina, uracilo y citosina) difieren únicamente en sus bases componentes. Tres de las cuatro bases de los nucleótidos del ARN son idénticas a las bases de los nucleótidos del ADN.



B Observa el nucleótido de ADN llamado guanina. La única diferencia estructural entre las versiones de guanina en el ARN y el ADN (o de adenina o citosina) es el grupo funcional del carbono 2' del azúcar.

Figura 14.2 Comparación de ribonucleótidos y nucleótidos.

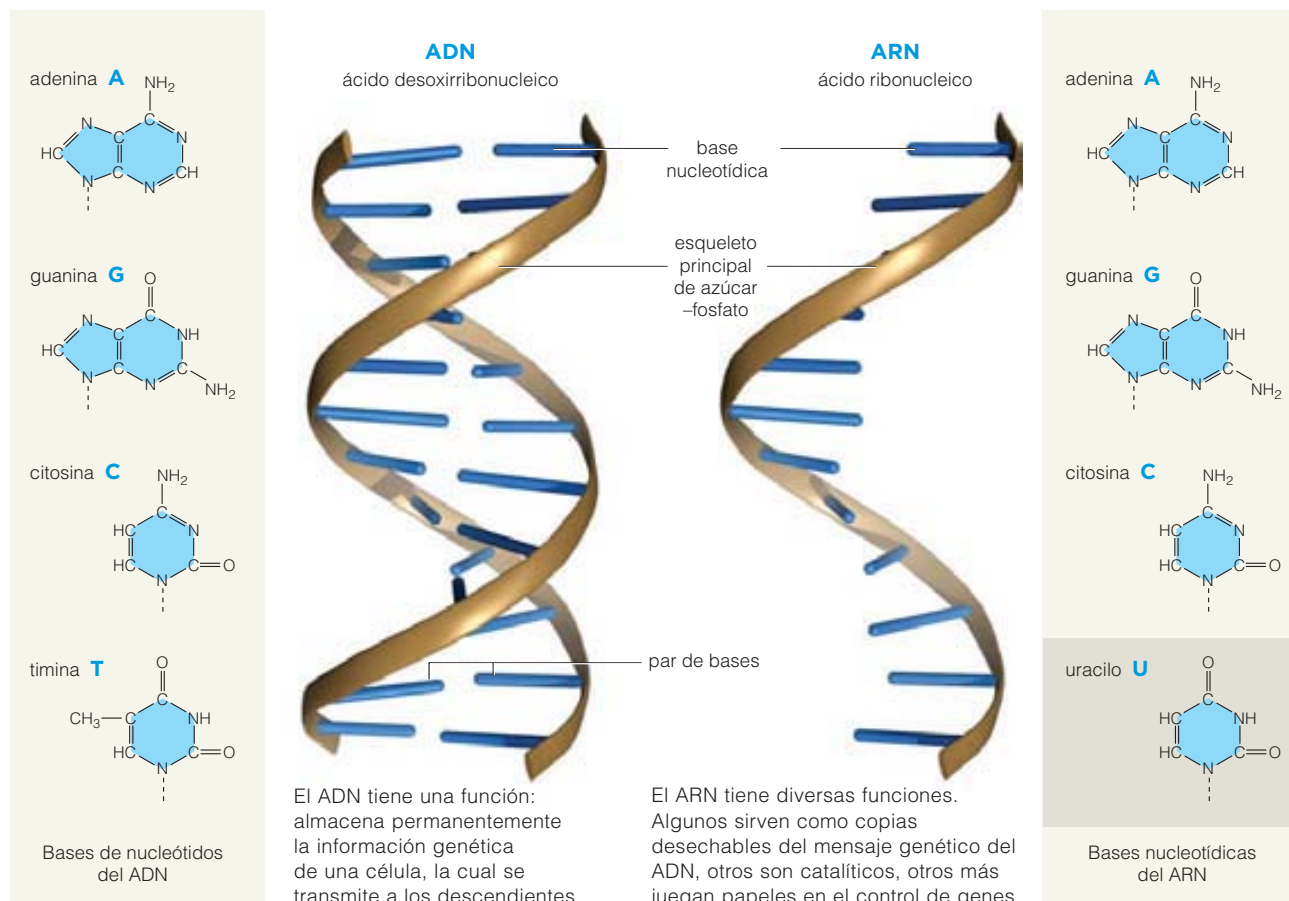


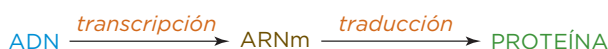
Figura 14.3 Comparación de ADN y ARN.

Mediante el proceso de **traducción** se decodifica (traduce) la información contenida en el ARNm para la síntesis de una secuencia de aminoácidos. El resultado es una cadena polipeptídica que se enrolla y pliega formando así una proteína:



En las secciones 14.3 y 14.4 se describe cómo interactúan el ARNr y el ARNt para traducir la secuencia de tripletes de bases del ARNm en la secuencia de aminoácidos de una proteína.

Los procesos de transcripción y traducción son parte de la **expresión génica**, proceso de pasos múltiples por los cuales la información genética codificada por un gen se transforma en una parte estructural o funcional de la célula o el cuerpo:



La secuencia del ADN de una célula contiene toda la información necesaria para sintetizar las moléculas de la vida. Cada gen codifica un ARN, y los distintos tipos de ARN interactúan para ensamblar proteínas a partir de aminoácidos (sección 3.5). Las proteínas (enzimas) pueden ensamblar lípidos y carbohidratos complejos a partir de bloques constitutivos simples (sección 3.2), replicar el ADN (sección 13.3) y fabricar ARN, como veremos en la siguiente sección.

Para repasar en casa

¿Cuál es la naturaleza de la información genética que porta el ADN?

- La secuencia de nucleótidos de un gen codifica instrucciones para sintetizar un ARN o un producto protéico.
- Una célula transcribe la secuencia de nucleótidos de un gen a ARN.
- Aunque el ARN es estructuralmente semejante a una cadena única de ADN, los dos tipos de moléculas difieren funcionalmente.
- El ARN mensajero (ARNm) lleva un código de síntesis de proteínas en su secuencia de nucleótidos. Los ARNt y los ARNr interactúan para traducir esa secuencia en una proteína.

14.2 Transcripción de ADN a ARN

- La ARN polimerasa enlaza nucleótidos de ARN para formar una cadena, en el orden especificado por la secuencia de bases de un gen.
- Una nueva cadena de ARN es complementaria en secuencia a la cadena de ADN, a partir de la cual se transcribió.
- Conexiones con Apareamiento de bases 13.2, Replicación del ADN 13.3.

Comparación de replicación y transcripción del ADN

Recordemos que la replicación del ADN se inicia con una doble hélice de ADN y termina con dos dobles hélices de ADN (sección 13.3). Estas dos dobles hélices son idénticas a la molécula original porque el proceso de replicación del ADN sigue reglas de apareamiento de bases. Un nucleótido puede agregarse a una cadena de ADN en crecimiento sólo si su base se aparea con el nucleótido correspondiente de la cadena original: G se aparea con C, y A se aparea con T (sección 13.2 y figura 14.4a).

Las mismas reglas de apareamiento de bases rigen la síntesis del ARN en la transcripción. Una cadena de ARN estructuralmente es tan similar a la cadena de ADN, que las dos pueden presentar apareamiento de bases y su secuencia de nucleótidos son complementarias. En estas moléculas híbridas, G se aparea con C, y A se aparea con U (uracilo) (figura 14.4b).

Durante la transcripción, una cadena de ADN actúa como un molde sobre el cual se ensambla una cadena de ARN (un transcrito) a partir de nucleótidos de ARN. Un nucleótido puede agregarse a una cadena de ARN en crecimiento sólo cuando es complementario el nucleótido correspondiente a la cadena original de ADN: G se aparea con C, y A se aparea con U. De este modo, cada nuevo

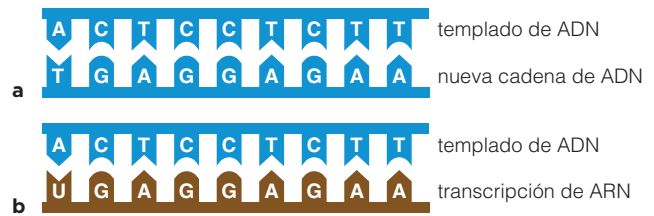


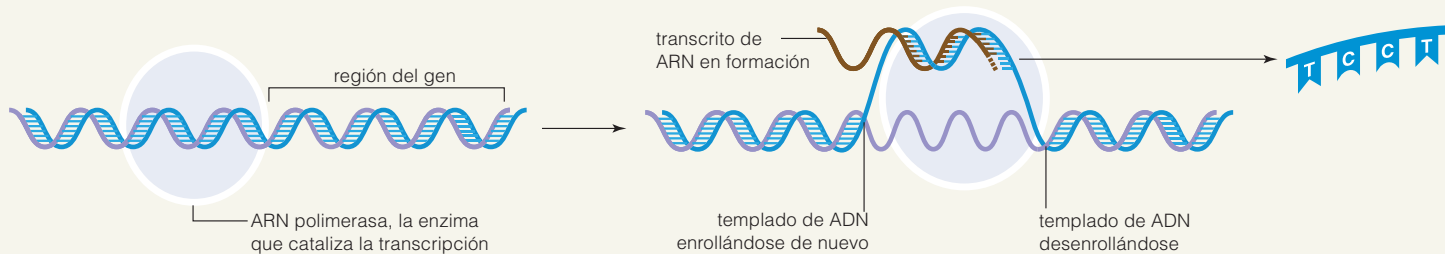
Figura 14.4 Apareamiento de bases durante (a) la síntesis de ADN y (b) la transcripción.

ARN es complementario en secuencia a la cadena de ADN que sirvió como su molde. Igual que en la replicación de ADN, cada nucleótido suministra la energía para unirse al extremo de la cadena en crecimiento.

La transcripción es similar a la replicación del ADN, porque una cadena de un ácido nucleico sirve como molde para la síntesis de otro. Sin embargo, en contraste con la replicación del ADN, sólo parte de una cadena de ADN, no toda la molécula, se emplea como molde para la transcripción. La enzima **ARN polimerasa**, no la ADN polimerasa, suman nucleótidos al extremo de un transcrito en crecimiento. Además, la transcripción da lugar a una cadena única de ARN, no a dos dobles hélices de ADN.

El proceso de transcripción

La transcripción se inicia con un cromosoma, el cual es una molécula de ADN de doble hélice. El proceso comienza cuando una ARN polimerasa y varias proteínas reguladoras se unen a un sitio de enlace específico sobre el ADN



A La ARN polimerasa se enlaza a un promotor del ADN, junto con proteínas regulatorias. El enlace ubica a la polimerasa cerca de un gen del ADN.

En la mayoría de los casos, la secuencia de nucleótidos de un gen ocurre únicamente sobre una de las dos cadenas de ADN. Sólo la cadena complementaria se traducirá a ARN.

B La polimerasa comienza a desplazarse a lo largo del ADN y a desenrollarlo. Al hacerlo, enlaza nucleótidos de ARN en una cadena de ARN en el orden especificado por la secuencia de bases del ADN.

La doble hélice del ADN vuelve a enrollarse después de que la polimerasa pasa por ella. Por su apariencia, la estructura de la molécula "abierta" de ADN en el sitio de transcripción es llamado horquilla de transcripción.

Figura 14.5 Animada Transcripción.

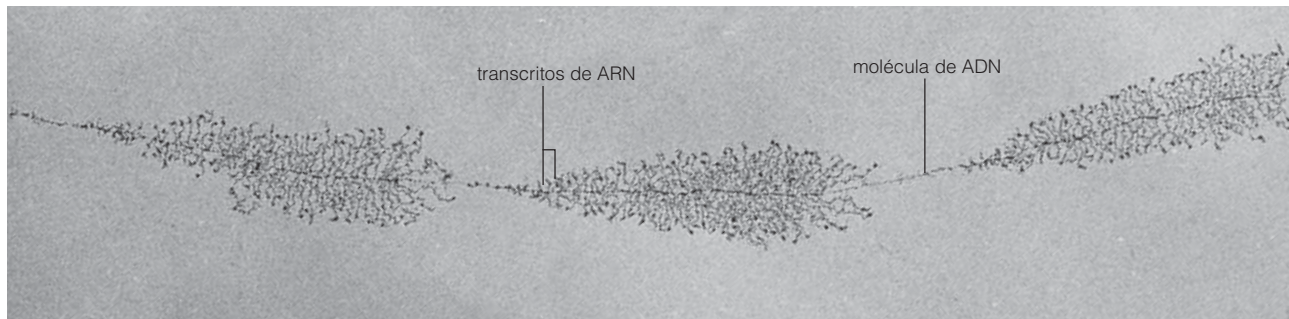


Figura 14.6 Por lo regular, muchas ARN polimerasas transcriben simultáneamente un mismo gen, con lo que producen una estructura de conglomerado a menudo llamada “árbol de Navidad” por su forma. En este caso, tres genes que se encuentran uno junto a otro sobre el mismo cromosoma están siendo transcritos.

llamado **promotor** (figura 14.5a). El enlace ubica la polimerasa en el sitio de inicio de la transcripción cerca de un gen. La polimerasa comienza a desplazarse a lo largo del ADN en sentido de 5' a 3' sobre el gen (figura 14.5b). A medida que se desplaza, la polimerasa desenrolla la doble hélice un poco para que pueda “leer” la secuencia de bases de la cadena de ADN no codificante (la cadena complementaria). La polimerasa une nucleótidos de ARN libres a la cadena, en el orden que dicta esa secuencia de ADN. Igual que en la replicación del ADN, la síntesis es direccional: una ARN polimerasa agrega nucleótidos únicamente en el extremo 3' del extremo de una cadena de ARN en crecimiento.

Cuando la polimerasa llega al final del gen, el ADN y la nueva cadena de ARN son liberadas. La ARN polimerasa siguió reglas de apareamiento de bases, de modo que la nueva cadena de ARN tiene una secuencia de bases complementaria a la de la cadena de ADN a partir de la cual

Investiga: ¿Las polimerasas que transcriben esta molécula de ADN se mueven de izquierda a derecha o de derecha a izquierda?

Respuesta: de izquierda a derecha

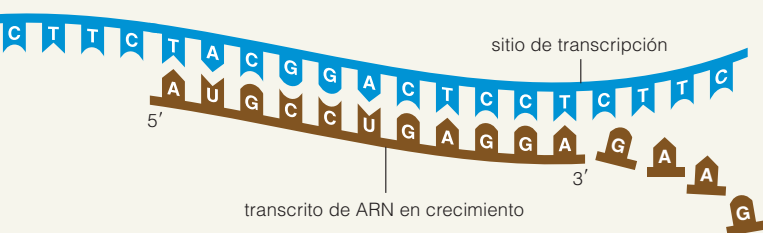
se transcribió (figura 14.5c,d). Es una copia de un gen en ARN.

A menudo, muchas polimerasas transcriben determinada región de un gen al mismo tiempo, de modo que se producen muchas nuevas cadenas de ARN con rapidez (figura 14.6).

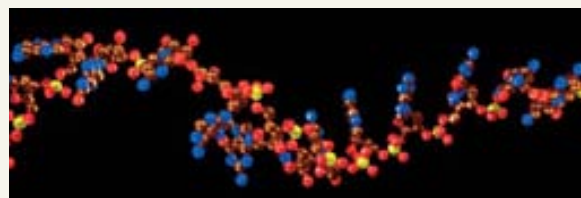
Para repasar en casa

¿Cómo se ensambla el ARN?

- En la transcripción, la ARN polimerasa emplea la secuencia de nucleótidos de una región de un gen en un cromosoma como template para ensamblar una cadena de ARN.
- La nueva cadena de ARN es una copia del gen a partir del cual fue transcrita.



C ¿Qué ocurrió con la región del gen? La ARN polimerasa catalizó el enlace covalente de muchos nucleótidos entre sí para formar una cadena de ARN. La secuencia de bases en la nueva cadena de ARN es complementaria a la secuencia de bases de su patrón de ADN: una copia del gen.



D Parte superior, al final de la región del gen, el último tramo del nuevo transcrito se desenrolla y se desprende del template de ADN. Inferior, modelo de bolas y palos de una cadena de ARN.

14.3 El ARN y el código genético

■ Los triplete de bases del ARNm son las palabras del mensaje que construirá una proteína. Otros dos tipos de ARN (ARNr y el ARNt) traducen dichas palabras en una cadena de polipéptido.

Modificaciones postranscripcionales

En los eucariontes, la transcripción tiene lugar en el núcleo, donde el nuevo ARN se modifica antes de ser enviado al citoplasma. Del mismo modo que el sastre corta los hilos flojos o agrega lazos a un vestido antes de que salga de la tienda, las células eucariontes llevan su ARN al sastre antes de que salga del núcleo.

Por ejemplo, la mayor parte de los genes eucariontes contienen **intrones**, secuencias de nucleótidos que son retiradas del nuevo ARN. Los intrones están intercalados con los **exones**, secuencias que permanecen en el ARN (figura 14.7). Los intrones son transcritos junto con los exones, pero retirados antes de que el ARN salga del núcleo. Todos los exones permanecen en el ARN maduro, o bien algunos son retirados y el resto se empalma en diversas combinaciones mediante el proceso de *splicing* (*corte y unión de exones y eliminación de intrones*). Por este **splicing alternativo**, un gen puede codificar diferentes proteínas.

Nuevos transcritos que se transformarán en el ARNm se modifican después del *splicing*. Una caperuza (*cap*) de guanina modificada se une al extremo 5' de cada una. Más tarde, esta caperuza ayudará a que el ARNm se enlace con un ribosoma. También se agrega una cola de 50 a 300 adeninas en el extremo 3' del nuevo ARNm; de allí su nombre, cola poli-A.

El ARNm: el mensajero

El ADN almacena información hereditaria sobre las proteínas, pero para sintetizar esas proteínas requiere de ARNm, ARNt y ARNr. Los tres tipos de ARN interactúan para traducir la información del ADN a una proteína.

El ARNm es una copia desechable de un gen; su tarea es llevar información del ADN para construir proteínas a

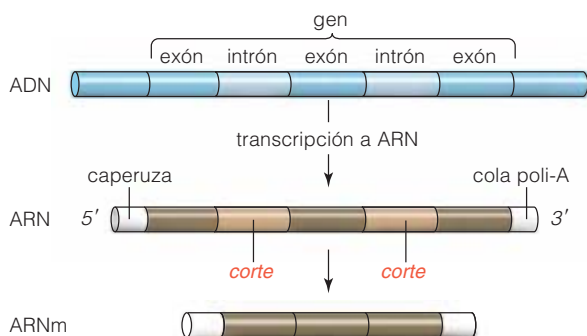


Figura 14.7 Animada La modificación postranscripcional del ARN en el núcleo. Se retiran los intrones, se empalman los exones. Un ARNm también recibe una cola poli-A y una caperuza de guanina modificada.

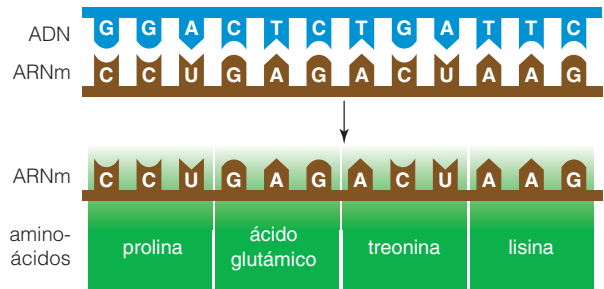


Figura 14.8 Ejemplo de correspondencia entre el ADN y las proteínas. Una cadena de ADN se transcribe en ARNm, y los codones del ARNm especifican una cadena de aminoácidos.

los otros dos tipos de ARN para su traducción. Igual que si fueran oraciones, el mensaje genético que lleva el ARNm puede ser entendido por los que saben ese idioma. Cada ARNm es una secuencia lineal de "palabras" genéticas, todas escritas en un alfabeto de sólo cuatro nucleótidos. Cada "palabra" mide tres nucleótidos de largo, y cada una es un código (un **codón**) para determinado aminoácido. Un codón sigue a otro a lo largo del ARNm. Así, el orden de codones del ARNm determina el orden de aminoácidos en la cadena polipeptídica que se traducirá a partir de él (figura 14.8).

Con cuatro distintos nucleótidos posibles en cada una de tres posiciones, hay un total de 64 (o sea, 4^3) codones de ARNm. Colectivamente, los codones constituyen el **código genético** (figura 14.9). Cuál de los cuatro nucleótidos será el primero, el segundo y el tercero en un triplete determina el aminoácido que especifica dicho codón. Por ejemplo, el codón AUG (adenina-uracilo-guanina) codifica el aminoácido metionina, y UGG codifica al triptófano. Hay muchos más codones de los necesarios para especificar los 20 tipos de aminoácidos que se encuentran en las proteínas. La mayoría de los aminoácidos son codificados por más de un codón. Por ejemplo, GAA y GAG codifican al ácido glutámico.

Algunos codones indican el inicio y el fin de un gen. En la mayoría de las especies, el primer AUG especifica el inicio de la traducción (es un codón de inicio). AUG también codifica para la metionina, por lo que ésta siempre es el primer aminoácido en los nuevos polipéptidos de este tipo de organismos. UAA, UAG y UGA no codifican ningún aminoácido, sino que son señales que detienen la traducción, son codones de término. El codón de término marca el final de la secuencia codificante del ARNm.

El código genético es altamente conservado, lo cual significa que muchos organismos emplean el mismo código y tal vez siempre lo hayan hecho. Los procariontes y algunos protistas tienen algunos codones que varían, igual que las mitocondrias y los cloroplastos. Esta variación fue un indicio que condujo a la teoría de cómo evolucionaron los organelos, la cual se discute en la sección 20.4.

primera base	segunda base				tercera base
	U	C	A	G	
U	UUU } phe	UCU } ser	UAU } tyr	UGU } cyst	U
	UUC	UCC	UAC	UGC	C
	UUA } leu	UCA	UAA STOP	UGA STOP	A
	UUG	UCG	UAG STOP	UGG trp	G
C	CUU } leu	CCU } pro	CAU } his	CGU } arg	U
	CUC	CCC	CAC	CGC	C
	CUA	CCA	CAA } gln	CGA	A
	CUG	CCG	CAG	CGG	G
A	AUU } ile	ACU } thr	AAU } asn	AGU } ser	U
	AUC	ACC	AAC	AGC	C
	AUA } met	ACA	AAA } lys	AGA } arg	A
	AUG	ACG	AAG	AGG	G
G	GUU } val	GCU } ala	GAU } asp	GGU } gly	U
	GUC	GCC	GAC	GGC	C
	GUA	GCA	GAA } glu	GGA	A
	GUG	GCG	GAG	GGG	G

Figura 14.9 Animada Los 64 codones del código genético. En la columna de la izquierda se indica la primera base del codón. En la fila superior se muestra la segunda, y en la columna de la derecha, la tercera. En el apéndice V se muestran los aminoácidos. **Investiga:** ¿Qué codones especifican al aminoácido lisina (lys)?

Respuesta: AAA y AAG

ARNr y ARNt: los traductores

Un ribosoma tiene una subunidad grande y otra pequeña. Cada uno consta de proteínas y ARNr (figura 14.10). El ARNr es uno de los pocos ejemplos de ARN que posee actividad enzimática: el ARNr de un ribosoma, no la proteína, cataliza la formación de un enlace peptídico entre aminoácidos.

Como veremos en la siguiente sección, dos subunidades ribosomales convergen como un ribosoma intacto sobre un ARNm durante la traducción. Los ARNt llevan aminoácidos a este complejo. El ARNt tiene dos sitios de enlace: uno de ellos es un **anticodón**, un triplete de nucleótidos que efectúan apareamiento de bases con un codón del ARNm (figura 14.11). El otro se enlaza con un aminoácido libre, aquel especificado por el codón.

Algunos ARNt pueden permitir apareamiento de bases con más de un tipo de codón. Por ejemplo, los codones AUU, AUC y AUA especifican a la isoleucina; un ARNt que transporta isoleucina puede efectuar apareamiento de bases con todos ellos.

Como veremos en la siguiente sección, los ARNt llevan aminoácidos uno tras otro a un complejo de ribosoma-



Figura 14.10 El ribosoma consta de una subunidad grande y otra pequeña. Observa el túnel al interior de la subunidad grande. Los componentes de ARNr del ribosoma (*marrón*) catalizan el ensamblaje de las cadenas polipeptídicas, que pasan por este túnel a medida que se forman. Se muestra un ARNm (*rojo*) unido con la subunidad pequeña.

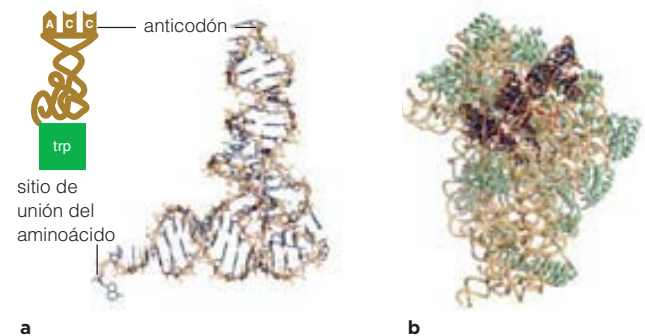


Figura 14.11 ARNt. (a) Modelos del ARNt que lleva el aminoácido triptófano. Cada anticodón del ARNt es complementario a un codón de ARNm. Cada uno también lleva el aminoácido que especifica ese codón. (b) Durante la traducción, los ARNt se anclan sobre un ribosoma intacto. Aquí, tres ARNt (*marrón*) están anclados en la subunidad ribosomal pequeña (no se muestra la subunidad grande, para mayor claridad). Los anticodones de los ARNt se alinean con los codones complementarios en el ARNm (*rojo*).

ARNm durante la traducción. El orden de codones en el ARNm es el mismo en el cual los ARNt aportan su carga de aminoácidos a los ribosomas. A medida que llegan los aminoácidos, el ribosoma los une a través de enlaces peptídicos formando una nueva cadena de polipéptidos (sección 3.5). De este modo, el orden de codones en el ARNm, el mensaje para sintetizar proteínas del ADN, se traduce en una proteína.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las funciones del ARNm, ARNt y ARNr?

- Las bases de nucleótidos del ARNm se "leen" en conjuntos de tres durante la síntesis de proteínas. La mayor parte de estos tripletes de bases (codones) codifican aminoácidos. El código genético abarca los 64 codones.
- El ARNt tiene un anticodón complementario al codón del ARNm, y tiene un sitio de enlace para el aminoácido que especifica ese codón. Los ARNt llevan aminoácidos a los ribosomas.
- Los ribosomas, que constan de dos subunidades de ARNr y proteínas, enlazan aminoácidos a cadenas polipeptídicas.

14.4 Traducción: del ARN a la proteína

- En la traducción se transforma la información que porta el ARNm en una nueva cadena polipeptídica.
- El orden de los codones en el ARNm determina el orden de los aminoácidos en la cadena polipeptídica.
- Conexiones con Enlaces peptídicos 3.5, Energía en el metabolismo 6.2.

La traducción, segunda parte de la síntesis de proteínas, tiene lugar en el citoplasma de todas las células. Ocurre en tres etapas: inicio, elongación y terminación.

La etapa de inicio comienza cuando una subunidad ribosomal pequeña se enlaza con un ARNm. A continuación, el anticodón de un ARNt iniciador especial se aparea con el primer codón AUG del ARNm. Después, una subunidad ribosomal grande se une a la subunidad pequeña. Este complejo recibe el nombre de complejo de iniciación (figura 14.12a,b).

En la etapa de elongación, el ribosoma ensambla una cadena de polipéptido al desplazarse a lo largo del ARNm, tejiendo dicha cadena entre sus dos subunidades. El ARNt iniciador lleva el aminoácido metionina, de modo que el primer aminoácido de la nueva cadena de polipéptido es la metionina. Otros ARNt llevan aminoácidos sucesivos al complejo a medida que sus anticodones se aparean con los codones del ARNm, uno tras otro. El ribosoma une cada aminoácido con el extremo de la cadena de polipéptido en crecimiento a través de un enlace peptídico (figura 14.12c-e y sección 3.5).

La terminación ocurre cuando el ribosoma encuentra el codón de término en el ARNm. Proteínas llamadas factores de liberación reconocen este codón y se enlazan con el ribosoma. Este enlace desencadena una actividad enzimática que libera el ARNm y la cadena polipeptídica del ribosoma (figura 14.12f).

En células que fabrican mucha proteína, se pueden formar nuevos complejos de iniciación sobre un ARNm antes de que otros ribosomas terminen de traducirlo. Muchos ribosomas pueden traducir en forma simultánea el mismo ARNm, caso en el cual se les llama polisomas (*izquierda*). La transcripción y la traducción ocurren en el citoplasma de los procariontes, y estos procesos ocurren casi al mismo tiempo y en el mismo lugar. Como la traducción se inicia antes que la transcripción termine, en estas células aparece con frecuencia un “árbol de Navidad” de transcripción (figura 14.6) decorado con “esferas” de polisomas.

La traducción es un proceso de biosíntesis que requiere mucha energía para realizarse (sección 6.2). Esa energía se suministra principalmente en forma de transferencias de grupo fosfato del nucleótido GTP del ARN (figura 14.2a). GTP es la “tapa” de los ARNm eucariontes, y su hidrólisis también alienta la formación del complejo de iniciación, el enlace de ARNt con el ribosoma, el desplazamiento del ribosoma a lo largo del ARNm, la formación de enlaces peptídicos y la liberación de las subunidades ribosomales del ARNm durante la terminación. Se emplea ATP para enlazar aminoácidos a los ARNt libres.

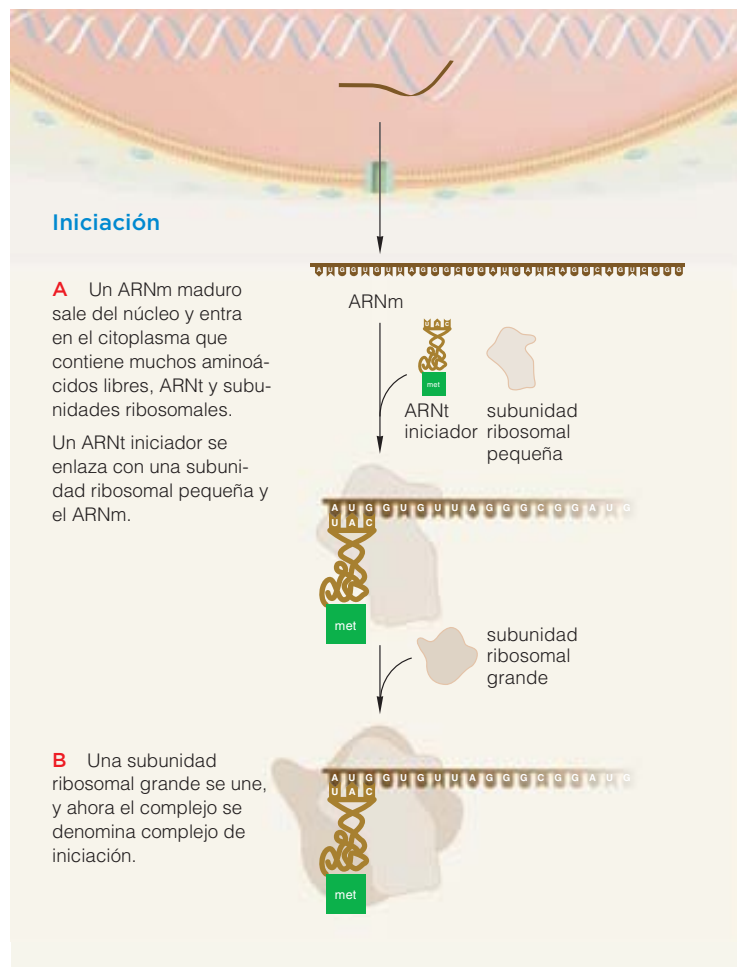


Figura 14.12 Animada Un ejemplo de traducción como ocurre en las células eucariontes.

(a,b) En la iniciación, un ARNm, un ribosoma intacto y un ARNt iniciador forman un complejo de iniciación.

(c-e) En la elongación, la nueva cadena polipeptídica crece conforme el ribosoma cataliza la formación de enlaces peptídicos entre los aminoácidos aportados por los ARNt.

(f) En la terminación, el ARNm y la nueva cadena de polipéptido son liberados, y el ribosoma se desensambla.

Para repasar en casa

¿Cómo se traduce un ARNm a proteína?

- La traducción es un proceso que requiere energía y se inicia cuando un ARNm se une con un ARNt iniciador y dos subunidades ribosomales.
- Los ARNt aportan aminoácidos al complejo en el orden que dictan los codones sucesivos del ARNm. Al llegar al ribosoma, éste une cada uno al extremo de la cadena polipeptídica.
- La traducción termina cuando el ribosoma encuentra un codón de término en el ARNm.

Elongación

C Un ARNt iniciador carga con el aminoácido metionina, por lo que éste será el primer aminoácido del nuevo polipéptido. Un segundo ARNt se enlaza con el segundo codón del ARNm (en este caso es GUG, de modo que el ARNt que se enlaza lleva el aminoácido valina).



D El primer ARNt es liberado y el ribosoma se mueve al siguiente codón del ARNm. Un tercer ARNt se enlaza con el tercer codón del ARNm (en este caso UUA, de modo que el ARNt lleva el aminoácido leucina).



E El segundo ARNt es liberado y el ribosoma se mueve al siguiente codón. Un cuarto ARNt se enlaza con el cuarto codón de ARNm (que aquí es GGG, de modo que el ARNt lleva el aminoácido glicina).



Terminación

F Se repiten los pasos **d** y **e** una y otra vez hasta que el ribosoma encuentra un codón de término en el ARNm. La transcripción de ARNm y el nuevo polipéptido son liberados del ribosoma. Las dos unidades ribosomales se separan una de otra. Así termina la traducción. La cadena se unirá a la reserva de proteínas en el citoplasma o entrará al retículo endoplásmico rugoso del sistema endomembranal (sección 4.9).



- Cuando la secuencia de nucleótidos de un gen cambia, puede dar lugar a un producto genético alterado con efectos nocivos.
- Conexiones con Mutación 1.4, Electrones 2.3, Estructura de la proteínas 3.6, Radicales libres 6.3, Energía radiante 7.1, Cáncer 9.5, Enfermedad de Huntington 12.2, Replicación del ADN 13.3.

Ya hemos mencionado de manera repetida el daño que las mutaciones pueden provocar, y hemos hecho referencia a éstas como la materia prima de la evolución. Las mutaciones son cambios a pequeña escala en la secuencia de nucleótidos del ADN de la célula. Uno o más nucleótidos pueden ser sustituidos por otro o se pierden, o bien se insertan otros. Dichos cambios pueden alterar las instrucciones genéticas codificadas en el ADN y obtener un producto genético alterado. Recuerda que como más de un codón puede codificar el mismo aminoácido, las células tienen cierto margen de seguridad. Por ejemplo, una mutación que modifique UCU por UCC en un ARNm quizá no tenga efecto posterior, ya que ambos codones codifican a la serina. Sin embargo, muchas mutaciones tienen consecuencias negativas.

Mutaciones comunes

Un nucleótido mal apareado durante la replicación del ADN puede terminar como una **sustitución de par de bases**, en la cual un nucleótido y su compañero son reemplazados por un par de bases distinto. La sustitución puede provocar cambio del aminoácido o codón de término prematuro en el producto protéico del gen. La anemia falciforme es ocasionada por sustitución de un par de bases en el gen de la cadena de β -hemoglobina (figura 14.13b).

Una mutación de **delección**, en la cual se pierde una o más bases, es más pequeña que una delección cromosomal (sección 12.5), pero cualquiera puede provocar un desplazamiento en el marco de la lectura de los codones del ARNm. Este desplazamiento provoca confusión en el mensaje genético (figura 14.13c). Los desplazamientos de marcos también son ocasionados por mutaciones de **inserción**, en las cuales se insertan bases adicionales al ADN. La mutación por expansión que provoca la enfermedad de Huntington (sección 12.2) es un tipo de inserción.

¿Qué ocasiona las mutaciones?

Las mutaciones por inserción a menudo son provocadas por la actividad de **elementos transponibles (transposones)**, que son segmentos de ADN que pueden insertarse en cualquier lugar del cromosoma (figura 14.4). Los elementos transponibles pueden ser de cientos o miles de pares de bases de longitud. Cuando uno interrumpe la secuencia genética, se transforma en una inserción mayor que modifica el producto del gen. Ocurren elementos transponibles en el ADN de todas las especies, y aproximadamente 45% del ADN humano consta de ellas o de sus residuos. Ciertos tipos se desplazan de manera espontánea de un sitio a otro dentro del mismo cromosoma, o bien a un cromosoma distinto.

Muchas mutaciones ocurren de repente durante la replicación del ADN. Eso no es sorprendente, dada la gran velocidad a la que se replica el ADN (cerca de 20 bases por segundo en los humanos, y mil bases por segundo en las bacterias). Las ADN polimerasas cometen errores a tasas predecibles, pero la mayoría corrigen los errores conforme ocurren (sección 13.3). Los errores que no son corregidos constituyen las mutaciones.

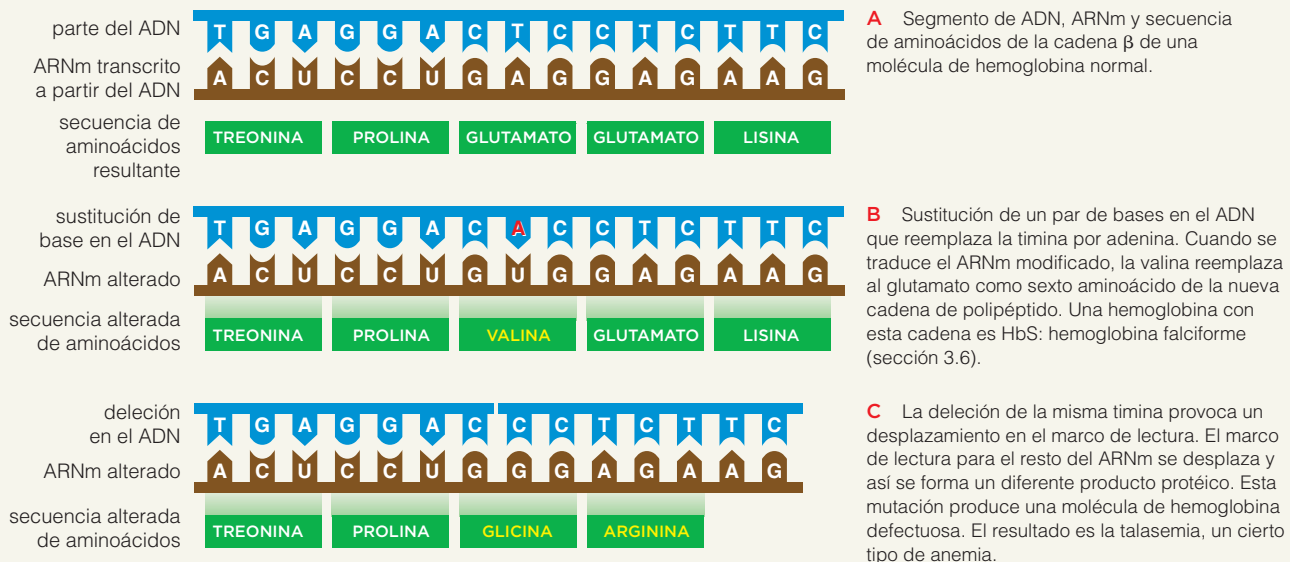


Figura 14.13 Animada Ejemplos de mutación.

Figura 14.14 Barbara McClintock descubrió los elementos transponibles que entran y salen de distintas ubicaciones del ADN. La coloración curiosamente no uniforme de mazorcas individuales de maíz indio (*Zea mays*) le sirvió de inspiración para su investigación, por lo cual ganó un Premio Nobel en 1983.

Varios genes determinan la formación y el depósito de pigmentos en las mazorcas de maíz, que son un tipo de semilla. Las interacciones entre estos genes y sus productos dan lugar a mazorcas amarillas, blancas, rojas, anaranjadas o púrpuras. McClintock se dio cuenta de que mutaciones inestables en los genes provocan rayas o manchas de color en las mazorcas individuales.

Los mismos genes para pigmento se presentan en todas las células de una mazorca, pero los que están cerca de un elemento transponible son inactivos. Los elementos transponibles se desplazan mientras los tejidos de la mazorca están en formación, por eso pueden terminar en diferentes ubicaciones del ADN de distintos linajes celulares. Las rayas y manchas en las mazorcas evidencian desplazamiento de un elemento transponible que inactivó y reactivó diferentes genes de pigmentos en distintos linajes celulares.



Los agentes ambientales nocivos pueden provocar mutaciones. Por ejemplo, algunas formas de energía, como los rayos X, pueden ionizar los átomos expulsando electrones de ellos. Dicha radiación ionizante puede romper los cromosomas en pedazos y algunos de ellos quizá se pierdan durante la replicación del ADN (figura 14.15a). La ionización también daña el ADN de manera indirecta al penetrar tejido vivo, dejando un rastro de radicales libres destructivos. Recuerda que los radicales libres dañan el ADN (sección 6.3). Por eso los médicos y dentistas usan la dosis más baja posible de rayos X en sus pacientes.

La radiación no ionizante eleva los electrones a un nivel energético más alto, pero no suficiente para sacarlos del átomo. El ADN absorbe cierto tipo, la luz ultravioleta (UV). La exposición a esta luz puede provocar que dos bases de timina adyacentes se enlacen en forma covalente una con otra. Este enlace, que forma un dímero de timina, provoca retorcimiento del ADN (figura 14.15b). Durante la replicación, si la parte retorcida se copia incorrectamente, se intro-

duce una mutación al ADN. Las mutaciones que ocasionan ciertos tipos de cáncer se inician con dímeros de timina. Son el motivo por el cual la exposición sin protección a la luz solar aumenta el riesgo de cáncer de la piel.

Algunos productos químicos naturales o sintéticos también ocasionan mutaciones. Por ejemplo, ciertos productos del humo del cigarrillo transfieren grupos pequeños de hidrocarburos a las bases del ADN. Las bases alteradas se aparean de manera errónea durante la replicación, o detienen la replicación en su totalidad.

La prueba está en las proteínas

Una mutación en una célula somática de un individuo que se reproduce sexualmente no se transmite a sus descendientes, por lo que los efectos no perduran. Sin embargo, una mutación en una célula germinal o en un gameto puede entrar en el terreno evolutivo cuando es transmitida a los descendientes por reproducción sexual. De cualquier manera, la mutación hereditaria tal vez afecte la capacidad de funcionar del individuo en el entorno predominante. Los efectos de incontables mutaciones en millones de especies han producido consecuencias evolutivas espectaculares —ese será el tema de los próximos capítulos.

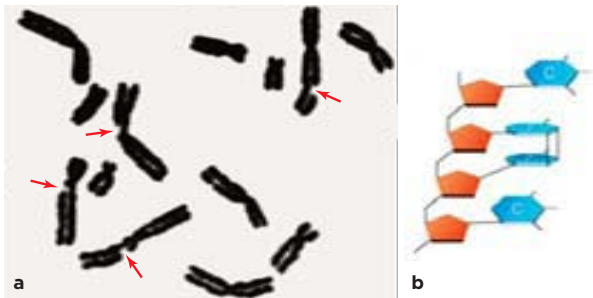


Figura 14.15 Dos tipos de daño al ADN que origina mutaciones. (a) Cromosomas de una célula humana tras exposición a rayos γ (radiación ionizante). Los pedazos rotos (*flecha roja*) tal vez se pierdan durante la replicación del ADN. El grado de daño en la célula expuesta por lo común depende de cuánta radiación absorba. (b) Un dímero de timina.

Para repasar en casa

¿Qué es una mutación?

- Una mutación es un cambio permanente a pequeña escala en la secuencia de nucleótidos del ADN. Una sustitución, inserción o delección de un par de bases puede alterar un producto genético.
- La mayor parte de las mutaciones surgen durante replicación del ADN como resultado de errores no reparados por la ADN polimerasa. Dichas mutaciones ocurren tras exposición a la radiación o productos químicos nocivos.
- Una mutación hereditaria puede ocasionar un efecto positivo o negativo sobre la capacidad del individuo para funcionar en su entorno.

Una de las dos cadenas de polipéptidos de la ricina se enlaza con un receptor en las membranas de células animales que desencadenan la endocitosis. La otra cadena es una enzima que retira determinada base de adenina de una de las cadenas de ARNr en la subunidad ribosomal grande. Cuando ocurre eso, el ribosoma deja de funcionar. Una sola molécula de ricina puede inactivar alrededor de 1,500 ribosomas por minuto. La síntesis de proteínas se detiene conforme la ricina inactiva los demás ribosomas de la célula.

¿Por qué opción votarías?

Los terroristas podrían intentar contaminar los alimentos o el suministro de agua con ricina. ¿Te gustaría recibir una vacuna para exposición a la ricina? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea.



Resumen

Sección 14.1 El proceso de **expresión génica** incluye dos pasos: **transcripción** y **traducción** (figura 14.16). Requiere de la participación del **ARN mensajero (ARNm)**, el **ARN de transferencia (ARNt)** y el **ARN ribosomal (ARNr)**.

Sección 14.2 En las células eucariontes, la transcripción ocurre en el núcleo y la traducción en el citoplasma. Ambos procesos tienen lugar en el citoplasma de las células procariontes.

En la transcripción, la **ARN polimerasa** se enlaza con un **promotor** en el ADN cerca de un gen, y a continuación ensambla una cadena de ARN al enlazar nucleótidos de ARN en el orden que dicta la secuencia de bases del ADN.

■ Usa la animación de CengageNOW para explorar la transcripción.

Sección 14.3 El ARN de los eucariontes se modifica antes de dejar el núcleo. Se retiran **intrones** así como algunos **exones**, y los restantes se empalman en diferentes combinaciones (**splicing alternativo**). Una caperuza y una cola poli-A también se agregan al nuevo ARNm.

El ARNm lleva la información del ADN para sintetizar proteínas. Su mensaje genético está escrito en **codones**, que son conjuntos de tres nucleótidos. Sesenta y cuatro codones, la mayor parte de los cuales especifican aminoácidos, constituyen el **código genético**. Ocurren variaciones en este código en los procariontes, organelos y eucariontes unicelulares.

Cada ARNt tiene un **anticodón** que puede aparearse con un codón, el cual especifica con qué tipo de aminoácido se enlaza. El ARNr catalítico y las proteínas constituyen las dos subunidades de los ribosomas.

■ Usa la interacción de CengageNOW para aprender acerca del procesamiento de la transcripción y el código genético.

Sección 14.4 La información genética que lleva el ARNm dirige la síntesis de una cadena polipeptídica durante la traducción. Primero, un ARNm, un ARNt iniciador y dos unidades ribosomales coinciden. A continuación, el ribosoma intacto cataliza la formación de un enlace peptídico entre aminoácidos sucesivos, aportados por los ARNt en el orden que especifican los codones del ARNm. La traducción termina cuando la polimerasa encuentra un codón de término.

■ Usa la animación de CengageNOW para ver la traducción de una transcripción de ARNm.

Sección 14.5 Inserciones, deletiones y sustituciones de par de base pueden modificar el producto de un gen. Estas mutaciones surgen por un error de replicación, actividad de un **elemento transponible**, o exposición a riesgos ambientales.

■ Usa la animación de CengageNOW para investigar los efectos de las mutaciones.

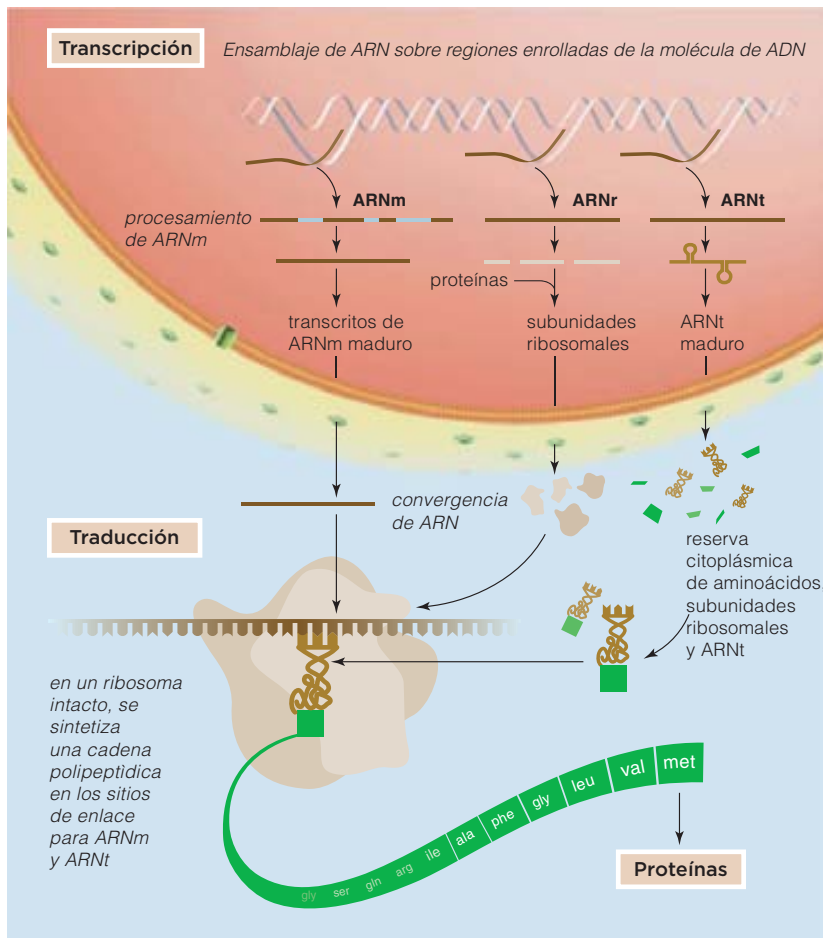


Figura 14.16 Animada Resumen de la síntesis de proteínas que ocurre en las células eucariontes.

Ejercicio de análisis de datos

Aproximadamente una de cada 3,500 personas lleva una mutación que afecta el producto del gen *NF1*, que es un supresor tumoral (sección 9.5). Quienes son heterocigotos para una de estas mutaciones tienen neurofibromatosis, un trastorno genético autosómico dominante (sección 12.2). Entre otros problemas, se forman tumores blandos y fibrosos (neurofibromas) en la piel y el sistema nervioso. La afección homocigota puede ser mortal.

La mayor parte de las mutaciones asociadas con neurofibromatosis da lugar a un *splicing* defectuoso en los 60 exones del gen. Cada neurofibroma por lo regular surge de una nueva mutación que altera el único alelo funcional del individuo. En un estudio realizado en 1997, Eduard Serra y colaboradores probaron varios tumores de un individuo con la afección para dichas mutaciones (figura 14.17).

1. ¿En qué tumores falta el marcador D17S250? ¿Se encuentra esta secuencia dentro o fuera del gen *NF1*?
2. En cuatro de estos seis tumores, todo el brazo largo del cromosoma 17 experimentó supresión. ¿Cuáles son esos cuatro?
3. Las personas afectadas por neurofibromatosis tienen de 200 a 500 más probabilidades de desarrollar tumores malignos que las no afectadas. ¿Por qué crees que ocurre esto?

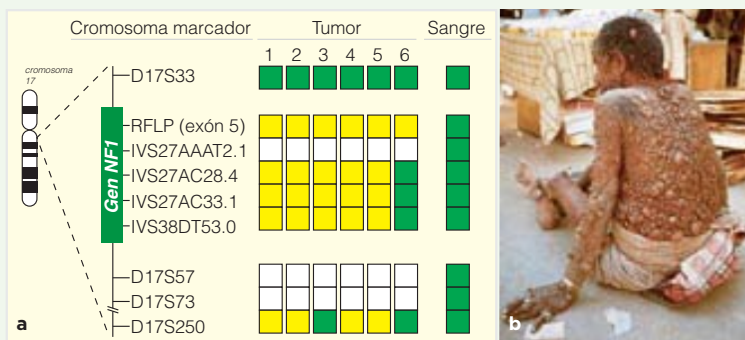


Figura 14.17 Neurofibromatosis. (a) Análisis genético de seis tumores de un solo individuo afectado por neurofibromatosis. Cada tumor fue examinado para detectar la presencia de nueve secuencias de nucleótidos (marcadores) en o cerca del gen *NF1*.

Para cada tumor (1-6), los cuadros verdes indican que el marcador está presente; los cuadros amarillos señalan que el marcador falta y los cuadros blancos, resultados no concluyentes. También se efectuaron análisis de sangre como control.

(b) Individuo afectado por neurofibromatosis.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. Un cromosoma contiene muchos genes que son transcritos a diferentes _____.
a. proteínas c. ARN
b. polipéptidos d. a y b
2. Un sitio de enlace para la ARN polimerasa es _____.
3. La energía que impulsa la transcripción proviene de _____.
4. Una molécula de ARN por lo regular tiene cadena _____.
a. replicación; traducción c. traducción; transcripción
b. transcripción; traducción d. replicación; transcripción
6. _____ quedan en el ARNm.
a. los intrones b. los exones
7. ¿Cuántos codones constituyen el código genético?
8. La mayor parte de los codones especifican un(a) _____.
a. proteína c. aminoácido
b. polipéptido d. ARNm
9. Los anticodones se aparean con _____.
a. codones de ARNm c. anticodones de ARN
b. codones de ADN d. aminoácidos
10. La energía que impulsa la traducción es suministrada por _____.
a. ATP c. UTP
b. GTP d. a y b son correctos
11. Con base en la figura 14.9, traduce esta secuencia de nucleótidos en una secuencia de aminoácidos, comenzando por la primera base:
5'—GGUUCUUAAGAGA—3'

12. Menciona una causa de las mutaciones.

13. Correlaciona cada término de la columna de la izquierda con su descripción más adecuada.

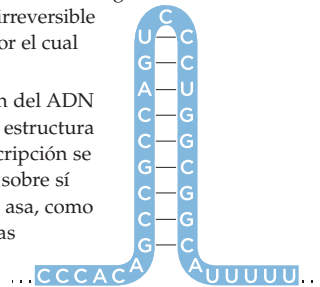
- | | |
|------------------------|---------------------------------------|
| _____ mensaje genético | a. ARNm que codifica proteínas |
| _____ secuencia | b. se transmite |
| _____ polisoma | c. se lee como tripletes de bases |
| _____ exón | d. orden lineal de bases |
| _____ código genético | e. ocurre sólo en grupos |
| _____ intrón | f. conjunto de 64 codones |
| _____ elemento | g. es retirado antes de la traducción |
| _____ transponible | |

■ Visita [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Cada posición de un codón puede ser ocupada por uno de cuatro (4) nucleótidos. Si los codones fueron de dos (2) nucleótidos de largo, podrían codificar un máximo de $4^2 = 16$ aminoácidos. ¿Cuál es la cantidad mínima de nucleótidos por codón necesarios para especificar los 20 aminoácidos biológicos?
2. El humo de cigarro contiene por lo menos 55 productos químicos diferentes identificados como carcinógenos (que provocan cáncer) por la Agencia Internacional de Investigaciones sobre Cáncer (IARC; por sus siglas en inglés). Cuando estos carcinógenos entran al torrente sanguíneo, las enzimas los transforman en una serie de intermediarios químicos más fáciles de excretar. Algunos de estos intermediarios se enlazan de manera irreversible con el ADN. Propón un mecanismo por el cual dicho enlace provoca cáncer.

3. La terminación de la transcripción del ADN procarionte a menudo depende de la estructura de un ARN recién formado. La transcripción se detiene cuando el ARNm se repliega sobre sí mismo formando una estructura tipo asa, como la que se muestra a la derecha. ¿Podrías sugerir cómo detiene esta estructura la transcripción?



Controles sobre los genes

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Entre tú y la eternidad

Eres estudiante, tienes toda tu vida por delante y tu riesgo de desarrollar cáncer es tan remoto como la vejez, una estadística abstracta muy fácil de olvidar. “Sin embargo, hay un momento en el que todo cambia, en el cual el ancho de dos dedos pueden constituir la distancia total entre tú y la eternidad.” Robin Shoulla escribió esas palabras después de que le diagnosticaron cáncer de mama cuando tenía diecisiete años. En una edad en que la mayoría de las jovencitas piensan en la escuela, las fiestas y las carreras que podrían estudiar, Robin tuvo que afrontar una mastectomía radical: la eliminación de una mama con todos los ganglios linfáticos bajo el brazo y el músculo esquelético de la pared torácica por debajo de las mamas. Rogó a su oncólogo que no empleara su vena yugular para quimioterapia y se preguntaba si sobreviviría hasta el próximo año (figura 15.1).

Las dificultades por las que atravesó Robin se transformaron pronto en parte de una estadística: uno entre más de doscientos mil nuevos casos de cáncer de mama que se diagnostican en Estados Unidos cada año. Aproximadamente 5,700 de esos casos ocurren en mujeres y varones de menos de treinta y cuatro años.

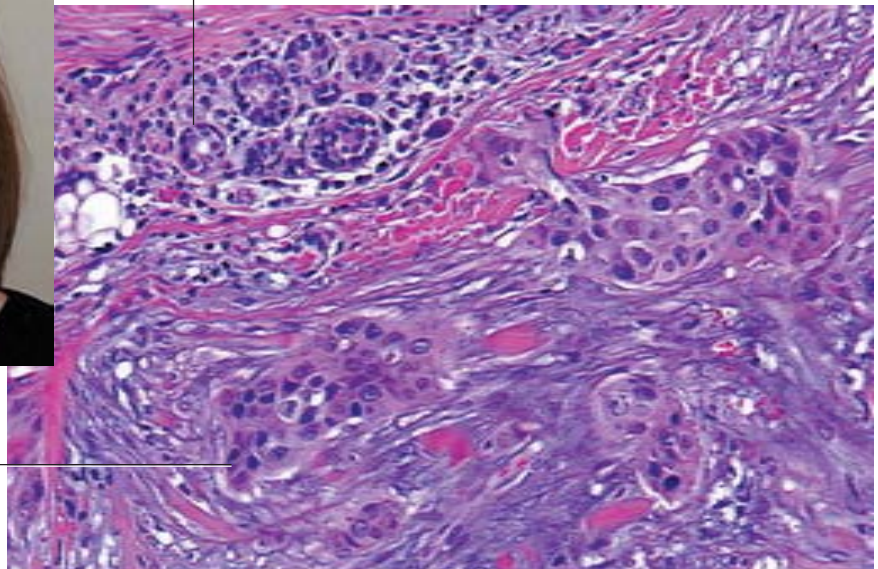
Las mutaciones de algunos genes predisponen al individuo a desarrollar ciertos tipos de cáncer. Los genes supresores de tumores se llaman así porque hay más probabilidad de que ocurran tumores cuando estos genes experimentan mutación. Dos ejemplos son *BRCA1* y *BRCA2*. Una versión mutada de uno o ambos de estos genes se encuentra a menudo en las células de cáncer de mama y ovario. Cuando el gen *BRCA* muta en una de tres maneras especialmente peligrosas, la mujer tiene 80% de probabilidades de desarrollar cáncer de mama antes de los setenta años.

Los genes supresores de tumores forman parte de un sistema de controles estrictos sobre la expresión genética que mantienen a las células de los organismos multicelulares funcionando adecuadamente. Dichos controles rigen en qué momento y con qué rapidez se transcriben y traducen genes específicos. Consideraremos el impacto de los controles genéticos en diversos capítulos del libro, y en algunos capítulos de la vida del lector.

Robin Shoulla sobrevivió. Aunque la mastectomía radical rara vez se realiza (en la actualidad se emplea un procedimiento modificado menos desfigurante), es la única opción cuando las células de cáncer invaden los músculos por debajo de la mama, y fue la única para Robin. Quizás ella nunca sepa qué mutación provocó su cáncer. Ahora, dieciséis años más tarde, ella lleva lo que considera una vida normal: tiene una carrera profesional, esposo e hijos. Su meta como sobreviviente del cáncer es: “Llegar a vieja con canas, caderas anchas y una sonrisa”.



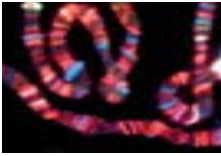
células normales en grupos organizados



grupos irregulares de células malignas

¡Mira el video! **Figura 15.1** Un caso de cáncer de mama. *Derecha*, esta microfotografía obtenida con microscopio de luz revela grupos irregulares de células de carcinoma que infiltraron los ductos de leche en el tejido de la mama. *Arriba*, Robin Shoulla. Pruebas diagnósticas revelaron células anormales de este tipo en su cuerpo.

Conceptos básicos



Generalidades sobre los controles de la expresión genética

Diversas moléculas y procesos modifican la expresión de los genes en respuesta a las condiciones cambiantes tanto internas como externas a la célula. La expresión genética selectiva también produce diferenciación celular por la cual los diferentes linajes celulares se especializan. [Sección 15.1](#)



Ejemplos de los eucariontes

La expresión ordenada y localizada de ciertos genes del embrión da lugar al plan corporal de los organismos multicelulares complejos. En los mamíferos de sexo femenino, la mayor parte de los genes de uno de los dos cromosomas X están inactivados en cada célula. [Sección 15.2](#)



Desarrollo de la mosca de la fruta

Las investigaciones con *Drosophila* revelaron cómo emerge un plan corporal complejo. Todas las células del embrión en desarrollo heredan los mismos genes, aunque usen diferentes subconjuntos de los mismos. [Sección 15.3](#)



Ejemplos de los procariontes

Los controles de genes procariontes rigen las respuestas a los cambios a corto plazo en disponibilidad de nutrientes y otros aspectos del entorno. Los principales controles genéticos producen ajustes rápidos en la tasa de transcripción. [Sección 15.4](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Será útil que repases tus conocimientos sobre control metabólico (sección 6.4) al estudiar el concepto de expresión genética (14.1) en más detalle. También se te recomienda que revises los alelos (11.1), la herencia autosómica (12.2) y las mutaciones (14.5).
- Aplicarás tus conocimientos sobre organización del ADN cromosomal (9.1, 9.2) y determinación del sexo y herencia ligada a X en humanos (12.1, 12.4), a medida que estudiamos más a fondo los controles de la transcripción (14.2), los procesos postranscripcionales (14.3), la traducción (14.4) y otros procesos que afectan la expresión genética.
- Revisaremos los carbohidratos (3.3) y la fermentación (8.5) al aprender acerca del control genético en los procariontes.

¿Por qué opción votarías? Algunas mujeres con alto riesgo de desarrollar cáncer de mama votan por la eliminación quirúrgica preventiva de sus mamas antes de padecer cáncer, aunque muchas de ellas quizá nunca lleguen a desarrollarlo. ¿Sería conveniente restringir las intervenciones quirúrgicas como tratamiento para el cáncer? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- Los controles genéticos rigen el tipo y la cantidad de sustancias presentes en una célula en cualquier período dado.
- Conexiones con Histonas 9.1, Expresión genética 14.1, Transcripción 14.2, Modificación postranscripcional 14.3, Traducción 14.4.

¿Qué genes son transcritos?

Todas las células de tu cuerpo descienden del mismo óvulo fertilizado, de modo que contienen el mismo ADN y los mismos genes. Algunos de los genes son transcritos por todas las células, los cuales afectan las características estructurales y las vías metabólicas comunes a todas ellas.

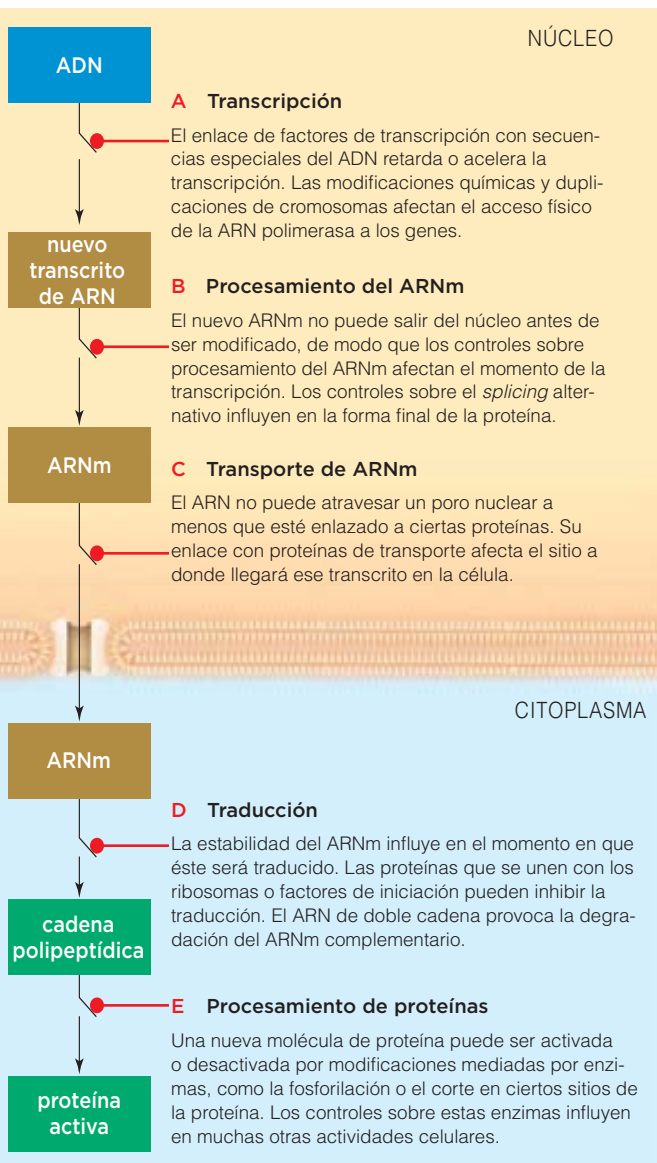


Figura 15.2 Animada Puntos de control en la expresión de genes eucariontes.

aumento

Figura 15.3 Parte hipotética de un cromosoma que contiene un gen. Las moléculas que afectan la tasa de transcripción del gen se enlazan con las secuencias promotoras (amarillo) y de aumento o *enhancers* (verde).

No obstante, casi todas las células de nuestro cuerpo están especializadas. La **diferenciación** es el proceso por el cual las células se especializan y ocurre a medida que los diferentes linajes celulares comienzan a expresar distintos subconjuntos de sus genes. Los genes que la célula emplea determinan las moléculas producidas, lo cual a su vez determina el tipo de célula que será.

Por ejemplo, la mayor parte de las células de tu cuerpo expresan funciones que codifican para las enzimas de la glucólisis, pero sólo los eritrocitos inmaduros usan los genes que codifican para las cadenas de globina. Sólo las células del hígado expresan genes para enzimas que neutralizan ciertas toxinas.

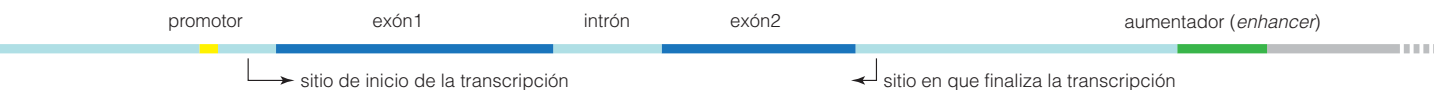
Una célula rara vez usa más de 10 por ciento de sus genes a la vez. Los genes que se expresan en determinado momento dependen de muchos factores, como las condiciones en el citoplasma, el líquido extracelular y el tipo de células. Los factores que afectan los controles que rigen todos los pasos de la expresión genética, comienzan por la transcripción y terminan por el aporte de ARN o proteína a su destino final. Dichos controles constan de procesos que inician, aumentan, retardan o detienen la expresión genética.

Control de la transcripción Muchos controles regulan si ciertos genes se transcriben y con qué rapidez a ARN (figura 15.2a). Aquellos que impiden que la ARN polimerasa se una con un promotor cerca de un gen también imposibilitan la transcripción de dicho gen. Los controles que ayudan a que la ARN polimerasa se enlance con el ADN también aceleran la transcripción.

Algunos tipos de proteínas afectan la tasa de transcripción cuando se unen a secuencias especiales de nucleótidos en el ADN. Por ejemplo, un **activador** acelera la transcripción al enlazarse con un promotor. Los activadores también se enlazan con secuencias de ADN llamadas **aumentadoras** (*enhancers*). Un aumentador no necesariamente está cerca del gen al cual afecta, e incluso tal vez esté sobre un cromosoma distinto (figura 15.3). Otro ejemplo es el **represor**, el cual retarda o detiene la transcripción al enlazarse con ciertos sitios del ADN.

Las proteínas regulatorias como los activadores y represores se llaman **factores de transcripción**. El hecho de que un gen sea transcrito y la rapidez con que ocurra dependerán de los factores de transcripción enlazados con el ADN.

Las interacciones entre el ADN y las proteínas histonas alrededor de las cuales éste se enrolla también afectan la transcripción. La ARN polimerasa sólo puede unirse con ADN que no está enrollado en torno a histonas (sección 9.1). La unión de grupos metilo ($-\text{CH}_3$) provoca que el



ADN se enrolla fuertemente alrededor de las histonas; por tanto, la metilación del ADN impide su transcripción.

El número de copias del gen también afecta la rapidez con que se fabrica su producto. Por ejemplo, en algunas células el ADN se copia una y otra vez sin división del citoplasma entre replicaciones. El resultado es una célula repleta de cromosomas politénicos, cada uno de los cuales consta de cientos o miles de copias una junto a otra de la misma molécula de ADN. Todas las hebras de ADN llevan los mismos genes. La transcripción de un gen, que ocurre simultáneamente sobre todas las cadenas idénticas de ADN, produce mucho ARNm, que se traduce con rapidez a muchísima proteína. Los cromosomas politénicos son comunes en las células de las glándulas salivales de algunas larvas de insecto y huevos inmaduros de anfibio (figura 15.4).

Procesamiento del ARNm Como sabes, antes de que los ARNm eucariontes salgan del núcleo son modificados: cortados (*splicing*), se les pone tapa (*cap*) y se les agrega una cola de poli-A al final (sección 14.3). Los controles de estas modificaciones afectan la forma del producto proteico y el momento en que aparecerá en la célula (figura 15.2b). Por ejemplo, los controles que determinan qué exones se cortan y son quitados por el *splicing* de un ARNm afectan la forma de la proteína que será traducida a partir de él.

ARNm de transporte El ARNm de transporte es otro punto de control (figura 15.2c). Por ejemplo, en los eucariontes ocurre la transcripción en el núcleo y la traducción en el citoplasma. Un nuevo ARN puede atravesar los poros de la cubierta nuclear sólo después de que esté procesado adecuadamente. Los controles que retrasan el procesamiento también retrasan la aparición del ARNm en el citoplasma y, por tanto, retrasan su traducción.

Los controles rigen además la ubicación del ARNm. Una secuencia de bases corta cerca de la cola poli-A de un ARNm es como un código postal. Ciertas proteínas que se unen con el código postal arrastran el ARNm a lo largo de elementos del citoesqueleto hasta un organelo o área específica del citoplasma. Otras proteínas que se unen con la región del código postal, impiden que el ARNm sea traducido antes de llegar a su destino. La ubicación del ARNm permite que las células crezcan o se desplacen en sentidos específicos. También es crucial para el desarrollo embrionario correcto.

Control traduccional La mayor parte de los controles sobre la expresión de genes eucariontes afectan a la traducción (figura 15.2d). Muchos rigen la producción o el funcionamiento de las diversas moléculas que llevan a cabo la traducción. Otros afectan la estabilidad del ARNm: cuanto más tiempo dura un ARNm, más proteína se puede producir a partir de él. Algunas enzimas comienzan a desensamblar

a un nuevo ARNm tan pronto llega al citoplasma. El rápido recambio permite que las células ajusten sus síntesis de proteínas con rapidez en respuesta a las necesidades cambiantes. El tiempo que persiste un ARNm depende de su secuencia de bases, la longitud de su cola poli-A y de las proteínas unidas a él.

Un ejemplo distinto son los microARN que inhiben la traducción de otros ARN. Una parte del microARN se repliega sobre sí misma formando una región pequeña de doble cadena. Por el proceso llamado interferencia de ARN; cualquier ARN de doble cadena (incluyendo el microARN) es cortado en pedazos pequeños que son captados por complejos enzimáticos especiales, los cuales destruyen todo el ARNm de la célula que se pueda aparear con estos pedazos. De modo que la expresión de microARN complementario en la secuencia de un gen inhibe la expresión de dicho gen.

Modificación post-traducciona

Muchas cadenas polipeptídicas recién sintetizadas deben ser modificadas para ser funcionales (figura 15.2e). Por ejemplo, algunas enzimas se activan únicamente después de ser fosforiladas (cuando otra enzima une un grupo fosfato a ellas). Dichas modificaciones traduccionales pueden inhibir, activar o estabilizar muchas moléculas, incluyendo las enzimas que participan en la transcripción y la traducción.

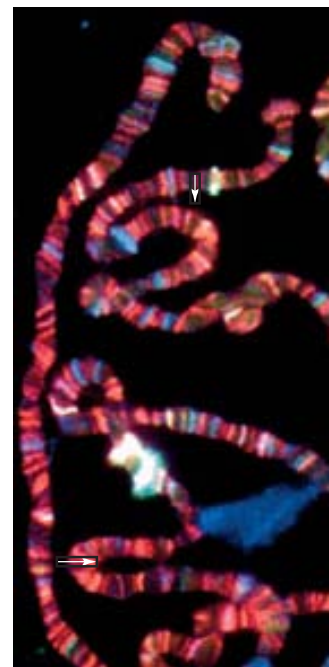


Figura 15.4 Cromosomas politénicos de *Drosophila*. Las larvas de *Drosophila* comen sin parar, de modo que emplean mucha saliva. En las glándulas de sus células salivales se forman cromosomas politénicos gigantes por replicación repetida del ADN.

Cada uno de estos cromosomas consta de cientos o miles de copias de la misma cadena de ADN, alineadas una junto a otra. La transcripción es visible en forma de abultamientos donde el ADN se ha aflojado (flechas).

Para repasar en casa

¿Qué es el control de la expresión de un gen?

- La mayor parte de las células de los organismos multicelulares se diferencian cuando comienzan a expresar un subconjunto particular de sus genes. Los genes que la célula expresa dependen del tipo de organismo, su etapa de desarrollo y las condiciones del entorno.
- Diversos procesos de control regulan todos los pasos entre el gen y el producto del mismo.

- Muchos rasgos son evidencia de una expresión genética selectiva.
- Conexiones con Número de cromosomas 9.2, Alelos 11.1, Cromosomas sexuales 12.1, Herencia ligada a X 12.4, Mutaciones 14.5.

Inactivación del cromosoma X

Recuerda que en humanos y otros mamíferos, las células de la mujer contienen dos cromosomas X, uno heredado de la madre y el otro del padre (sección 12.1). Un cromosoma X siempre está condensado apretadamente aun durante la interfase (figura 15.5a). Los cromosomas X condensados se llaman “cuerpos de Barr” en honor a Murray Barr, su descubridor. La ARN polimerasa no puede acceder a la mayoría de los genes de un cromosoma condensado. La **inactivación del cromosoma X** asegura que sólo uno de los dos cromosomas X de las células de la mujer esté activo.

La inactivación del cromosoma X ocurre cuando el embrión es una esfera de alrededor de 200 células. En los humanos y muchos otros mamíferos ocurre de manera independiente en cada célula del embrión femenino. El cromosoma X materno puede ser inactivado en una célula, mientras que en otra puede ser inactivado el paterno o el materno, aunque esté junto a la anterior. Una vez realizada la selección en la célula, todas sus descendientes tendrán la misma selección a medida que continúan dividiéndose y formando tejidos.

Como resultado de inactivación del cromosoma X, un mamífero hembra es “un mosaico” para la expresión de

genes ligados a X. Ella tendrá parches de tejido en los que se expresen los genes del cromosoma X materno y parches en los que exprese el cromosoma X paterno.

Los cromosomas X homólogos de la mayoría de las hembras tienen por lo menos algunos alelos que no son idénticos. Así, la generalidad de las hembras presenta variación en rasgos entre los parches de tejido. Los tejidos de mosaico de la hembra son visibles cuando es heterocigota para ciertas mutaciones del cromosoma X.

Por ejemplo, *incontinentia pigmenti* (síndrome de Bloch-Sulzberger) es un trastorno ligado al cromosoma X que afecta piel, uñas, dientes y pelo. En las mujeres heterocigotas se observa tejido cutáneo en mosaico como parches más claros u oscuros de piel. La piel más oscura consta de células cuyo cromosoma X activo tiene el alelo mutado; la piel más clara consta de células cuyo cromosoma X activo tiene el alelo normal (figura 15.5c).

Los tejidos en mosaico son visibles también en otros mamíferos de sexo femenino. Por ejemplo, un gen en el cromosoma X de los gatos influye en el color de la piel. La expresión de un alelo (*O*) da lugar a pelo anaranjado, y la expresión de otro alelo (*o*) produce pelo negro. Las gatas heterocigotas (*Oo*) tienen parches de pelo anaranjado y negro. Los parches de pelaje anaranjado crecen de células cutáneas en las que el cromosoma X activo porta el alelo *O*; los parches negros crecen de células cutáneas donde el cromosoma X activo porta el alelo *o* (figura 15.6).

Según la teoría de **compensación de dosis**, la inactivación del cromosoma X iguala la expresión de genes del cromosoma X entre los sexos. Las células del cuerpo de los

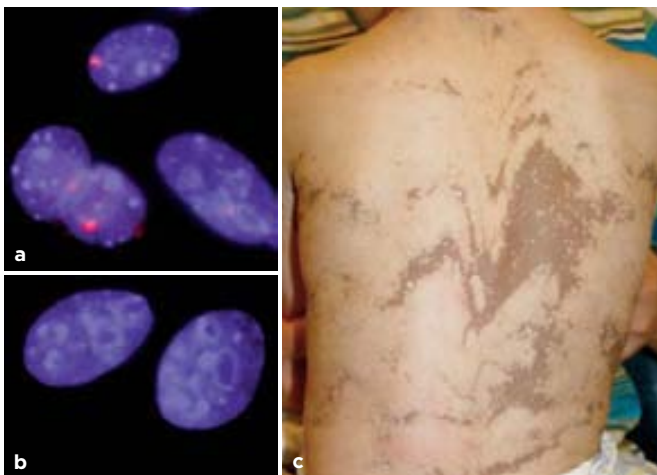
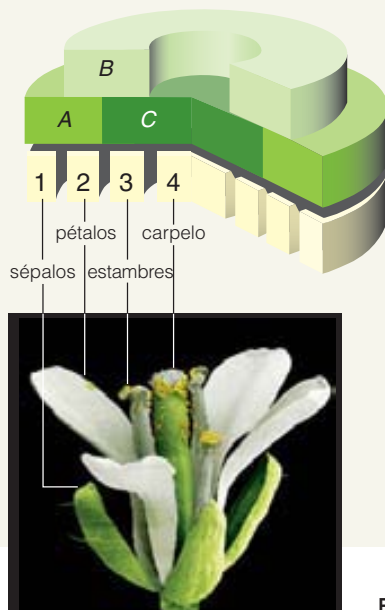


Figura 15.5 Inactivación del cromosoma X. (a) Cuerpos de Barr (rojo) en el núcleo de cuatro células XX. (b) Compara el núcleo de dos células XY. (c) Los tejidos en mosaico se observan en las mujeres heterocigotas para mutaciones que provocan *incontinentia pigmenti* (síndrome de Bloch-Sulzberger). En los parches más oscuros de la piel de esta muchacha está activo el cromosoma X con la mutación. En la piel más clara, está activo el cromosoma X con el alelo normal.



Figura 15.6 Animada ¿Por qué a esta gata se le llama “calicó” (tricolor)? Cuando era embrión, uno de sus dos cromosomas X fue inactivado en cada una de sus células. Los descendientes de las células formaron patrones de mosaico en la piel. La piel anaranjada o negra fue resultado de la expresión de distintos alelos en el cromosoma X activo. (Los parches blancos son resultado de un gen diferente cuyo producto bloquea la síntesis de todo pigmento.)



A El patrón en que se expresan los genes A, B y C de identidad floral afecta la diferenciación de células que crecen en verticilos en las puntas de la planta. Sus productos genéticos guiarán la expresión de otros genes en las células de cada verticilo, para producir una flor.

B Las mutaciones de los genes de identidad floral de *Arabidopsis* provocan flores mutantes. *Parte superior, izquierda, derecha*, algunas mutaciones conducen a flores sin pétalos. *Parte inferior izquierda*, las mutaciones del gen B originan flores con sépalos en vez de pétalos. *Inferior derecha*, las mutaciones del gen C llevan a flores con pétalos en vez de estambres y carpelos. Compáralas contra la flor normal en (a).



Figura 15.7 Animada Control de formación de flores revelado por mutaciones en *Arabidopsis thaliana*.

mamíferos macho (XY) tienen un conjunto de genes de cromosoma X. Las células del cuerpo de los mamíferos hembra (XX) tienen dos conjuntos, pero sólo uno se expresa. El desarrollo normal de los embriones de sexo femenino depende de este control.

¿Cómo se inactiva sólo uno de los dos cromosomas X? Un gen del cromosoma X llamado *XIST* lo hace. Dicho gen es transcrito sólo en uno de los dos cromosomas X. El producto del gen, un ARN largo, se pega al cromosoma que expresa dicho gen. El ARN recubre el cromosoma y provoca que se condense formando un cuerpo de Barr. Así, la transcripción del gen *XIST* impide que el cromosoma transcriba otros genes. El otro cromosoma no expresa *XIST*, por lo que no queda recubierto de ARN, y sus genes siguen disponibles para la transcripción. Aun se desconoce de qué manera la célula elige qué cromosoma expresará *XIST*.

Formación de flores

Cuando llega el momento de que la planta florezca, las poblaciones de células que de lo contrario darían lugar a hojas, se diferencian en pétalos, sépalos, estambres y carpelos de la flor. ¿Cómo ocurre este cambio? Los estudios de mutaciones en la planta común berro trepador, *Arabidopsis thaliana* apoyan el **modelo ABC**, el cual explica de qué manera se desarrollan las partes especializadas de una flor. Tres conjuntos de genes maestros (A, B y C) dirigen el proceso. Los **genes maestros** codifican para los productos que afectan la expresión de muchos otros genes. La expresión de un gen maestro inicia cascadas de expresión de otros genes cuyo resultado es que se complete una tarea intrínseca, como la formación de una flor.

Los genes maestros que controlan la formación de una flor comienzan a trabajar gracias a señales ambientales, como la duración del día, como veremos en la sección 31.5. En la punta de un brote floral (un tallo modificado), las células forman verticilos de tejido, uno sobre otro como si fueran capas de una cebolla. Las células de cada verticilo originan tejidos diferentes, dependiendo de cuál de sus genes ABC esté activado. En el verticilo más externo, sólo funcionan los genes A y sus productos desencadenan eventos que provocan la formación de sépalos. Las células del siguiente verticilo expresan tanto genes A como B, y dan lugar a pétalos. Las células ubicadas más al centro expresan genes B y C, y producen estructuras florales masculinas llamadas estambres. Las células del verticilo más interno sólo expresan los genes C, y dan lugar a estructuras florales femeninas llamadas carpelos (figura 15.7a). Los estudios de efectos fenotípicos de mutaciones de genes ABC apoyan este modelo (figura 15.7b).

Para repasar en casa

¿Cuáles son algunos ejemplos de control de la expresión de genes?

- La mayor parte de los genes de un cromosoma X en mamíferos hembra (XX) están inactivados, lo cual equilibra la expresión de genes con la de los machos (XY).
- El control de los genes también rige la formación de flores. Los genes maestros ABC se expresan de distinto modo en los tejidos de brotes florales.

15.3 Hay una mosca en mi investigación

■ La investigación con moscas de la fruta permitió comprender aspectos de organización corporal que son resultado de patrones de expresión genética en los embriones.

Durante casi cien años, *Drosophila melanogaster* ha sido el tema de elección para muchos experimentos de investigación. ¿Por qué? Casi no cuesta nada alimentar a estas moscas de la fruta que miden sólo alrededor de 3 mm de largo (*derecha*) y pueden vivir en frascos. *D. melanogaster* también se reproduce rápido y tiene un ciclo de vida corto. Además, los experimentos con insectos que se consideran plagas nocivas presentan pocos dilemas éticos.

Muchos descubrimientos importantes sobre cómo la expresión de genes dirige el desarrollo se han derivado de investigaciones con *Drosophila*. Estos descubrimientos nos ayudan a entender procesos semejantes en los humanos y otros organismos, y nos dan indicios sobre nuestra historia evolutiva compartida.

Descubrimiento de los genes homeóticos En la actualidad se conocen 13,767 genes en los cuatro cromosomas de *Drosophila*. Como ocurre con la mayoría de las especies eucariontes, algunos son **genes homeóticos**, es decir, genes maestros que controlan la formación de partes específicas del cuerpo (los ojos, las patas, los segmentos, etc.) durante el desarrollo de embriones. Todos los genes homeóticos codifican para factores de transcripción con un homeodominio o región de aproximadamente sesenta aminoácidos que pueden unirse a un promotor o alguna otra secuencia de ADN.

La expresión localizada de genes homeóticos en los tejidos de un embrión en desarrollo da lugar a detalles en el plan corporal del adulto. El proceso se inicia mucho antes de que se desarrollen las partes corporales, a medida que diversos genes maestros se expresan en áreas locales del embrión temprano. Los productos de estos genes maestros son los factores de transcripción que se distribuyen en gradientes de concentración que abarcan todo el embrión. Dependiendo de dónde estén



mosca de la fruta, tamaño real

ubicados dentro de los gradientes, las células embrionarias comienzan a transcribir diferentes genes homeóticos. Los productos de estos genes homeóticos se forman en áreas específicas del embrión. Los diferentes productos provocan que las células se diferencien en tejidos que crean estructuras específicas como las alas o la cabeza.

Los investigadores descubrieron los genes homeóticos al analizar el ADN de moscas de la fruta mutantes cuyas partes del cuerpo crecían en sitios incorrectos. Por ejemplo, el gen homeótico *antennapedia* se transcribe en tejidos embrionarios que dan lugar al tórax completo con patas. Por lo regular, nunca se transcriben en células de otro tejido. En la figura 15.8b se muestra lo que ocurre cuando una mutación provoca que *antennapedia* se transcriba en tejido embrionario que da lugar a la cabeza.

Se han identificado más de cien genes homeóticos. Éstos controlan el desarrollo por los mismos mecanismos en todos los eucariontes, y muchos son intercambiables entre especies. De este modo, podemos esperar que hayan evolucionado en las células eucariontes más antiguas. Los homeodominios a menudo difieren entre especies sólo en sustituciones conservativas: un aminoácido que reemplaza a otro con propiedades químicas similares.

Experimentos knockout (de inactivación) Al controlar la expresión de genes en *Drosophila* uno por uno, los investigadores han realizado otros importantes descubrimientos acerca de cómo se desarrollan los embriones de muchos organismos. En los **experimentos knockout (de inactivación)**, los investigadores inactivan un gen al introducir una mutación en él. A continuación, observan de qué manera el organismo que porta la mutación difiere de los individuos normales. Esas diferencias son indicios sobre el funcionamiento del producto genético faltante.

Los investigadores dan nombre a los genes homeóticos con base en lo que ocurre cuando no están presentes. Por ejemplo, a las moscas que se les ha neutralizado el gen *eyeless* (sin ojo, en inglés) crecen sin ojos. *Dunce* (burro, en inglés) se requiere para el aprendizaje y la memoria. *Wingless* (sin ala), *wrinkled* (arrugado) y *minibrain* (minicerebro) son autoexplicativos. *Tinman* (hombre de hojalata, en inglés) es necesario para el desarrollo de un corazón. Las moscas con un gen *groucho* mutado tienen demasiadas cerdas por encima de los ojos. A un gen se le denominó *toll*, después de que un investigador alemán hiciera

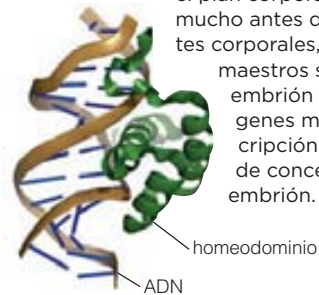
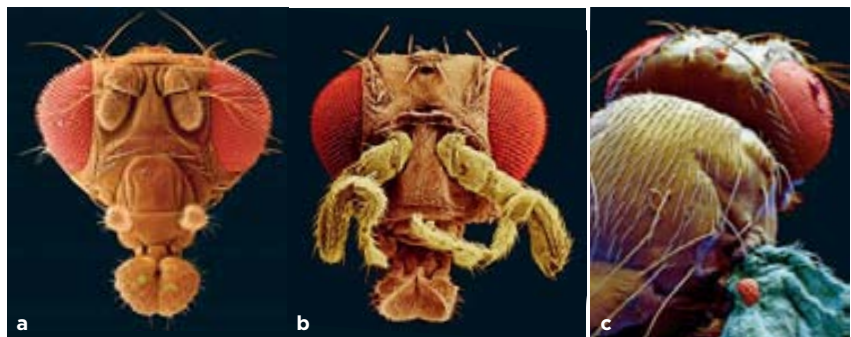


Figura 15.8 Experimentos de genes homeóticos. (a) Cabeza de mosca normal. (b) Transcripción del gen *antennapedia* en los tejidos embrionarios del tórax provoca la formación de patas en el cuerpo. Una mutación que provoca que *antennapedia* se transcriba en los tejidos embrionarios de la cabeza ocasiona que se formen patas allí también. El homeodominio de *antennapedia* se muestra como modelo arriba, en color verde.

(c) Los ojos se forman siempre que el gen de *eyeless* se expresa en embriones de la mosca, aquí sobre un ala.

(d) Página opuesta, más mutaciones de *Drosophila* que dieron indicios sobre el funcionamiento de genes homeóticos.



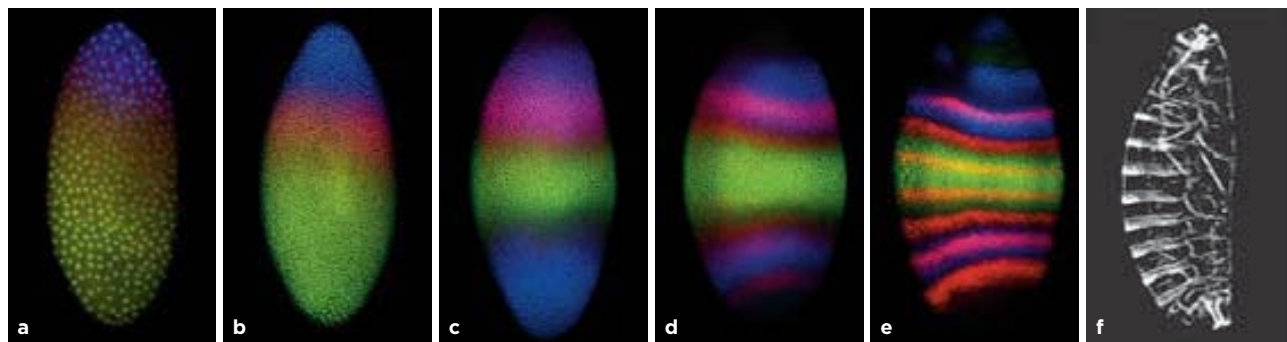


Figura 15.9 Manera en que el control de la expresión genética permite que se forme una mosca, como iluminada por segmentación. La expresión de diversos genes maestros se observa por diferentes colores en imágenes de microscopía de fluorescencia de embriones completos de *Drosophila* en etapas sucesivas de desarrollo. Los puntos brillantes son núcleos de células individuales.

(a,b) El gen maestro *even-skipped* (saltado uniformemente) se expresa (en rojo) sólo cuando dos productos de genes maternos azul y verde se empalman.

(c-e) Los productos de diversos genes maestros, incluidos los dos que aquí se muestran en verde y azul, confirman la expresión de *even-skipped* (rojo) a siete rayas. (f) Un día más tarde, siete segmentos se desarrollan, que corresponden a la posición de las rayas.

esta exclamación al observar los efectos desastrosos de su mutación (*toU* significa “¡fantástico!” en alemán). En la figura 15.8 se muestran algunas moscas mutantes.

Los humanos, los calamares, los ratones y muchos animales tienen un homólogo del gen *eye/less* (sin ojo) llamado *PAX6*. En los humanos, las mutaciones en *PAX6* ocasionan trastornos oculares como aniridia: subdesarrollo o falta del iris. La expresión alterada del gen *eye/less* provoca que los ojos se formen no sólo en la cabeza de la mosca de la fruta, sino también en sus alas y patas (figura 15.8c). *PAX6* trabaja del mismo modo en ranas, ocasionando que se formen ojos en los sitios donde se expresa en los renacuajos.

Los investigadores también descubrieron que *PAX6* es uno de los genes homeóticos que funcionan en diferentes especies. Si se inserta *PAX6* de un humano, ratón o calamar en una mosca mutante *eye/less* (sin ojo), produce el mismo efecto que el gen *eye/less*. Se forma un ojo en los sitios donde se expresa. Estos estudios son evidencia de un ancestro compartido entre estos animales evolutivamente distantes.

Completando los detalles de los planes corporales A medida que el embrión se desarrolla, sus células diferenciadas forman tejidos, órganos y partes corporales. Algunas células que alternativamente migran y se pegan a otras células, dan lugar a nervios, vasos sanguíneos y otras estructuras entrelazando a los tejidos. Eventos como éstos permiten que los detalles corporales se completen, y todos

son realizados por cascadas de expresión de genes maestros. El **patrón de formación** es el proceso por el cual un cuerpo complejo se forma a partir de procesos locales en un embrión. Este patrón se inicia a medida que los ARNm maternos son llevados a extremos opuestos de un óvulo no fertilizado a medida que éste se forma. Los ARNm maternos localizados se traducen poco después de que el óvulo es fertilizado y sus productos proteicos se difunden alejándose en gradientes que abarcan todo el embrión. Las células del embrión en desarrollo comienzan a traducir diferentes genes maestros, dependiendo del sitio en que caigan dentro de esos gradientes. Los productos de esos genes también se forman en gradientes empalmados. Las células del embrión traducen genes maestros adicionales, dependiendo de dónde caigan dentro de los gradientes, y así sucesivamente.

Esta expresión genética regional durante el desarrollo da lugar a un mapa tridimensional que consta de gradientes de concentración empalmados de productos de genes maestros. Los genes maestros que son activos en determinado momento cambian, y también la forma del mapa. Algunos productos de los genes maestros provocan que células no diferenciadas se diferencien, y el resultado son tejidos especializados. La formación de segmentos corporales en un embrión de mosca de la fruta es un ejemplo de cómo funcionan los patrones de formación (figura 15.9). En la sección 43.4 examinaremos de nuevo este tema.



d De izquierda a derecha, mosca normal; miniatura amarilla; alas rizadas, vestigios de alas y ultrabrazo (mutante con doble tórax).

15.4 Control de genes procariontes

- El control de la expresión de genes procariontes se realiza principalmente por ajuste de la tasa de transcripción.
- Conexiones con Carbohidratos 3.3, Controles del metabolismo 6.4, Fermentación de lactato 8.5, Patrones de herencia autosómica 12.2.

Los procariontes no experimentan desarrollo para transformarse en organismos multicelulares y, por tanto, estas células no emplean genes maestros. Sin embargo, sí usan controles de sus genes. Al ajustar la expresión de los genes, pueden responder a las condiciones del entorno. Por ejemplo, cuando hay cierto nutriente disponible, la célula procarionte comienza a transcribir genes cuyos productos le permiten usar ese nutriente. Cuando el nutriente no está disponible, se detiene la transcripción de esos genes. Así, la célula no desperdicia energía y recursos en elaborar productos genéticos que no necesita en determinado momento.

Los procariontes controlan su expresión de genes principalmente al ajustar la tasa de transcripción. Los genes que se emplean juntos a menudo también son vecinos en el cromosoma. Todos ellos son transcritos juntos en una sola cadena de ARN, de modo que su transcripción puede controlarse en un solo paso.

El operón de lactosa

Escherichia coli vive en el intestino de los mamíferos, donde se alimenta de los nutrientes que pasan por ahí. Su carbohidrato preferido es la glucosa, pero puede emplear otros azúcares, como la lactosa de la leche. Las células de *E. coli* pueden tomar la subunidad de glucosa de las moléculas de lactosa con un conjunto de tres enzimas. Sin embargo, a menos que haya lactosa en el intestino, en las células de *E. coli* se mantienen inactivos los tres genes para esas enzimas.

Hay un promotor para los tres genes y al lado del mismo se encuentran dos **operadores**, es decir, regiones de ADN que constituyen sitios de enlace para un represor (recuerda que los represores detienen la transcripción.) Un promotor y uno o más operadores que de manera conjunta controlan la transcripción de genes múltiples se llaman colectivamente **operón**.

Cuando no hay lactosa, los represores del operón de lactosa (lac) se unen al ADN de *E. coli*, y los genes que metabolizan la lactosa permanecen inactivos. Una molécula represora se une a ambos operadores y dobla la región del ADN colocando al promotor en un asa (figura 15.10). Como la ARN polimerasa no puede unirse al promotor enrollado, no puede transcribir los genes operón.

Cuando la lactosa *está* en el intestino, parte de ella se transforma en otro azúcar, la alolactosa, que se une con el represor para cambiar su forma. El represor alterado ya no puede unirse a los operadores. El ADN enrollado se desenrolla, y el promotor queda libre para que la ARN polimerasa comience la transcripción (figura 15.11).

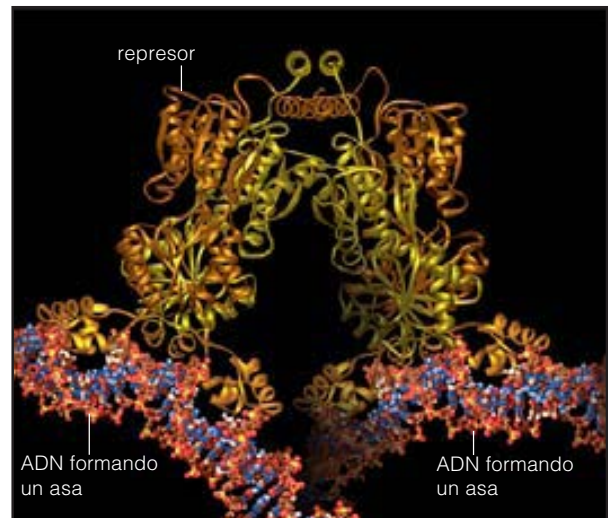


Figura 15.10 Modelo del represor del operón de lactosa, que aquí se muestra unido a los operadores. Esta unión dobla el cromosoma bacterial en un asa, lo cual a su vez impide que la ARN polimerasa se una con el promotor del operón lac.

Observa que las células de *E. coli* emplean enzimas adicionales para metabolizar la lactosa en comparación con la glucosa, de modo que para ellas es más eficiente usar glucosa. En consecuencia, cuando hay ambos azúcares presentes, las células de *E. coli* consumen toda la glucosa antes de activar el metabolismo de la lactosa.

¿Cómo detiene *E. coli* el metabolismo de lactosa en presencia de ésta? Cuenta con un nivel adicional de control. La transcripción de los genes de operón lac ocurre lentamente, a menos que un activador se enlace con el promotor junto con ARN polimerasa. El activador consta de una proteína con un nucleótido enlazado llamado AMPc (adenosín monofosfato cíclico). Cuando hay glucosa en abundancia, se bloquea la síntesis de AMPc y el activador no se forma. Cuando la glucosa escasea, se fabrica AMPc. El activador se forma y se enlaza con el promotor de operón lac. Los genes del operón lac son transcritos con rapidez y las enzimas que metabolizan la lactosa se producen al máximo de velocidad.

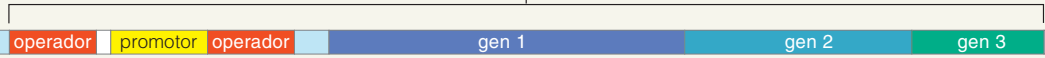
Intolerancia a la lactosa

Como otros mamíferos lactantes, los lactantes humanos viven de leche. Las células del recubrimiento del intestino delgado secretan lactasa, enzima que escinde la lactosa de la leche en los monosacáridos que constituyen sus subunidades. En la mayoría de las personas, la producción de lactasa comienza a declinar a los cinco años.

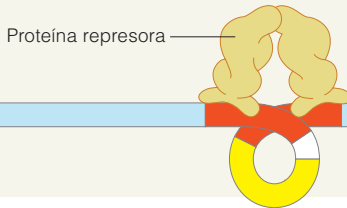
Después de eso se dificulta digerir la lactosa de los alimentos, afección llamada intolerancia a la lactosa.

Ausencia de lactosa

Operón de lactosa

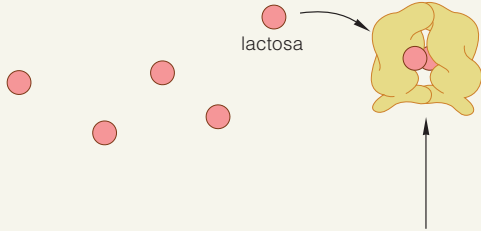


A El operón lac en el cromosoma de *E. coli*.



B En ausencia de lactosa, un represor se une con los dos operadores. Como este enlace impide que la ARN polimerasa se una al promotor, no ocurre la transcripción de los genes del operón.

Presencia de lactosa



C Cuando hay lactosa, parte de la misma se transforma a un tipo de azúcar que se enlaza con el represor. El enlace altera la forma del represor, de manera que libera los operadores. La ARN polimerasa puede así unirse con el promotor y transcribir los genes operón.

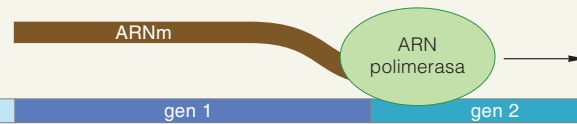


Figura 15.11 Animada Ejemplo del control de genes en procariontes: el operón de lactosa en un cromosoma bacteriano. El operón consta de un promotor flanqueado por dos operadores y tres genes para enzimas metabolizadoras de lactosa.

Investiga: ¿Qué porción del operón se une con la ARN polimerasa en presencia de la lactosa?

Respuesta: El promotor

La lactosa no es absorbida directamente por el intestino. Por tanto, si no se descompone en el intestino delgado termina en el intestino grueso, el cual alberga a *E. coli* y otros procariontes. Estos organismos residentes responden al abundante suministro de azúcar poniendo a funcionar sus operones lac. El dióxido de carbono, metano, hidrógeno y otros productos gaseosos de las diversas reacciones de fermentación se acumulan con rapidez en el intestino grueso, distendiendo sus paredes y provocando dolor. Los otros productos de su metabolismo (carbohidratos no digeridos) alteran el equilibrio de solutos y agua en el intestino grueso, ocasionando diarrea.

No todo el mundo es intolerante a la lactosa. Muchas personas llevan una mutación en uno de los genes responsable de la desactivación programada de lactasa. Esta mutación es autosómica dominante (sección 12.2), de modo que aun los heterocigotos fabrican suficiente lactasa para continuar bebiendo leche sin problemas hasta la etapa adulta.



Para repasar en casa

¿Tienen los procariontes controles para la expresión de genes?

■ En los procariontes, los principales controles de expresión de genes regulan la transcripción en respuesta a cambios en disponibilidad de nutrientes y otras condiciones externas.

Las proteínas BRCA promueven la transcripción de genes que codifican algunas enzimas de reparación del ADN (sección 13.3). Cualquier mutación que altere esta función también modifica la capacidad de la célula para reparar su ADN dañado, lo cual aumenta la probabilidad de que se acumulen otras mutaciones que den inicio al cáncer (sección 14.5).

Las proteínas BRCA también se unen con receptores para las hormonas estrógeno y progesterona, que abundan en los tejidos de mama y ovarios. Este enlace regula la transcripción de los genes de factor de crecimiento. Entre otras cosas, los factores de crecimiento (sección 9.5) estimulan la división de las células durante la renovación cíclica normal de los tejidos de mama y ovario. Cuando una mutación impide que la proteína BRCA pueda unirse con los receptores hormonales, se produce un exceso de factores de crecimiento. La división celular se descontrola y el desarrollo del tejido se desorganiza; en otras palabras, se desarrolla cáncer.

Recientemente dos grupos de investigadores, uno del Instituto de Cáncer Dana-Farber de Harvard y el otro de la Universidad de Milán, encontraron que la ubicación de ARN XIST es anormal en las células de cáncer de mama, en las cuales están activos ambos cromosomas X.

¿Por qué opción votarías?

Algunas mujeres con alto riesgo de desarrollar cáncer de mama optan por su extirpación preventiva. Sin embargo, muchas de ellas nunca desarrollarían cáncer. ¿Crees que esta intervención quirúrgica debería restringirse a casos de tratamiento de cáncer? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea.

Parece lógico que la presencia de dos cromosomas X activos se relacione con la expresión genética anormal en células de cáncer de mama y ovarios, pero aún no se ha descubierto el motivo por el cual el ARN XIST no mutado no está ubicado adecuadamente en dichas células.

Parte de la respuesta podrían ser mutaciones en el gen *BRCA1*. El gen *BRCA1* o *BRCA2* mutado suele encontrarse en las células de cáncer de mama y ovarios. Unos investigadores de Harvard encontraron que la proteína BRCA1 se asocia físicamente con ARN XIST. También pudieron restaurar la ubicación correcta de ARN XIST y la inactivación correcta del cromosoma X, con lo cual reestablecieron el funcionamiento de BRCA1 en células de cáncer de mama.

Resumen

Sección 15.1 Los genes que usa la célula dependen del tipo de organismo, del tipo de célula, de los factores dentro y fuera de la misma y, en especies multicelulares complejas, de la etapa de desarrollo del organismo.

Los controles de la expresión genética son parte de la homeostasis en todos los organismos. También impulsan el desarrollo de eucariontes multicelulares. Todas las células de un embrión comparten los mismos genes. A medida que los distintos linajes celulares usan diferentes subconjuntos de genes durante el desarrollo, se especializan por el proceso llamado **diferenciación**. Los tejidos y órganos en el adulto son formados por células especializadas.

Diferentes moléculas y procesos rigen cada paso desde la transcripción de un gen hasta el aporte del producto del gen a su destino final. La generalidad de los controles operan durante la transcripción; los **factores de transcripción** del tipo de **activadores** y **represores** influyen en la transcripción al unirse con promotores, **aumentadores** (*enhancers*) u otras secuencias del ADN.

- Usa la animación de CengageNOW para revisar los puntos de control de la expresión genética.

Sección 15.2 En los mamíferos de sexo femenino, la mayor parte de los genes de uno de sus dos cromosomas X queda inaccesible de manera permanente. Esta **inactivación del cromosoma X** equilibra la expresión genética entre sexos (**compensación de dosis**).

En las plantas, tres conjuntos de **genes maestros** dirigen la diferenciación celular en los verticilos del brote floral (**modelo ABC**).

- Usa la animación de CengageNOW para ver de qué manera los controles de la expresión genética afectan el desarrollo de los eucariontes.

Sección 15.3 Experimentos knockout (de inactivación), incluyendo **genes homeóticos** en moscas de la fruta (*Drosophila melanogaster*), revelaron controles locales de la expresión genética que rigen el desarrollo embrionario de todos los cuerpos complejos y multicelulares, un proceso llamado **patrón de formación**. Diversos genes maestros se expresan localmente en diferentes partes del embrión. A medida que éste se desarrolla, sus pro-

ductos se difunden por el embrión afectando la expresión de otros genes maestros, que a su vez afectan la expresión de otros, y así sucesivamente. Estas cascadas de productos de genes maestros forman un mapa espacial dinámico de gradientes empalmados que abarca todo el cuerpo del embrión. Las células del mismo se diferencian según su ubicación en el mapa.

Sección 15.4 La mayor parte de los controles de genes procariontes ajustan las tasas de transcripción en respuesta a las condiciones ambientales, en particular la disponibilidad de nutrientes. El **operón** de lactosa rige la expresión de tres genes activos en el metabolismo de lactosa. Dos **operadores** que flanquean al promotor constituyen sitios de unión para un represor que bloquea su transcripción.

- Usa la animación de CengageNOW para explorar la estructura y el funcionamiento del operón de lactosa.

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

- La expresión de determinado gen depende de _____.
a. el tipo de organismo c. el tipo de célula
b. las condiciones ambientales d. todos los anteriores
- La expresión genética en células de los eucariontes multicelulares cambian en respuesta a _____.
a. las condiciones en c. el funcionamiento de
el exterior de la célula operones
b. los productos de genes d. a y b
maestros
- El enlace de _____ con _____ en el ADN puede aumentar la tasa de transcripción de genes específicos.
a. activadores; promotores c. represores; operadores
b. activadores; d. tanto a como b
aumentadores (*enhancers*)
- Las proteínas que influyen en la expresión de genes al unirse con el ADN se llaman _____.
a. activadores; promotores c. represores; operadores
b. activadores; d. tanto a como b
aumentadores (*enhancers*)
- Los cromosomas politénicos se forman en células que _____.
a. tienen muchos cromosomas c. son poliploides
b. están fabricando mucha d. b y c son correctas
proteína

Ejercicio de análisis de datos

La investigación de la correlación entre mutaciones específicas que ocasionan cáncer y el riesgo de mortalidad en los humanos constituye un reto, en parte porque a cada paciente de cáncer se le da el mejor tratamiento disponible en ese momento. No hay pacientes de cáncer “no tratados de control”, y los mejores tratamientos se modifican con rapidez a medida que se dispone de nuevos fármacos y se realizan nuevos descubrimientos.

En la figura 15.12 se muestra un estudio en el que a 442 mujeres diagnosticadas con cáncer de mama se les examinó para mutaciones de *BRCA*, dando seguimiento a sus tratamientos y progreso de su enfermedad durante varios años. Todas las mujeres del estudio tenían por lo menos dos parientes cercanos afectadas, de modo que el riesgo de desarrollar cáncer de mama a causa de un factor hereditario se estimó como más alto en ellas que en la población en general.

- De acuerdo con este estudio, ¿cuál es el riesgo de una mujer de morir de cáncer de mama cuando dos de sus parientes cercanos lo padecen?
- ¿Cuál es su riesgo de morir de cáncer si es portadora de un gen *BRCA1* mutado?
- ¿Es más peligrosa la mutación *BRCA1* o *BRCA2* en los casos de cáncer de mama?
- ¿Qué datos adicionales necesitarías para llegar a una conclusión sobre la eficacia de una intervención quirúrgica preventiva?

Mutaciones <i>BRCA</i> en mujeres diagnosticadas con cáncer de mama				
	<i>BRCA1</i>	<i>BRCA2</i>	Sin mutación <i>BRCA</i>	Total
Número total de pacientes	89	35	318	442
Edad promedio en el diagnóstico	43.9	46.2	50.4	
Mastectomía preventiva	6	3	14	23
Ooforectomía preventiva	38	7	22	67
Número de muertes	16	1	21	38
Porcentaje que murió	18.0	2.8	6.9	8.6

Figura 15.12 Resultados de un estudio realizado en el 2007 para investigar las mutaciones *BRCA* en mujeres diagnosticadas con cáncer de mama. Todas las mujeres del estudio tenían historia familiar de cáncer de mama.

Algunas de ellas se sometieron a mastectomía preventiva (eliminación de mamas no cancerosas) en el curso de su tratamiento. Otras se sometieron a ooforectomía preventiva (eliminación quirúrgica de los ovarios) para evitar la posibilidad de sufrir cáncer de ovario.

- Los controles de la expresión de genes eucariontes guían _____.
 - la selección natural
 - la disponibilidad de nutrientes
 - el desarrollo
 - todos los anteriores
- Incontinentia pigmenti* es un ejemplo raro de _____.
 - herencia autosómica dominante ligada a X
 - pigmentación desigual en humanos
- Según el modelo ABC _____.
 - los antecedentes desencadenan comportamiento que tienen consecuencias
 - tres conjuntos de genes maestros (A, B, C) controlan la formación de flores
 - el gen A afecta al gen B, que a su vez afecta al gen C
 - tanto b como c
- Durante la inactivación del cromosoma X, _____.
 - las células femeninas dejan de presentar actividad
 - el ARN recubre los cromosomas
 - se forman pigmentos
 - tanto a como b
- Una célula con un cuerpo de Barr _____.
 - es procarionte
 - es de un mamífero hembra
 - es una célula sexual
 - está infectada por el virus de Barr
- Los productos de genes homeóticos _____.
 - flanquean a un operón bacteriano
 - elaboran un mapa del plan corporal general de los embriones
 - controlan la formación de partes específicas del cuerpo
- Los experimentos *knockout* _____ los genes.
 - suprimen
 - inactivan
 - expresan
 - a o b
- La expresión de genes en células procariontes cambia en respuesta a _____.
 - activadores; promotores
 - activadores; aumentadores (enhancers)
 - represores; operadores
 - tanto a como c
- Un promotor y un conjunto de operadores que controlan el acceso a dos o más genes procariontes es _____.

- Relaciona los términos de la columna de la izquierda con su descripción más adecuada.

_____ genes ABC	a. su producto es un ARN de gran tamaño
_____ gen XIST	b. es un sitio de unión para un represor
_____ operador	c. las células se especializan
_____ cuerpo de Barr	d. adiciones de $-\text{CH}_3$ al ADN
_____ diferenciación	e. cromosoma X inactivado
_____ metilación	f. rigen el desarrollo de las flores

■ Visita [CengageNOW](#) para encontrar preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

- A diferencia de la mayor parte de los roedores, los cobayos están bien desarrollados cuando nacen y a los pocos días ya pueden alimentarse de pasto, verduras y vegetales. Supongamos que un criador decide separar los cobayos bebés de sus madres tres semanas después de su nacimiento. Desea criar a machos y hembras en diferentes jaulas, pero tiene problemas para identificar el sexo de los cobayos jóvenes. Sugiere de qué manera un examen rápido al microscopio podría ayudarle a identificar las hembras.
- Los gatos calicó (tricolor) casi siempre son hembras. Los gatos calicó macho son muy poco comunes y a menudo son estériles. ¿A qué se debe esto?
- Gerardo aisló una cepa de *E. coli*, en la cual una mutación impidió la capacidad del activador AMPc para enlazarse con el promotor del operón de lactosa. ¿Cómo afectará esta mutación la transcripción del operón de lactosa cuando las células de *E. coli* sean expuestas a las siguientes condiciones?
 - Haya disponibilidad de lactosa y glucosa.
 - Haya lactosa disponible pero no glucosa.
 - No haya disponibilidad de lactosa ni de glucosa.

Estudio y manipulación de genomas

IMPACTOS Y PROBLEMAS

¿Arroz dorado o alimentos transgénicos?

La vitamina A es necesaria para tener buena visión, para el crecimiento y la inmunidad. Un niño pequeño puede obtenerla en suficientes cantidades comiendo una zanahoria cada pocos días; sin embargo, alrededor de 140 millones de niños de menos de seis años padecen problemas graves de salud debido a deficiencia de vitamina A. Estos niños no crecen como deberían, y sucumben fácilmente a las infecciones. Hasta 500,000 de ellos experimentan ceguera por deficiencia de vitamina A y la mitad de ellos muere un año después de perder la vista.

No es una coincidencia que las poblaciones con mayor incidencia de deficiencia de vitamina A también sean las más pobres. Las personas de esas poblaciones tienden a consumir menos productos animales, verduras o frutas, y todos esos alimentos son fuentes ricas en vitamina A. Para corregir y prevenir la deficiencia de vitamina A, bastaría complementar su dieta con estos alimentos, pero los cambios de hábitos dietéticos a menudo se ven limitados por las tradiciones culturales y la pobreza. Los problemas políticos y económicos impiden el éxito de los programas de complementación con vitaminas a largo plazo.

Los genetistas Ingo Potrykus y Peter Beyer quisieron ayudar a este sector de la población mejorando el valor nutricional del arroz. ¿Y por qué escogieron el arroz? El motivo es que consti-

tuye un alimento básico para tres mil millones de personas en países de escasos recursos a nivel mundial. Su economía, sus tradiciones y su cocina se basan en cultivar y consumir arroz.

De modo que cultivar y consumir arroz que contenga suficiente vitamina A para prevenir las enfermedades sería compatible con los métodos agrícolas predominantes y las preferencias dietéticas tradicionales.

El cuerpo puede transformar fácilmente el betacaroteno, un pigmento fotosintético color naranja, en vitamina A. Sin embargo, obtener granos de arroz con betacaroteno se encuentra más allá del campo de los métodos convencionales de cultivo de plantas. Por ejemplo, las semillas de maíz (mazorcas) fabrican y almacenan betacaroteno, pero ni el mejor jardinero puede inducir que las plantas de arroz se crucen con plantas de maíz.

Potrykus y Beyer modificaron genéticamente plantas de arroz para que fabricaran betacaroteno en sus semillas, dando así origen al arroz dorado (figura 16.1). Como muchos otros organismos, genéticamente modificados (OGM o GMO's por sus siglas en inglés), el arroz dorado es transgénico, lo cual significa que lleva genes de una especie distinta. Los OGM se fabrican en el laboratorio, no en las granjas, pero constituyen una extensión de las prácticas de crianza empleadas durante miles de años para obtener nuevas plantas y nuevos tipos de animales a partir de especies salvajes.

Nadie desea que los niños sufran o mueran. Sin embargo, muchos se oponen al uso de organismos genéticamente modificados. Algunos se preocupan de que nuestra aptitud para manejar la genética haya sobrepasado nuestra capacidad para evaluar los posibles impactos. ¿Deberíamos tener más cautela al respecto? Dos investigadores crearon una manera de impedir que millones de niños mueran. ¿Cuánto riesgo deberíamos tomar como sociedad para ayudar a esos niños?

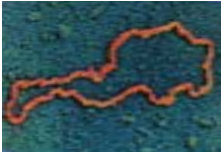
En la actualidad, los genetistas tienen claves moleculares que les dan acceso al reino de la herencia. Como verás, lo que han descubierto ya produce impacto sobre la vida en la biosfera.



¡Mira el video! Figura 16.1 El arroz dorado, un milagro de la ciencia moderna. (a) La deficiencia de vitamina A es común en el sudeste de Asia y otras regiones donde las personas se alimentan principalmente de arroz.

(b) Las plantas de arroz con genes artificialmente injertados sintetizan y almacenan el pigmento betacaroteno en sus semillas o granos de arroz. Los granos del arroz dorado podrían ayudar a prevenir la deficiencia de vitamina A en países en desarrollo. Compáralos con los granos de arroz no modificados en la figura (c).

Conceptos básicos



Clonación del ADN

Los investigadores habitualmente fabrican ADN recombinante pegando y cortando ADN de diferentes especies. Los plásmidos y otros vectores pueden llevar ADN extraño al interior de las células hospederas. [Sección 16.1](#)



Una aguja en un pajar

Los investigadores manipulan los genes blanco aislando y fabricando muchas copias de determinados fragmentos de ADN. [Sección 16.2](#)



Descifrar fragmentos de ADN

La determinación de la secuencia revela el orden lineal de nucleótidos en un fragmento de ADN. El *fingerprinting* de ADN constituye un arreglo singular de secuencias de ADN de cada individuo. [Secciones 16.3, 16.4](#)



Mapeo y análisis de genomas completos

La genómica es el estudio de los genomas. Los esfuerzos para terminar la secuencia y comparar los diferentes genomas nos ofrecen comprensión acerca de nuestros genes. [Sección 16.5](#)



Uso de nuevas tecnologías

La ingeniería genética o modificación dirigida de los genes de un organismo se emplea actualmente en la investigación y está siendo probada en aplicaciones médicas. Continúa dando lugar a problemas éticos. [Secciones 16.6–16.10](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Este capítulo se basa en explicaciones anteriores sobre la estructura del ADN (sección 13.2), y las moléculas y procesos que permiten la replicación del mismo (13.3).
- Repasaremos el ARNm (14.3) y los bacteriófagos (13.1) en el contexto de clonación del ADN.
- La expresión genética (14.1) y los experimentos *knockout* son conceptos importantes de ingeniería genética, sobre todo en su aplicación a los trastornos genéticos humanos (12.7).
- Sería conveniente que repases los triglicéridos (3.4) y la lignina (4.12).
- También veremos más ejemplos de qué manera se emplean moléculas emisoras de luz (6.5) como marcadores (2.2) en investigación.

¿Por qué opción votarías? Los alimentos empacados en Estados Unidos deben portar una etiqueta de contenido nutricional, pero no hay tal requisito para indicar que los alimentos son modificados genéticamente. ¿Consideras que los distribuidores de alimentos deberían identificar los productos preparados a partir de plantas o ganado genéticamente modificados? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- Los investigadores cortan el ADN de diferentes fuentes y después juntan los fragmentos resultantes.
- Los vectores de clonación pueden llevar ADN extraño a células huésped.
- Conexiones con Bacteriófagos 13.1, Apareamiento de bases 13.2, ligasa de ADN 13.3, ARNm 14.3, Intrones 14.3.

Cortar y Pegar

En la década de 1950, la emoción acerca del descubrimiento de la estructura del ADN dio lugar a frustración: nadie podía determinar el orden de los nucleótidos en una molécula de ADN. Identificar una sola base entre miles o millones de otras fue un gran reto técnico.

Un descubrimiento aparentemente no relacionado ofreció una solución. Algunos tipos de bacterias se resisten a la infección por bacteriófagos, los cuales son virus que inyectan su ADN a las células bacterianas. Werner Arber, Hamilton Smith y colaboradores descubrieron que enzimas especiales dentro de la bacteria cortan el ADN de cualquier bacteriófago inyectado antes de darle oportunidad de integrarse a su cromosoma bacteriano.

Las enzimas restringen el crecimiento de bacteriófagos; de allí su nombre, **enzimas de restricción**. Una enzima de este tipo corta el ADN en el sitio en que ocurre una secuencia específica de nucleótidos. Por ejemplo, la enzima *EcoRI* (nombrada así por el organismo del cual se aisló, *E. coli*) corta el ADN únicamente en la secuencia GAATTC (figura 16.2a).

Otras enzimas de restricción cortan diferentes secuencias. Muchas de ellas dejan colas de cadena única o “extremos pegajosos” sobre los fragmentos de ADN (figura 16.2b). Los investigadores observaron que los extremos pegajosos complementarios efectúan el apareamiento de bases, sin importar el origen del ADN (figura 16.2a).

La ligasa de ADN acelera la formación de enlaces covalentes entre extremos pegajosos complementarios en una mezcla de fragmentos de ADN (figura 16.2d). De este modo, con ayuda de enzimas de restricción adecuadas y de ligasa de ADN, los investigadores pueden cortar y pegar el ADN

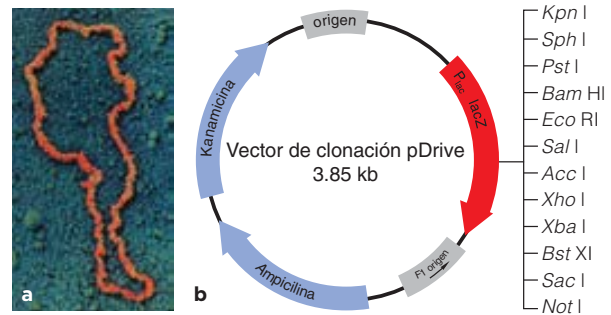
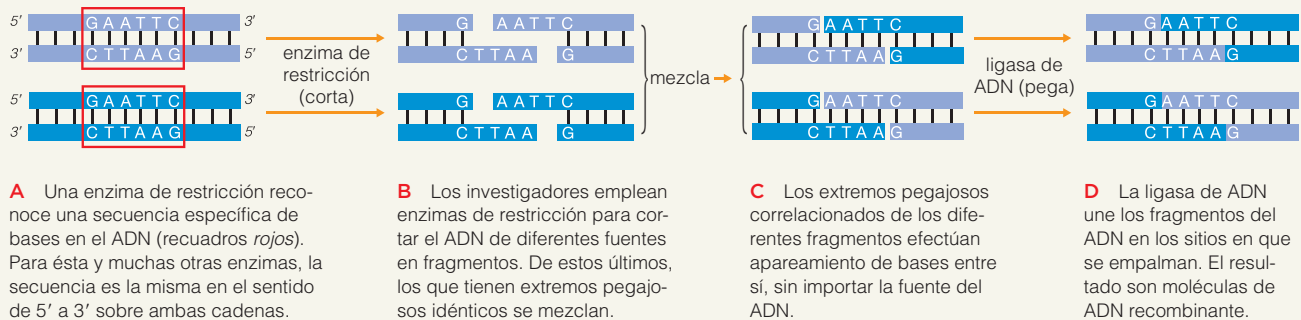


Figura 16.3 Vectores de clonación. (a) Microfotografía de un plásmido. (b) Vector comercial de plásmido de clonación. Las secuencias de reconocimiento de enzimas de restricción se indican a la derecha con el nombre de la enzima que las corta. Los investigadores insertan ADN extraño al vector en estos sitios.

Los genes bacterianos permiten a los investigadores identificar las células huéspedes que captan un vector con ADN insertado. Este vector lleva dos genes de resistencia a los antibióticos (púrpura) y el operón de lactosa (rojo).

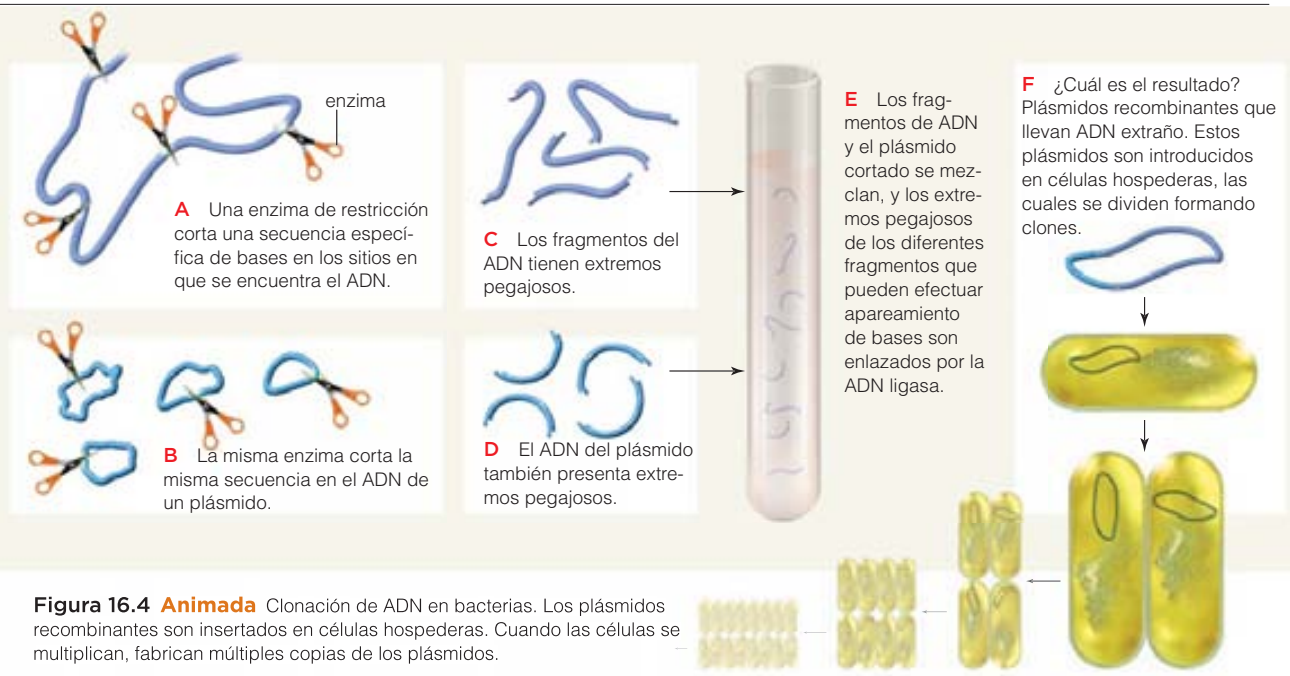
de diferentes organismos. El resultado es **ADN recombinante**, una molécula híbrida formada por ADN de dos o más organismos.

Fabricar ADN recombinante es el primer paso en la **clonación del ADN**, la cual consta de un conjunto de métodos de laboratorio donde se emplean células vivas para producir muchas copias de fragmentos específicos de ADN.

Por ejemplo, los investigadores a menudo insertan fragmentos específicos de ADN en **plásmidos**, que son pequeños círculos de ADN bacteriano independiente del cromosoma (figura 16.3a). Antes de que una bacteria se divida, copia su cromosoma y cualquier plásmido, de modo que las células descendientes reciben una copia de cada uno. Si el plásmido lleva un fragmento de ADN extraño, éste se copia y distribuye a las células descendientes junto con el plásmido.

De este modo los plásmidos pueden transformarse en **vectores de clonación**, moléculas que llevan ADN extraño a células hospederas (figura 16.3b). Una célula hospedera que capta un vector de clonación puede ser cultivada en el laboratorio para producir una gran población de células

Figura 16.2 Preparación de ADN recombinante.

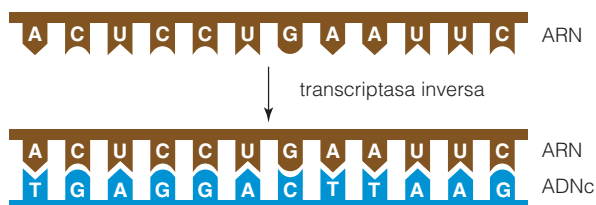


las genéticamente idénticas llamadas **clones**. Cada clon contiene una copia del vector y el ADN extraño que lleva (figura 16.4). Después los investigadores cosechan el ADN de los clones y lo emplean en experimentos.

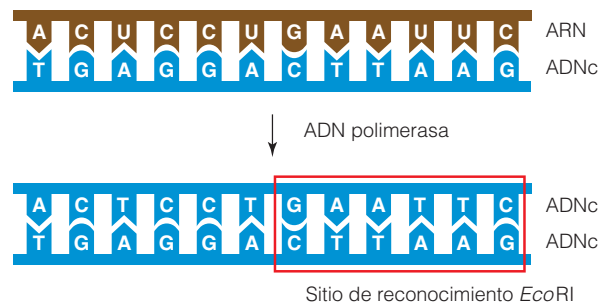
Clonación de ADNc

El ADN eucarionte, como recordarás, contiene intrones. A menos que se trate de una célula eucarionte, es difícil saber qué partes del ADN codifican productos genéticos y cuáles no. Los investigadores que estudian genes eucariontes y su expresión trabajan con ARNm, porque los intrones ya han sido cortados (sección 14.3).

El ARN mensajero no puede ser clonado directamente, porque las enzimas de restricción y la ADN ligasa cortan y pegan únicamente el ADN de doble cadena. Sin embargo, el ARNm puede emplearse como patrón para fabricar ADN de doble cadena en un tubo de ensayo. La **transcriptasa inversa**, una enzima de replicación de ciertos tipos de virus, transcribe el ARNm a ADN. Esta enzima emplea el ARNm como patrón para ensamblar una cadena de ADN complementario, o **ADNc**:



La ADN polimerasa que se agrega a la mezcla retira el ADN de la molécula híbrida a medida que copia el ADNc en una segunda cadena de ADN. El resultado es una copia de ADN de doble cadena del ARNm original:



Como cualquier otro ADN, el ADNc de doble cadena puede cortarse con enzimas de restricción, y los fragmentos pueden unirse a un vector de clonación mediante la acción de la ligasa de ADN.

Para repasar en casa

¿Qué es la clonación de ADN?

■ En la clonación de ADN se emplean células vivas para fabricar copias idénticas de un determinado fragmento de ADN. Las enzimas de restricción cortan el ADN en fragmentos, después la ADN ligasa sella dichos fragmentos en vectores de clonación. El resultado son moléculas de ADN recombinante.

■ Un vector de clonación que contiene ADN extraño puede penetrar en una célula viva. Ésta puede dividirse dando lugar a grandes poblaciones de células genéticamente idénticas (clones), cada una con una copia del ADN extraño.

16.2 De montones de paja a agujas

■ Las bibliotecas de ADN y la reacción en cadena de polimerasa (PCR) ayudan a los investigadores a aislar determinados fragmentos del ADN.

■ Conexiones con Marcadores 2.2, Apareamiento de bases 13.2.

A Células bacterianas individuales procedentes de una biblioteca de ADN se diseminan sobre la superficie de un medio sólido de crecimiento. Las células se dividen una y otra vez formando colonias: grupos de millones de células hijas genéticamente idénticas.



B Algunas células de cada colonia se pegan a un pedazo de papel especial que se oprime sobre la superficie del medio de crecimiento.



C El papel se remoja en una solución para romper las células y liberar su ADN, el cual se adhiere al papel formando manchas que simulan la distribución de las colonias.



D Se agrega una sonda al líquido que baña el papel. La sonda se hibridiza (se pega) únicamente a las manchas de ADN que contienen secuencias de bases complementarias.



E La sonda enlazada forma una mancha. Aquí, una mancha radioactiva oscurece la placa de rayos X. La posición de la mancha en la película se compara con las posiciones de todas las colonias bacterianas originales. Las células de la colonia que constituyen la mancha se cultivan y se cosecha el ADN que contienen.

Todo el material genético (el **genoma**) de un organismo por lo regular incluye cientos o miles de genes. Para estudiar o manipular uno de estos genes, los investigadores primero deben separarlo de los demás.

Los investigadores pueden aislar un gen cortando el ADN de un organismo en pedazos y clonándolos. El resultado es una biblioteca genómica, un conjunto de clones que colectivamente albergan todo el ADN del genoma. Los investigadores también pueden cosechar ARNm, fabricar copias de ADNc del mismo, y después clonar el ADNc para formar una biblioteca de ADNc. La biblioteca del ADNc representa solamente los genes que se expresaban en el momento que se cosechó ARNm.

Las bibliotecas genómica y de ADNc son **bibliotecas de ADN**, conjuntos de células que albergan varios fragmentos de ADN clonados. En estas bibliotecas, una célula que alberga un gen de interés específico quizás esté mezclada con miles o millones de otras que no lo alberguen. Como todas las células son similares es difícil que los investigadores encuentren ese clon entre todos los demás —es como buscar una aguja en un pajar.

Usar una sonda es útil. Una **sonda** es un fragmento de ADN marcado (sección 2.2). Los investigadores diseñan sondas complementarias a la secuencia de interés de ADN. Por ejemplo, podrían sintetizar un oligómero (una cadena corta de nucleótidos) con base en una secuencia conocida de ADN, y después unir un grupo fosfato radioactivo a él.

La secuencia de nucleótidos de la sonda es complementaria a la del gen de interés, de modo que la sonda puede aparearse con las bases de dicho gen. El apareamiento de bases entre ADN (o ADN y ARN) de más de una fuente se llama **hibridación de ácido nucleico**. Una sonda mezclada con ADN de una biblioteca se hibridiza (se pega) con el gen de interés (figura 16.5). Los investigadores localizan con precisión un clon que alberga el gen, detectando el marcador de la sonda. Se cultiva el clon, de modo que se forma una población enorme de células genéticamente idénticas. A continuación se extrae el ADN de todas ellas.

Amplificación considerable: PCR

Los investigadores pueden aislar y producir en masa un determinado fragmento de ADN sin clonación. Para ello emplean la reacción en cadena de polimerasa o **PCR** por sus siglas en inglés (Polymerase Chain Reaction). Esta serie de reacciones de ciclos caliente y frío emplea una ADN polimerasa tolerante al calor para copiar un fragmento de ADN y formar miles de millones del mismo.

La PCR puede transformar una aguja en un pajar (esa millonésima de fragmento de ADN) en una gran pila de agujas con poca paja (figura 16.6). El material inicial para la

Figura 16.5 Animada Hibridación del ácido nucleico. En este ejemplo, una sonda radioactiva ayuda a identificar una colonia de bacterias que contiene la secuencia marcada de ADN.

PCR es una muestra de ADN que tiene por lo menos una molécula de la secuencia de interés. Podría ser ADN de una mezcla de 10 millones de diferentes clones, un espermatozoide, un cabello encontrado en la escena de un crimen o una momia. En esencia, cualquier muestra que tenga ADN puede ser empleada para PCR.

Primero, el material inicial se mezcla con ADN polimerasa, nucleótidos y los **cebadores** (*primers*). Estos últimos son oligómeros que se aparean con las bases de ADN en determinada secuencia —aquí, en cualquiera de los extremos del ADN por amplificar.

Los investigadores exponen la mezcla de reacción a ciclos repetidos de temperaturas altas y bajas. Las temperaturas altas rompen los puentes de hidrógeno que mantienen unidas las dos cadenas de la doble hélice del ADN (sección 13.2). Durante el ciclo de alta temperatura, cada molécula del ADN de doble cadena se desenrolla y queda como una cadena única. Durante el ciclo de baja temperatura, las cadenas únicas de ADN se hibridizan con compañeros complementarios, y se forma de nuevo un ADN de doble cadena.

La mayor parte de la ADN polimerasa es destruida por las altas temperaturas necesarias para separar las cadenas de ADN. El tipo que se emplea en las reacciones de PCR, *Taq* polimerasa, procede de *Thermus aquaticus*. Esta especie de bacteria vive en aguas supertermales (introducción del capítulo 20), de modo que su polimerasa necesariamente es tolerante al calor. Igual que otras ADN polimerasas, la *Taq* polimerasa reconoce los cebadores (*primers*) hibridizados como sitios para iniciar la síntesis de ADN. Durante un ciclo de baja temperatura, comienza a sintetizar ADN donde los cebadores se han hibridizado con la cadena patrón o templado. La síntesis procede a lo largo de la cadena patrón hasta que la temperatura aumenta y el ADN se separa en cadenas únicas. El ADN recién sintetizado es una copia del deseado.

Cuando la mezcla se enfría, los cebadores vuelven a hibridizarse y se inicia de nuevo la síntesis de ADN. En cada ciclo de temperatura, el número de copias del ADN deseado puede duplicarse. Transcurridos aproximadamente treinta ciclos de PCR, la cantidad de moléculas patrón quizá se haya amplificado unas mil millones de veces.

Para repasar en casa

¿Cómo es posible que los investigadores estudien un gen en el contexto de muchos de ellos?

- Los investigadores fabrican bibliotecas de ADN o emplean técnicas como PCR para aislar un gen de los diversos genes que forman el genoma.
- Las sondas permiten identificar un clon que alberga un fragmento de interés de ADN entre muchos otros clones en la biblioteca de ADN.
- La PCR, o reacción en cadena de polimerasa, incrementa con rapidez el número de moléculas de determinado fragmento de ADN.

Figura 16.6 Animada Dos rondas de PCR. Treinta ciclos de esta reacción en cadena de polimerasa pueden aumentar el número de moléculas patrón de ADN inicial hasta mil millones de veces.

A El patrón de ADN (*púrpura*) se mezcla con cebadores (*primers*) (*rojo*), nucleótidos libres y una *Taq* ADN polimerasa tolerante al calor.

B Cuando se calienta la mezcla, las cadenas de ADN se separan. Al enfriarse, algunos cebadores (*primers*) forman puentes de hidrógeno con el patrón de ADN.

C La *Taq* polimerasa emplea los cebadores (*primers*) para iniciar la síntesis, y se forman cadenas complementarias de ADN. La primera ronda de PCR ha finalizado.

D La mezcla se calienta de nuevo, y todo el ADN se separa en cadenas únicas. Al enfriar la mezcla, algunos de los cebadores (*primers*) forman puentes de hidrógeno con el ADN.

E La *Taq* polimerasa usa los cebadores (*primers*) para iniciar la síntesis de ADN, se forman cadenas complementarias de ADN. Se ha completado la segunda ronda de PCR.

En cada ronda se puede duplicar el número de moléculas de ADN. Transcurridas 30 rondas, la mezcla contiene grandes cantidades de fragmentos de ADN, todos ellos copias del patrón de ADN.

16.3 Secuencia del ADN

- La determinación de la secuencia del ADN revela el orden de bases nucleotídicas en un fragmento de ADN.
- Conexiones con Marcadores 2.2, Nucleótidos 13.2, Replicación del ADN 13.3.

El orden de bases nucleotídicas en un fragmento de ADN determinado es la **secuencia del ADN**. El método más empleado para determinar la secuencia del ADN es similar a la replicación de ADN, en tanto que el fragmento de ADN se emplea como patrón o templado para síntesis del ADN.

Los investigadores mezclan un templado de ADN con nucleótidos, ADN polimerasa y un *primer* o cebador que se hibridiza con el ADN. Comenzando en el cebador, la polimerasa une nucleótidos libres en una nueva cadena de ADN según el orden que dicta la secuencia del patrón.

A El fragmento de ADN cuya secuencia se va a determinar se mezcla con el cebador (*primer*), ADN polimerasa y nucleótidos. La mezcla también incluye los cuatro dideoxinucleótidos marcados con cuatro pigmentos de color distinto.

B La polimerasa usa el ADN como patrón para sintetizar nuevas cadenas una y otra vez. La síntesis de cada nueva cadena se detiene cuando se agrega un dideoxinucleótido.

C Al final de la reacción hay muchas copias truncadas del ADN patrón en la mezcla.

E Una computadora detecta y registra el color de cada banda en el gel. El orden de colores de las bandas representa la secuencia del ADN patrón.



Figura 16.8 Animada La secuencia del ADN. Los investigadores usan una reacción de replicación de ADN modificada para determinar el orden de bases nucleotídicas en un fragmento de ADN.

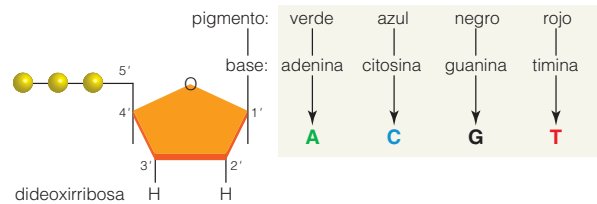


Figura 16.7 Estructura de un dideoxinucleótido. Cada una de las cuatro bases está marcada con un pigmento de distinto color.

La ADN polimerasa une un nucleótido a una cadena de ADN únicamente en el grupo hidroxilo del carbono 3' de la cadena (sección 13.3). La mezcla de reacción incluye cuatro tipos de dideoxinucleótidos que no tienen grupo hidroxilo en su carbono 3' (figura 16.7). Durante la reacción de secuenciación, una polimerasa agrega al azar un nucleótido regular o un dideoxinucleótido al extremo de una cadena de ADN en crecimiento. Si agrega un dideoxinucleótido, el carbono 3' de la cadena no tendrá un grupo hidroxilo, de modo que la síntesis de la cadena termina allí (figura 16.8a,b).

Transcurridos unos 10 minutos, habrá millones de fragmentos de ADN de todas las longitudes; la mayor parte de ellos serán copias incompletas del ADN patrón. Todas las copias terminan con uno de los cuatro dideoxinucleótidos (figura 16.8c). Por ejemplo, habrá muchas copias de diez pares de bases de longitud del patrón en la mezcla. Si la décima base del patrón es adenina, cada uno de esos fragmentos terminará con una dideoxiadenina.

Los fragmentos son separados a continuación por **electroforesis**. Con esta técnica, un campo eléctrico jala todos los fragmentos de ADN a través de un gel semisólido. Los fragmentos de ADN de distinto tamaño se desplazan por el gel a diferente velocidad. A medida que el fragmento es más corto, se mueve más rápido, porque los fragmentos con esta característica pasan a través de las moléculas entrelazadas del gel más rápido que los más largos.

Todos los fragmentos de igual longitud se desplazan por el gel a la misma velocidad, de modo que forman bandas. Todos los fragmentos de una banda dada tienen el mismo dideoxinucleótido en su extremo. Cada uno de los cuatro tipos de dideoxinucleótido (A, C, G o T) lleva un marcador de pigmento de distinto color, y esos marcadores imparten color distintivo a las bandas (figura 16.8d). Cada color designa uno de los cuatro dideoxinucleótidos, de modo que el orden de las bandas coloridas del gel representa la secuencia del ADN.

Para repasar en casa

¿Cómo se determina el orden de nucleótidos en el ADN?

- Al efectuar la determinación de la secuencia del ADN, una cadena de ADN es replicada parcialmente. Se emplea electroforesis para separar los fragmentos de ADN resultantes, los cuales están identificados con marcadores, según su longitud.

16.4 *Fingerprinting* de ADN

■ Un individuo puede ser diferenciado de todos los demás por su patrón de *fingerprinting* de ADN.

Cada humano tiene un conjunto singular de huellas digitales. Además, igual que los miembros de otras especies que se reproducen sexualmente, cada quien tiene también **huellas de o *fingerprinting* de ADN**, un arreglo singular de secuencias de ADN. Más de 99% del ADN en todos los humanos es el mismo, pero el 1% restante es singular para cada individuo. Algunas de estas secuencias únicas se encuentran dispersas en el genoma humano como **repeticiones cortas en tándem**: muchas copias de la misma secuencia de 2 a 10 pares de bases, ubicadas una tras la otra a lo largo de un cromosoma.

Por ejemplo, el ADN de una persona podría contener quince repeticiones de las bases TTTTC en cierta ubicación. El ADN de otra persona podría presentar la secuencia TTTTC repetida dos veces en una misma ubicación. Cierta individuo podría tener diez repeticiones de CGG; mientras que otro podría tener cincuenta. Dichas secuencias repetitivas entran espontáneamente al ADN durante su replicación, y su número aumenta o disminuye con el transcurso de generaciones. La tasa de mutaciones es relativamente alta alrededor de las regiones con repetición en tándem.

El *fingerprinting* de ADN revela diferencias en las repeticiones en tándem de los individuos. Con esta técnica se emplea PCR para copiar una región de un cromosoma que se sabe presenta repeticiones en tándem de 4 o 5 nucleótidos. El tamaño del fragmento de ADN copiado difiere entre la mayoría de los individuos, porque el número de repeticiones en tándem en esa región también es distinto.

De este modo se pueden detectar diferencias genéticas entre individuos por electroforesis. Igual que en la determinación de secuencia del ADN, los fragmentos forman bandas según su longitud, a medida que migran por el gel. De manera típica, se prueban varias regiones de ADN cromosomal. Los patrones en banda resultantes en el gel de electroforesis constituyen la huella digital o *fingerprinting* de ADN del individuo, —la cual, para cualquier fin práctico, es única—. A menos que dos personas sean gemelos idénticos, la probabilidad de que tengan repeticiones en tándem idénticas incluso en tres regiones de ADN es de 1 en 1,000,000,000,000,000,000, o sea, de una en un quintillón, lo cual es mucho más que el número de habitantes de la Tierra.

Algunas gotas de sangre, semen o células de un folículo capilar en la escena de un crimen o de la ropa de un sospechoso proporcionan suficiente ADN para amplificarlo con PCR y determinar el *fingerprinting* de ADN (figura 16.9). Se ha determinado que las huellas digitales de ADN son exactas y no ambiguas, y se emplean a menudo como evidencia en la corte. Por ejemplo, actualmente se presentan de manera rutinaria huellas digitales de ADN como evidencia en disputas de paternidad. La técnica se usa con tal amplitud, no sólo para capturar a los culpables, sino para exonerar a los inocentes. En el momento de escribir este libro, la evidencia por *fingerprinting* de ADN ha ayudado a liberar a más de 160 personas inocentes que estaban en prisión.

El análisis por *fingerprinting* de ADN tiene muchas aplicaciones. Por ejemplo, sirvieron para identificar los restos de muchas víctimas del atentado en el World Trade Center de la ciudad de Nueva York, Estados Unidos, el 11 de septiembre del 2001. Confirmó que los huesos exhumados de una fosa poco profunda en Siberia pertenecían a cinco miembros de la familia imperial rusa, todos fusilados en secreto en 1918.

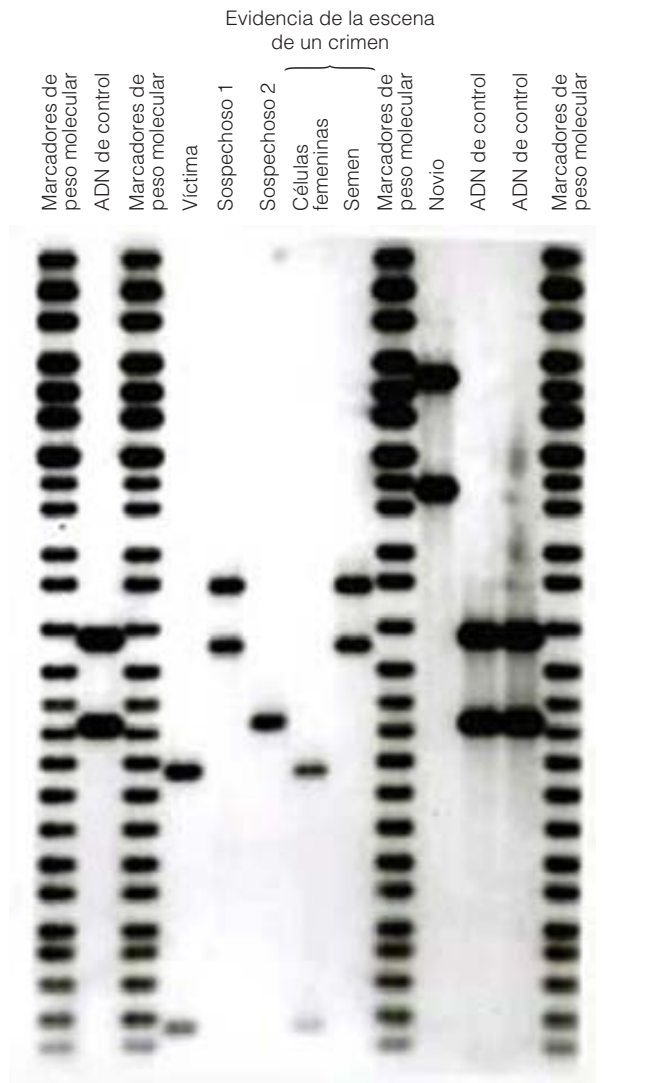


Figura 16.9 *Fingerprinting* de ADN en una investigación de asalto sexual. Una sola región corta de repetición en tándem fue amplificada a partir de evidencia obtenida en la escena del crimen: semen del perpetrador y células de la víctima. Las dos muestras fueron comparadas al amplificar la misma región de repetición en tándem del ADN de la víctima, el novio y dos sospechosos (1 y 2).

La foto muestra una imagen de rayos X del gel de electroforesis de un laboratorio forense. Las bandas más oscuras representan fragmentos de ADN de diferentes tamaños que fueron identificados con marcador radioactivo. Observa las tres muestras de ADN de control (para confirmar que el ensayo funcionó correctamente) y las cuatro muestras de referencia de tamaño. **Investiga:** ¿Quién fue el culpable?

Respuesta: El sospechoso 1

Los investigadores también emplean *fingerprinting* de ADN para estudiar dispersión de poblaciones en humanos y otros animales. Como sólo se requiere una mínima cantidad de ADN, dichos estudios no se limitan necesariamente a poblaciones vivas. Las repeticiones cortas en tándem sobre el cromosoma Y también se emplean para determinar relaciones genéticas entre parientes masculinos y descendientes y trazar la herencia étnica de un individuo.

16.5 Estudio de los genomas

- Comparar la secuencia del genoma humano contra el de otras especies nos permite entender cómo funciona el cuerpo humano.
- Conexiones con Triglicéridos 3.4, Descubrimiento de la estructura del ADN 13.2, Experimentos *knockout* 15.3.

El proyecto del genoma humano

Alrededor de 1986, las personas argumentaban acerca de la secuencia en el genoma humano. Muchas insistían en que descifrarla sería muy útil en medicina e investigación pura. Otras alegaban que determinar la secuencia implicaría utilizar fondos que podrían destinarse a investigaciones más urgentes y con más oportunidades de resultar exitosas. En esa época, determinar la secuencia de tres mil millones de bases parecía una tarea abrumadora: se requerían por lo menos seis millones de reacciones de secuencia, todas realizadas a mano. Dadas las técnicas disponibles, esta investigación tardaría más de cincuenta años en completarse.

Pero a medida que las técnicas mejoraron, fue posible determinar la secuencia de más bases en menos tiempo. Al poco rato se inventó la determinación automatizada (robótica) de la secuencia del ADN y el ensayo PCR. Ambas técnicas aún eran lentas y costosas, pero muchos investigadores percibieron su potencial. Aguardar a tecnologías más rápidas parecía la manera más eficaz de determinar la secuencia de tres mil millones de bases, ¿pero qué velocidad sería necesaria para iniciar el proyecto?

En 1987, compañías privadas comenzaron a determinar la secuencia del genoma humano. Walter Gilbert, uno de los primeros inventores de la determinación de secuencia de ADN, indicó su intención de determinar la secuencia del genoma humano y patentarla. Este desarrollo provocó ira en muchos, pero también alentó compromisos en el sector

público. En 1988, los Institutos Nacionales de Salud (NIH por sus siglas en inglés) anexaron efectivamente todo el proyecto al contratar a James Watson (famoso por descubrir la estructura del ADN) para encabezar el Proyecto del Genoma Humano, y suministraron \$200 millones de dólares anuales como fondos para lograrlo. Se formó un consorcio entre el NIH e instituciones internacionales que estaban determinando la secuencia de diferentes partes de dicho genoma. Watson apartó 3% de los fondos para estudios sobre problemas éticos y sociales derivados de la investigación. Más tarde renunció cuando surgió un desacuerdo respecto a una patente.

Entre las luchas que surgieron por problemas de patente, se formó Celera Genomics en 1998 (figura 16.10). Con Craig Venter al mando, la compañía intentó comercializar la información genética. Celera comenzó a secuenciar el genoma con técnicas novedosas y más rápidas, ya que el primero en encontrar la secuencia completa, tendría fundamentos legales para patentarla. La competencia motivó al consorcio público a dedicarse de manera intensiva a estas investigaciones.

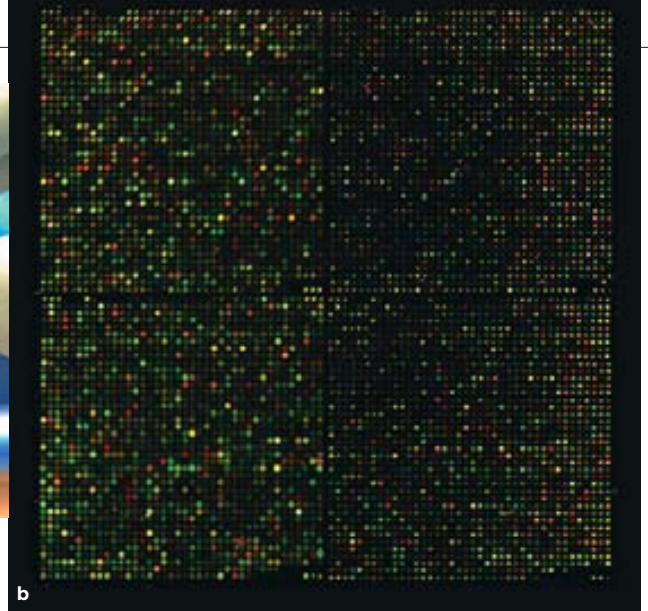
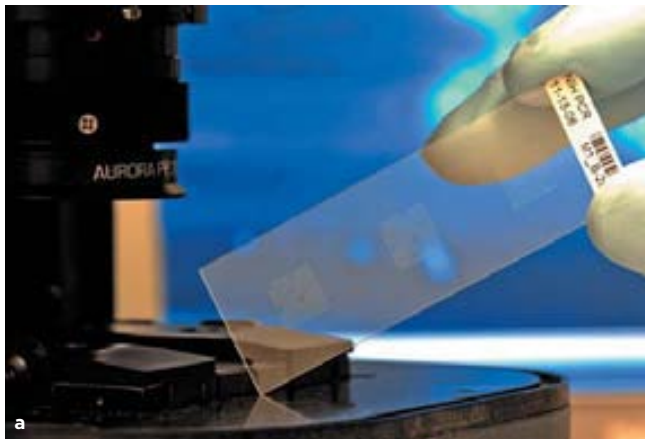
Posteriormente, en el año 2000, el presidente de Estados Unidos Bill Clinton y el primer ministro Británico Tony Blair declararon de manera conjunta que la secuencia del genoma humano no podría patentarse. No obstante, Celera continuó determinándola. Celera y el consorcio público publicaron por separado aproximadamente 90% de la secuencia en el 2001.

En el 2003, cincuenta años después del descubrimiento de la estructura del ADN, se completó de manera oficial la determinación de la secuencia del genoma humano. Al escribir este libro, aproximadamente 99% de las regiones de codificación —28,976 genes— han sido identificados. Los investigadores aún no han descubierto qué codifican todos los genes, sino sólo el sitio que ocupan dentro del genoma.

¿Qué haremos con esta enorme cantidad de datos? El siguiente paso consiste en determinar exactamente lo que significan dichas secuencias.



Figura 16.10 Algunas de las bases del genoma humano y algunas de las supercomputadoras que se emplearon para determinar su secuencia, en Celera Genomics en Maryland, Estados Unidos, sitio donde trabajaba Venter.



Genómica

Las investigaciones sobre los genomas humanos y de otras especies han convergido en un nuevo campo de investigación llamado **genómica**. La genómica estructural se concentra en determinar la estructura tridimensional de proteínas codificadas por un genoma. La genómica comparativa contrasta genomas de diferentes especies; las semejanzas y diferencias reflejan relaciones evolutivas.

La secuencia del genoma humano es un conjunto masivo de datos aparentemente encriptados. En la actualidad, la única manera de descifrarlo es comparándolo con genomas de otros organismos, y la premisa es que todos los organismos descienden de ancestros comunes, de modo que todos los genomas están relacionados en cierto grado. Para observar la evidencia de dichas relaciones genéticas basta comparar los datos de secuencia. Por ejemplo, las secuencias de humano y ratón son idénticas alrededor del 78%; las secuencias del humano y el plátano son idénticas en cerca del 50%.

Aunque estos porcentajes parezcan intrigantes, las comparaciones gen por gen ofrecen más beneficios prácticos. Hemos aprendido sobre el funcionamiento de muchos genes humanos al estudiar los genes que constituyen su contraparte en otras especies. Por ejemplo, los investigadores que estudian un gen humano quizá deshabiliten el mismo gen en los ratones. Los efectos de la ausencia de ese gen en los ratones dan indicios de su función en humanos.

Estos tipos de experimentos de anulación o experimentos *knockout* revelan las funciones de muchos genes humanos. Por ejemplo, cuando los investigadores compararon los genomas de humano y ratón, descubrieron una versión humana del gen de ratón *APOA5*. Dicho gen codifica una proteína que transporta lípidos en sangre. Los ratones en los que se anuló el *APOA5* tienen un nivel de triglicéridos en sangre cuatro veces superior al normal. A continuación, los investigadores buscaron y encontraron una correlación entre las mutaciones *APOA5* y los niveles de triglicéridos en humanos. Los triglicéridos altos son un factor de riesgo para enfermedades de la arteria coronaria.

Figura 16.11 (a) Un chip de ADN. (b) A menudo se emplean chips de ADN para investigar la expresión de genes. Aquí vemos ARN de células de levadura que efectúan fermentación y que se empleó para fabricar ADNc, el cual se diferenció con un marcador verde; el ARN del mismo tipo de células que realizan respiración aerobia se empleó para fabricar ADNc diferenciado con un marcador rojo.

Las sondas fueron puestas en un chip de ADN con un arreglo de 19 mm (3/4 de pulgada) del genoma completo de la levadura: alrededor de 6,000 genes. Las manchas *verdes* indican los genes activos durante la fermentación; las manchas *rojas*, los genes activos durante la respiración aerobia; las manchas *amarillas* son una combinación de rojo y verde, y muestran genes activos en ambas vías.

Chips de ADN

Los investigadores de genómica a menudo emplean **chips de ADN**, que son arreglos microscópicos (microarreglos) de muestras de ADN estampados en puntos distintos sobre pequeñas placas de vidrio (figura 16.11a). Por lo regular, un microarreglo incluye cientos o miles de fragmentos de ADN que colectivamente representan todo un genoma.

Al emplear chips de ADN, los investigadores pueden comparar los patrones de expresión genética entre células, quizá entre diferentes tipos de células de un mismo individuo, o entre las mismas células en diferentes momentos o en condiciones distintas (figura 16.11b). Los genes que se expresan, el momento en que lo hacen y las células en que se expresan, son información útil en investigación y otras aplicaciones. Por ejemplo, los chips de ADN se han empleado para determinar qué genes están desregulados en las células de cáncer. Pronto podrían emplearse para tamizar con rapidez a las personas con predisposición genética a la enfermedad y para identificar patógenos en investigaciones forenses.

Para repasar en casa

¿Para qué sirve la información sobre la secuencia del ADN?

■ El análisis de la secuencia del genoma humano está proporcionando nueva información sobre los genes humanos y sus funciones. Esta información tiene aplicaciones prácticas en medicina, investigación y otros campos.

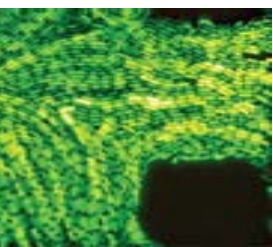
16.6 Ingeniería genética

- Los organismos genéticamente modificados de manera más común son las bacterias y levaduras.
- Conexiones con Bioluminiscencia 6.5, Expresión genética 14.1.

Los métodos tradicionales de cruza pueden alterar genomas, pero sólo cuando es posible la cruza entre individuos con los caracteres deseados. La ingeniería genética lleva el intercambio de genes a un nivel totalmente nuevo. La **ingeniería genética** es un proceso de laboratorio por el cual se introducen cambios deliberados en el genoma de un individuo. Es posible transferir el gen de una especie a otra para producir un organismo **transgénico**, o también alterar un gen y reinsertarlo en un sujeto de la misma especie. Ambos métodos dan lugar a **organismos genéticamente modificados** (OGM).

Los OGM más comunes son bacterias y levaduras. Estas células tienen los mecanismos metabólicos para fabricar moléculas orgánicas complejas, y se modifican con facilidad.

Las bacterias o levaduras genéticamente modificadas tienen aplicaciones prácticas. Por ejemplo, la *E. coli*, que se muestra a la izquierda, ha sido modificada para producir una proteína fluorescente de una medusa. Como las células son genéticamente idénticas, la variación visible en fluorescencia entre ellas revela diferencias de expresión genética. Estos OGM pueden ayudarnos a descubrir por qué algunas bacterias individuales se hacen peligrosamente resistentes a los antibióticos.



Las bacterias genéticamente modificadas que expresan un gen de medusa emiten luz verde.

Ciertas bacterias y levaduras genéticamente modificadas se emplean como “fábricas” de proteínas importantes en el campo de la medicina. Los diabéticos fueron de los primeros beneficiados por dichos organismos. La insulina para sus inyecciones antes se extraía de animales, aunque provocaba reacciones alérgicas en algunas personas. La insulina humana,

que no provoca reacciones alérgicas, ha sido producida por *E. coli* transgénica desde 1982. Leves modificaciones del gen también han producido insulina humana de acción rápida y liberación lenta.

Los microorganismos obtenidos por ingeniería genética también producen proteínas que se emplean para fabricar alimentos. Por ejemplo, el queso se elabora tradicionalmente con un extracto de estómago de becerro, que contiene la enzima quimi tripsina. La mayoría de los fabricantes de quesos emplean actualmente quimi tripsina derivada de bacterias obtenidas por ingeniería genética. Otros ejemplos son enzimas obtenidas por OGM que mejoran el sabor y la transparencia de la cerveza y el jugo de frutas, hacen que el pan se descomponga más lentamente o modifican grasas.

Para repasar en casa

¿Qué es la ingeniería genética?

- La ingeniería genética es la modificación dirigida del genoma de un individuo, y da como resultado un organismo genéticamente modificado (OGM).
- Un organismo transgénico lleva un gen de diversas especies. Las bacterias y levaduras transgénicas se emplean en investigaciones, en la medicina y en la industria.

16.7 Plantas de diseño

- Las plantas de cultivo sometidas a ingeniería genética son muy empleadas en Estados Unidos.
- Conexiones con Lignina 4.12, Luciferasa 6.5.

Agrobacterium tumefaciens es una especie de bacteria que infecta muchas plantas, como guisantes, frijoles, papas y otras cosechas importantes. Su plásmido contiene genes que provocan la formación de tumores en las plantas infectadas; de ahí su nombre de plásmido Ti (inductor de tumores) como vector para transferir genes extraños o modificados a las plantas. Retiran los genes de inducción tumoral del plásmido, e insertan los genes que desean en él. Es posible obtener plantas enteras a partir de células vegetales que captan el plásmido modificado (figura 16.12).

Se emplean bacterias *A. tumefaciens* modificadas para aportar genes a algunas plantas de cultivo, como frijol de soya, calabaza y papa. Los investigadores también transfieren genes a plantas mediante choques eléctricos o químicos, o disparándoles con balas recubiertas de ADN.

Plantas obtenidas por ingeniería genética

A medida que se expande el cultivo de plantas para satisfacer el crecimiento de la población humana, aumenta la presión de los ecosistemas de todo el mundo. La irrigación deja residuos minerales y salinos en el suelo. El suelo labrado se erosiona, por lo que pierde la capa superior, que es la fértil. La lixiviación escapa hacia los ríos, y el fertilizante que contiene ocasiona que las algas crezcan tan rápido que los peces se sofocan. Los pesticidas pueden ser dañinos para humanos, otros animales e insectos benéficos.

La presión para producir más alimentos a un costo más bajo y con menos daño para el entorno ha hecho que muchos granjeros comiencen a emplear plantas de cultivo genéticamente modificadas. Algunas llevan genes que les otorgan resistencia ante enfermedades devastadoras para las plantas. Otros ofrecen más rendimiento, como una cepa de trigo transgénico que duplica el rendimiento respecto al trigo no modificado.

Las cosechas de OGM, como el maíz *Bt* y la soya, contribuyen a que los granjeros empleen menor cantidad de pesticidas tóxicos. Los granjeros orgánicos a menudo rocían sus cosechas con esporas de *Bt* (*Bacillus thuringiensis*), especie bacteriana que fabrica una proteína tóxica únicamente para larvas de insectos. Los investigadores transfirieron el gen que codifica la proteína *Bt* a las plantas. Las plantas sometidas a ingeniería genética producen la proteína *Bt*, pero son idénticas en otros aspectos a las no modificadas. Las larvas de insectos mueren poco después de consumir su primer alimento de OGM (y el único). De este modo, los granjeros emplean cantidades mucho menores de pesticidas en las cosechas (Figura 16.13a).

Las plantas transgénicas para cultivo también se desarrollan para regiones afectadas por sequías severas, como en África. Los genes que confieren tolerancia a la sequía y resistencia a los insectos se están transfiriendo a plantas de cultivo, como maíz, frijoles, caña de azúcar, yuca, chícharo salvaje (*Vigna unguiculata*), plátano y trigo. Estas cosechas

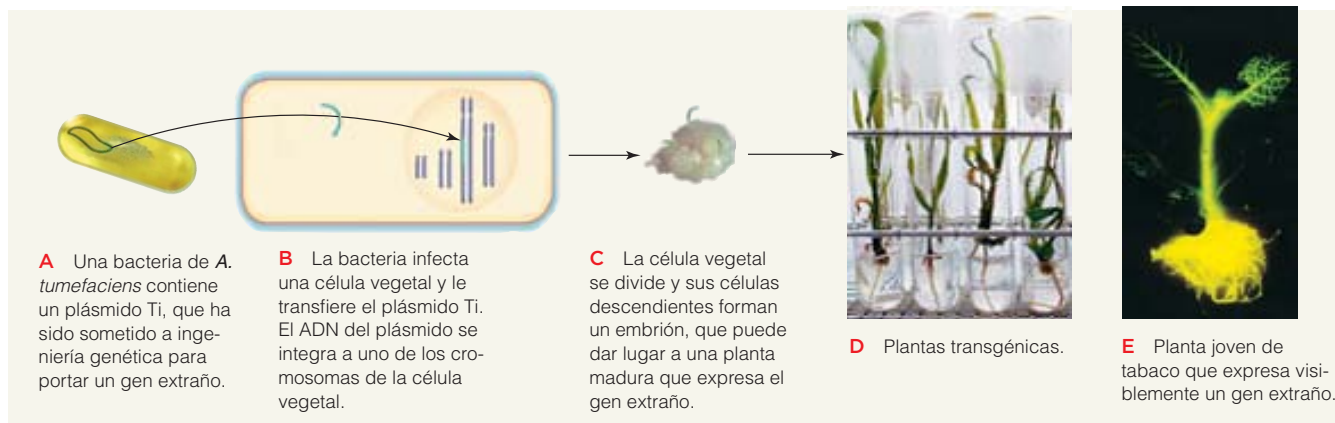


Figura 16.12 Animada (a-d) Transferencia de plásmido Ti de un gen de *Agrobacterium tumefaciens* a una célula vegetal. (e) Planta transgénica que expresa un gen para la enzima luciferasa de una luciérnaga (sección 6.5).



Figura 16.13 Ejemplos de plantas modificadas genéticamente. (a) Algunos grupos de OGM contribuyen a que los granjeros empleen menos insecticidas. *Parte superior*, el gen *Bt* confiere resistencia ante los insectos a las plantas genéticamente modificadas que produjeron este maíz. *Parte inferior*, el maíz no modificado es más vulnerable a las plagas.

(b) La lignina refuerza las paredes celulares secundarias de muchos tipos de plantas leñosas. Antes de elaborar papel a partir de madera, es necesario extraer la lignina de la pulpa. Los productos de papel y combustibles que se queman de manera limpia como el etanol, podrían ser más fáciles de manufacturar a partir de árboles sometidos a ingeniería genética de modo que su madera contenga menos lignina.

Se muestra una planta de control (izquierda) y tres brotes de álamo temblón (derecha), en los cuales se suprimió la expresión de un gen de control en la vía de síntesis de lignina. Las plantas modificadas fabricaron lignina normal, pero en menor cantidad.

quizás ayuden a las personas que obtienen alimentos e ingresos de la agricultura en regiones que experimentan graves sequías a nivel mundial.

El Servicio de Inspección de Animales y Plantas (APHIS por sus siglas en inglés) de USDA regula la introducción de OGMs al entorno. Mientras se escribía este libro la Agencia quitó las reglamentaciones de setenta y tres plantas genéticamente modificadas, lo cual significa que quedan aprobadas para uso no regulado en Estados Unidos. Cientos más lo aguardan.

Las cosechas de OGM más ampliamente cultivadas incluyen maíz, sorgo, algodón, soya, canola y alfalfa sometida a ingeniería genética para hacerla resistente al glifosfato, un herbicida. En vez de arar la tierra para controlar las hierbas, los granjeros pueden efectuar aspersión de sus campos con glifosfato, que elimina las hierbas pero no las cosechas sometidas a ingeniería genética. Sin embargo, las hierbas están adquiriendo resistencia al glifosfato, de modo que su as-

persión ya no suele matarlas en los campos de cultivo resistentes a glifosfato. Este gen de ingeniería también ha aparecido en plantas silvestres y en cosechas no sometidas a ingeniería genética, lo cual significa que los transgenes pueden escapar al entorno, y que de hecho lo hacen.

La controversia que surge por el uso de estos OGM nos invita a leer acerca de las investigaciones para formarnos una opinión propia. La alternativa es creer en los anuncios de los medios (el término “Alimentos Frankenstein”, por ejemplo), o en reportes de fuentes posiblemente prejuiciadas, (como los fabricantes de herbicidas).

Para repasar en casa

¿Existen plantas obtenidas por ingeniería genética?

■ Las plantas con genes modificados o extraños se encuentran actualmente entre las plantas de cultivo.

16.8 Corrales de biotecnología

- Los animales obtenidos por ingeniería genética son invaluable en la investigación médica y en otras aplicaciones.
- Enlace con Experimentos *knockout* 15.3.

Acerca de los ratones y los hombres

La cruce interespecífica tradicional ha producido animales tan fuera de lo común que los animales transgénicos podrían parecer mundanos en comparación (figura 16.14a). La cruce interespecífica es también una forma de manipulación genética, pero los transgénicos que llevan genes de otros géneros probablemente nunca se formarían por sí solos en la naturaleza.

Los primeros animales transgénicos (ratones) fueron producidos en 1982. Los investigadores insertaron un gen que codifica una hormona de crecimiento en rata a un plásmido, y después lo inyectaron en plásmido recombinante para fertilizar óvulos de ratón. Estos óvulos fueron implantados en ratonas madres sustitutas. Un tercio de los ratones que nacieron de las sustitutas crecieron mucho más que sus compañeros de camada (figura 16.15). Los ratones de mayor tamaño eran transgénicos. El gen de rata se integró a sus cromosomas y se expresó.

En la actualidad, los ratones transgénicos son comunes, e invaluable en investigaciones sobre los genes humanos. Por ejemplo, los investigadores han descubierto la función de muchos genes humanos al inactivar sus contrapartes en ratón (sección 16.5).

Los animales genéticamente modificados también se emplean como modelos de muchas enfermedades humanas. Por ejemplo, los investigadores inactivaron las moléculas que participan en el control del metabolismo de la glucosa, una a una, en ratones. El estudio de los efectos de esta anulación nos ha permitido avanzar muchísimo en el campo de desarrollo de la diabetes en humanos. Los animales genéticamente modificados como estos ratones permiten a los investigadores estudiar

enfermedades humanas (y sus curas potenciales) sin experimentar en humanos.

Los animales obtenidos por ingeniería genética también fabrican proteínas con aplicaciones médicas e industriales. Diversas cabras transgénicas producen proteínas que se emplean para tratamiento de fibrosis quística, ataques cardíacos, trastornos de la coagulación sanguínea e incluso exposición a gas nervioso. La leche de cabras transgénicas contiene lisozima, proteína antibacterial en la leche humana, que podría proteger a infantes y niños de países en desarrollo contra diarreas agudas. Las cabras transgénicas para un gen de la seda de araña, producen esa proteína en su leche. Una vez que los investigadores determinen cómo tejer la seda a semejanza de las arañas, podría emplearse para fabricar telas, chalecos a prueba de balas, equipo deportivo y suministros médicos biodegradables.

Los conejos transgénicos fabrican interleucina-2 humana, una proteína que desencadena la división de células inmunes. La ingeniería genética también nos ha proporcionado cabras lecheras que producen leche saludable para el corazón, cerdos con bajo contenido de grasa, cerdos que producen estiércol bajo en fosfatos y amigable para el ambiente, ovejas de tamaño extra grande y vacas resistentes a la enfermedad de las vacas locas.

Intervenir en los genes de los animales da lugar a dilemas éticos. Por ejemplo, muchos consideran que es poco ético realizar investigaciones transgénicas en animales. Muchos otros lo ven como una simple extensión de miles de años de prácticas aceptables de ganadería. Las técnicas han cambiado, pero no la intención de las mismas. A los humanos aún nos interesa mejorar nuestro ganado.

Células *knockout* y fábricas de órganos

Millones de personas sufren por tener órganos o tejidos dañados que ya no pueden repararse. En cualquier año dado, cerca de 80,000 personas se encuentran en listas de



Figura 16.14 Animales genéticamente modificados. (a) Pollo sin plumas desarrollado por métodos de cruce interespecífica en Israel. Estos pollos sobreviven en desiertos donde no se cuenta con sistemas de enfriamiento. (b) Mira, una cabra transgénica de la cual se obtiene antitrombina humana III (una proteína que inhibe la coagulación sanguínea). (c) El cerdo de la izquierda es un transgénico que tiene una proteína fluorescente color amarillo; su compañero de camada no transgénico se ve a la derecha.



Figura 16.15 Expresión de gen de hormona de crecimiento de rata en ratón transgénico. Estos dos ratones son compañeros de camada. El de la izquierda pesó 29 gramos y el de la derecha, 44 gramos.

espera para trasplantes de órganos tan solo en Estados Unidos. Los donadores humanos son tan pocos, que el tráfico ilegal de órganos es un problema común en la actualidad.

Los cerdos constituyen una fuente potencial de órganos para trasplante porque sus órganos y los de humano son aproximadamente iguales en tamaño y función. Sin embargo, el sistema inmune humano lucha contra cualquier cosa que reconozca como no perteneciente al ser. Rechaza de inmediato el órgano de cerdo porque reconoce una glucoproteína extraña en la membrana plasmática de las células de este cerdo. A las pocas horas, la sangre se coagula dentro de los vasos del órgano e impide la irrigación del trasplante. Los fármacos pueden suprimir la respuesta inmune, pero también hacen que los receptores de órganos sean particularmente vulnerables a las infecciones.

Los investigadores han producido cerdos por ingeniería genética que carecen de la glucoproteína ofensora en sus células. El sistema inmune humano no rechaza tejidos u órganos trasplantados de estos cerdos.

Transferir un órgano de una especie a otra se llama **xenotrasplante**. A los críticos de este procedimiento les preocupa, entre otras cosas, que los trasplantes de cerdo a humano alienten a los virus de cerdo a atravesar las barreras interespecie e infecten a los humanos quizá de manera catastrófica. Sus preocupaciones tienen fundamento, pues la evidencia sugiere que algunas de las peores pandemias se presentaron porque los virus animales se adaptaron a nuevos huéspedes: los seres humanos.

■ La primera transferencia de ADN extraño a bacterias dio lugar a un debate que aún continúa acerca de los peligros potenciales de organismos transgénicos que puedan entrar al entorno.

Cuando James Watson y Francis Crick presentaron su modelo de doble hélice del ADN en 1953, a nivel mundial surgió mucho optimismo respecto a las investigaciones genéticas. Parecía que el libro de la vida estaba a punto de abrirse para ser escrutado. En realidad, nadie pudo leerlo. Los logros científicos a menudo no van acompañados del descubrimiento simultáneo de las herramientas para estudiarlos. Fue necesario inventar nuevas técnicas para leer ese libro.

Veinte años más tarde, Paul Berg y sus colaboradores describieron cómo fabricar organismos recombinantes al fusionar el ADN de dos especies de bacterias. Cuando aislaron el ADN en subconjuntos manejables, los investigadores contaron con las herramientas para estudiar su secuencia en detalle. Comenzaron a clonar y a analizar el ADN de muchos organismos distintos. Así nació la técnica de la ingeniería genética, y de repente todo el mundo se preocupó al respecto.

Los investigadores sabían que el ADN en sí no era tóxico, pero no podían predecir con certidumbre qué ocurriría al fusionar material genético de diferentes organismos. ¿Fabricarían accidentalmente un superpatógeno? ¿Producirían alguna forma de vida nueva y peligrosa al fusionar el ADN de dos organismos inocuos? ¿Qué ocurriría si la nueva forma escapase del laboratorio y transformara a otros organismos?

A través de técnicas rápidas y responsables de autorregulación, los científicos llegaron a un consenso sobre nuevas directrices de seguridad respecto a las investigaciones del ADN. Adoptadas en seguida por el NIH, estas reglas incluyeron precauciones para procedimientos de laboratorio. Abarcaron el diseño y el uso de organismos hospederos, capaces de sobrevivir únicamente en una gama de condiciones controladas dentro del laboratorio. Los investigadores dejaron de usar el ADN de organismos patógenos o tóxicos en experimentos de recombinación hasta que se desarrollaron instalaciones adecuadas de contención.

Actualmente, todas las investigaciones de ingeniería genética se realizan bajo estas directrices. Dejar en libertad e importar organismos genéticamente modificados es regulado de manera cuidadosa por la USDA. Dichas regulaciones constituyen el mejor esfuerzo para minimizar cualquier riesgo involucrado en la investigación o como resultado de ella, aunque no constituyen una garantía.

Para repasar en casa

¿Por qué se modifican los animales por ingeniería genética?

■ Animales que sería imposible producir por métodos tradicionales de reproducción se crean por ingeniería genética. Estos animales se emplean en investigaciones, medicina y en la industria.

Para repasar en casa

¿Es segura la ingeniería genética?

■ Durante décadas, en Estados Unidos y otros países se han seguido directrices rigurosas de seguridad para investigación del ADN. Se espera que los investigadores cumplan con esas normas estrictas.

16.10 ¿Humanos modificados?

- Como sociedad continuamos afrontando las implicaciones éticas de aplicar las nuevas tecnologías del ADN.
- La manipulación de genomas individuales continúa a medida que sopesamos los riesgos y beneficios de este tipo de investigaciones.
- Conexión con Trastornos genéticos humanos 12.7.

Mejorando Conocemos más de 15,000 trastornos genéticos graves, que en conjunto provocan de 20 a 30% de las muertes infantiles cada año y dan lugar a la mitad de todos los pacientes con afecciones mentales y a una cuarta parte de todos los ingresos hospitalarios. También contribuyen a muchos trastornos relacionados con la edad, incluyendo cáncer, enfermedad de Parkinson y diabetes.

Los fármacos y otros tratamientos pueden minimizar los síntomas de algunas enfermedades genéticas, pero la **terapia génica** es la única cura. Consiste en la transferencia de ADN recombinante a las células corporales de un individuo, en un intento de corregir algún trastorno genético o tratar una enfermedad. La transferencia, que se realiza mediante vectores virales o grupos de lípidos, permite insertar un gen no mutado a los cromosomas del individuo.

La terapia génica es un motivo apremiante para realizar investigaciones genéticas. En la actualidad se está probando para tratar fibrosis quística, hemofilia A, varios tipos de cáncer, enfermedades retinales hereditarias y trastornos inmunes hereditarios, entre otras enfermedades.

Los resultados parecen alentadores. Por ejemplo, el pequeño Rhys Evans (*izquierda*) nació con un trastorno inmune severo, SCID-X1, el cual se deriva de mutaciones en el gen *IL2RG*, que codifica un receptor para una molécula de señalización inmune. Los niños afectados por este trastorno sólo pueden sobrevivir en tiendas de aislamiento libres de gérmenes, porque no son capaces de luchar contra las infecciones.

En 1998 se empleó un vector viral para insertar copias no mutadas de *IL2RG* a células tomadas de la médula ósea de once niños con SCID-X1. Las células modificadas de cada niño fueron infundidas de regreso a su médula ósea. Meses más tarde, diez de los niños pudieron dejar sus tiendas de aislamiento para siempre. Gracias a la terapia génica, su sistema inmune había sido

reparado. Desde entonces, la terapia génica ha liberado a muchos enfermos de SCID-X1 de una vida en aislamiento en una tienda. Rhys es uno de ellos.

Empeorando Manipular un gen dentro del contexto de un individuo vivo no es predecible, aunque se conozca su secuencia y el sitio que ocupa dentro del genoma. Por ejemplo, nadie puede predecir dónde se insertará el gen inyectado con virus en los cromosomas, y si dicha inserción podría alterar a otros genes. Si altera a un gen que forma parte de los controles de división celular, el resultado sería un cáncer.

Por ejemplo, tres niños del estudio clínico de SCID-X1 realizado en 1998, desarrollaron leucemia a partir de entonces y uno murió. Los investigadores predijeron de manera incorrecta que el cáncer relacionado con la terapia génica sería poco frecuente. Las investigaciones implican en la actualidad al propio gen que se toma como blanco para reparaciones, en particular, cuando se combina con el vector viral que lo suministra.

Otros problemas no anticipados ocurren a veces con la terapia génica. Jesse Gelsinger tenía una deficiencia genética poco común de ornitina transcarbamilasa. Esta enzima hepática ayuda al cuerpo a liberarse del amoníaco, que es un subproducto tóxico de la descomposición de proteínas. La salud de Jesse era bastante estable cuando seguía una dieta de bajo contenido proteico, pero tenía que tomar muchos medicamentos. En 1999, Jesse se ofreció de voluntario para un estudio clínico de terapia génica. Presentó una severa reacción alérgica al vector viral, y cuatro días después de haber recibido el tratamiento, sus órganos dejaron de funcionar y murió. Sólo tenía dieciocho años.

Es evidente que nuestra comprensión del genoma humano es muy poca en comparación con nuestra capacidad para modificarlo.

Perfeccionándonos El concepto de emplear terapia génica en humanos para curar trastornos genéticos parece una meta socialmente aceptable para casi todo el mundo. Sin embargo, hay que ir un paso adelante. ¿Sería aceptable también modificar los genes de un individuo que se encuentra dentro del rango normal para minimizar o aumentar determinados caracteres? Los investigadores ya han producido ratones con más memoria, músculos más fuertes o mejores capacidades de aprendizaje. ¿Por qué no hacerlo con personas?

La idea de seleccionar los caracteres humanos más deseables se llama ingeniería eugénica. Sin embargo, ¿quién decidirá qué formas de los rasgos son las más deseables? Desde el punto de vista realista, la cura para muchos trastornos genéticos severos pero poco frecuentes no se encontrará pronto, porque la recompensa financiera ni siquiera cubrirá el costo de la investigación. Sin embargo, la eugenesia, por otra parte, podría ser muy redituable. ¿Cuántos parientes potenciales pagarían por asegurarse de que su hijo sea alto o de ojos azules? ¿Sería correcto obtener “superhumanos” por ingeniería genética, que tuvieran fuerza abrumadora o inteligencia destacada? ¿Y qué podríamos decir de un tratamiento para ayudar a perder el peso adicional y mantenerse así permanentemente? La zona gris entre lo interesante y lo horroroso puede ser muy diferente, dependiendo de la opinión de cada quien.

En una encuesta realizada en Estados Unidos, 40% de los entrevistados dijeron que consideran correcto usar la terapia génica para obtener bebés más listos y más bonitos. En una encuesta entre padres de Gran Bretaña, 18% indicó estar dispuesto a recurrir a mejoras genéticas para que sus hijos no fueran agresivos, y 10% estaría de acuerdo en emplearla para impedir que el niño fuera homosexual.

A punto de llegar Algunas personas dan la opinión inflexible de que no es conveniente alterar el ADN de ninguna cosa. Les preocupa que la terapia genética nos coloque sobre una pendiente resbalosa que provoque daños irreversibles a los humanos y la naturaleza. Como sociedad no tenemos suficiente sabiduría para comprender cómo detenernos una vez que iniciemos el camino cuesta abajo por esa pendiente. Es bien conocida la peculiar tendencia humana de saltar antes de mirar.

Y sin embargo, algo acerca de la experiencia humana nos permite soñar en cosas como alas fabricadas por nosotros mismos, una capacidad que nos permitió explorar el espacio. En este bravo nuevo mundo, las preguntas a resolver son las siguientes. ¿Qué podríamos perder si no corre-mos riesgos graves? Y también, ¿tenemos el derecho de imponer las consecuencias de correr esos riesgos a quienes no desean arriesgarse?



El betacaroteno es un pigmento fotosintético de color naranja (sección 7.1) que es remodelado por las células del intestino delgado para dar vitamina A. Potrykus y Beyer transfirieron dos genes de la vía de síntesis de betacaroteno a las plantas de arroz: un gen del maíz y otro de bacterias. Los tres genes están controlados por un promotor que sólo trabaja en semillas. Las plantas de arroz transgénico comenzaron a fabricar betacaroteno en sus semillas, dando así origen al arroz dorado. Una taza de este arroz tiene el suficiente betacaroteno para satisfacer la cantidad diaria recomendada de consumo de vitamina A de un niño. El arroz fue preparado en 2005, pero aún no está disponible para consumo humano. Los experimentos de bioseguridad requeridos por las agencias regulatorias son demasiado costosos para una agencia humanitaria del sector público. La mayor parte de los orga-

¿Por qué opción votarías?

¿Sería conveniente que los distribuidores de alimentos fueran requeridos por la ley para identificar productos alimenticios preparados a partir de organismos genéticamente modificados? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea.



nismos transgénicos que se emplean como alimento en la actualidad fueron fabricados gracias al proceso de desregulación por compañías privadas.

Resumen

Sección 16.1 El ADN recombinante consta del ADN fusionado de diferentes organismos. En la **clonación de ADN**, **enzimas de restricción** cortan el ADN en pedazos, y después la ligasa de ADN los empalma dentro de **plásmidos** u otros vectores de **clonación**. Las moléculas híbridas resultantes se insertan en células hospederas como bacterias. Cuando la célula hospedera se divide, forma enormes poblaciones de células descendientes genéticamente idénticas o **clones**. Cada uno de los cuales tiene una copia del ADN extraño.

El ARN no puede ser clonado directamente. La **transcriptasa reversa**, una enzima viral, se emplea para transformar el ARN de cadena única a **ADNc** para clonación.

- Usa la animación de CengageNOW para ver las herramientas que emplean los investigadores para preparar ADN recombinante.

Sección 16.2 Una **biblioteca de ADN** es un conjunto de células que albergan diferentes fragmentos de ADN, que a menudo representan todo el **genoma** de un individuo. Los investigadores pueden usar **sondas** para identificar las células que albergan un fragmento específico de ADN. El apareamiento de bases entre ácidos nucleicos de diferentes fuentes se llama **hibridación de ácidos nucleicos**.

En la reacción en cadena de la polimerasa (**PCR**) se emplean **cebadores** (*primers*) y una ADN polimerasa resistente al calor para aumentar con rapidez el número de moléculas de un fragmento de ADN.

- Usa la interacción de CengageNOW para ver cómo aíslan y copian genes los investigadores.

Sección 16.3 La determinación de la **secuencia del ADN** revela el orden de bases nucleótido en un fragmento de ADN. Se usa ADN polimerasa para replicar parcialmente un patrón de ADN. La reacción produce una mezcla de fragmentos de ADN de distintas longitudes. Estos fragmentos se separan en bandas mediante **electroforesis**.

- Emplea la animación de CengageNOW para investigar la técnica de determinación de secuencia de ADN.

Sección 16.4 Las **repeticiones cortas en tándem** son copias múltiples de una secuencia corta de ADN que se siguen unas a otras a lo largo de un cromosoma. El número y la distribución de repeticiones cortas en tándem, única para cada individuo, es revelado como un **fingerprinting de ADN** mediante electroforesis.

- Emplea la animación de CengageNOW para observar el proceso de huellas digitales de ADN.

Sección 16.5 Se ha determinado la secuencia de los genomas de diversos organismos. La **genómica**, o estudio de los genomas, permite entender el funcionamiento del genoma humano. Se emplean **chips de ADN** para estudiar la expresión de genes.

Secciones 16.6-16.8 La tecnología del ADN recombinante y el análisis del genoma constituyen la base de la **ingeniería genética**: la modificación directa de la constitución genética de un organismo. Los genes de una especie se insertan en un individuo de otra especie para obtener un organismo **transgénico**, o bien un gen se modifica y reinserta en un individuo de la misma especie. El resultado de cualquiera de estos procesos es un **organismo genéticamente modificado** (OGM). Los animales OGM constituyen la fuente de órganos para **xenotrasplantes**.

- Utiliza la animación de CengageNOW para ver cómo se usa el plásmido Ti para obtener plantas con ingeniería genética.

Sección 16.9 Rigurosos procedimientos de seguridad minimizan los riesgos potenciales para los investigadores en laboratorios de ingeniería genética. Aunque éstas y otras regulaciones gubernamentales estrictas limitan la liberación de organismos genéticamente modificados en el entorno, tales leyes no garantizan liberaciones accidentales o efectos ambientales imprevistos.

Sección 16.10 Mediante la **terapia génica**, un gen se transfiere a las células corporales con el fin de corregir un defecto genético o tratar alguna enfermedad.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Los investigadores pueden cortar las moléculas de ADN en sitios específicos empleando _____.
 - ADN polimerasa
 - enzimas de restricción
 - sondas de ADN
 - transcriptasa reversa
- Llena el blanco: _____ es un pequeño círculo de ADN bacteriano que contiene pocos genes y está separado del cromosoma bacteriano.
- Mediante reversotranscripción se ensambla _____ sobre un patrón de _____.
 - ARNm; ADN
 - ADN; ARNm
 - ADN; ribosoma
 - proteínas; ARNm
- Para cada especie, todo(s) _____ del conjunto completo de cromosomas constituye el _____.
 - los genomas; el fenotipo
 - el ARNm; el comienzo del ADNc
 - el ADN; el genoma
 - el ADNc; el comienzo del ARNm

Ejercicio de análisis de datos

El autismo es un trastorno neurobiológico con una gama de síntomas que incluye deterioro de las interacciones sociales, patrones estereotipados de comportamiento, como menear las manos o el cuerpo, y en ocasiones, capacidades intelectuales más avanzadas.

El autismo podría tener base genética. Algunos autistas presentan una mutación en la neuroligina 3, un tipo de proteína de adhesión celular (sección 5.2) que conecta las células cerebrales. Una mutación modifica el aminoácido 451 cambiándolo de arginina a cisteína.

La neuroligina 3 de ratón y de humano son muy semejantes. En el 2007, Katsuhiko Tabuchi y sus colaboradores modificaron genéticamente ratones para que portaran la misma sustitución de arginina por cisteína en su neuroligina 3. La mutación provocó un aumento de la transmisión de algunos tipos de señales entre células cerebrales. Los ratones con la mutación presentaron alteraciones del comportamiento social, y, de manera inexplicable, aumento de la capacidad de aprendizaje espacial (figura 16.16).

1. ¿Quién aprendió más rápido la ubicación de plataforma en la primera prueba, los ratones modificados o los no modificados?
2. ¿Qué ratones aprendieron más rápido la segunda vez?
3. ¿Qué ratones mostraron aun más mejora de la memoria entre la primera y la segunda prueba?

5. Un conjunto de células que albergan diversos fragmentos de ADN que representan colectivamente todo el conjunto de información genética de un individuo es _____.

6. La PCR puede emplearse para _____.

- a. aumentar el número de fragmentos de ADN específicos
- b. determinar el *fingerprinting* de ADN de un individuo
- c. determinar la secuencia de ADN en una reacción
- d. a y b son correctas

7. Los fragmentos de ADN pueden separarse mediante electroforesis según _____.

- a. su secuencia
- b. su longitud
- c. su especie

8. La determinación de la frecuencia del ADN se basa _____.

- a. en un estándar de nucleótidos marcados
- b. en cebadores (*primers*) y ADN polimerasa
- c. en electroforesis
- d. en todos los anteriores

9. ¿Qué puede emplearse para llevar ADN extraño a células hospederas? Elige todas las respuestas correctas.

- a. ARN
- b. virus
- c. PCR
- d. plásmidos
- e. grupos de lípidos
- f. balas recubiertas de ADN
- g. xenotrasplantes
- h. microarreglos de ADN

10. _____ puede emplearse para corregir un defecto genético.

11. Completa los términos de la columna de la izquierda con la descripción más adecuada.

- | | |
|-------------------------------------|--|
| _____ <i>fingerprinting</i> de ADN | a. lleva un gen extraño |
| _____ plásmido Ti | b. hace más lento el crecimiento del bacteriófago |
| _____ hibridación de ácido nucleico | c. es el conjunto único de repeticiones cortas en tándem de cada persona |
| _____ ingeniería eugenésica | d. apareamiento de bases del ADN o de ADN y ARN de diferentes fuentes |
| _____ transgénico | e. elegir caracteres "deseables" |
| _____ OGM | f. genéticamente modificado |
| _____ enzima de restricción | g. se emplea en algunas transferencias de genes |

■ Visita CengageNOW para encontrar preguntas adicionales.

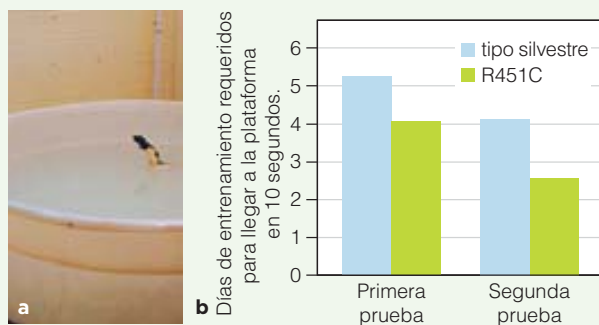


Figura 16.16 Aumento de la capacidad de aprendizaje espacial en ratones con una mutación de la neuroligina 3 (R451C), en comparación con ratones no modificados (silvestres). Los ratones fueron probados en un laberinto de agua, en el cual la plataforma está sumergida unos milímetros por debajo de la superficie de un estanque profundo de agua tibia. (a) La plataforma, que no es visible para los ratones que nadan, fue movida en la segunda prueba.

Los ratones no disfrutan en especial nadar, de modo que ubican las plataformas ocultas tan rápido como pueden. Al someterlos de nuevo a la prueba, recuerdan su ubicación verificando indicios visuales en torno al borde del estanque. La rapidez con que recuerdan la ubicación de la plataforma es una medida de su capacidad de aprendizaje espacial (b).

Pensamiento crítico

1. El gen *FOXP2* codifica un factor de transcripción asociado con el aprendizaje vocal en ratones, murciélagos, aves y humanos. Las mutaciones de *FOXP2* dan lugar a alteración de vocalización en ratones y trastornos severos del lenguaje en humanos. Las proteínas *FOXP2* de chimpancé, gorila y mono rhesus son idénticas; la versión humana difiere en dos de los 715 aminoácidos. El cambio de estos dos aminoácidos quizás haya contribuido al desarrollo del lenguaje en los humanos. ¿Sería correcto transferir el gen *FOXP2* humano a un primate no humano? ¿Qué crees que ocurriría si el animal transgénico aprendiera a hablar.

2. Los virus animales pueden mutar e infectar a los humanos, a veces con resultados desastrosos. En 1918, una pandemia de influenza que aparentemente se originó por una cepa de gripa aviaria provocó la muerte de 50 millones de personas. Los investigadores aislaron muestras de ese virus, la cepa de influenza A(H1N1), de cuerpos de personas infectadas preservados en el permafrost de Alaska desde 1918. A partir de esas muestras, los investigadores reconstruyeron la secuencia de ADN del genoma viral, y después reconstruyeron el virus. Por ser 39,000 veces más infeccioso que las cepas de influenza moderna, el virus A(H1N1) reconstruido comprobó ser 100% mortal en ratones.

Entender cómo funciona la cepa A(H1N1) podría ayudarnos a defendernos contra otras cepas similares. Por ejemplo, los investigadores están empleando el virus reconstruido para descubrir cuál de sus mutaciones lo hizo tan infeccioso y mortal para los humanos. Estas investigaciones son urgentes. Una nueva cepa mortal de influenza aviaria en Asia comparte algunas mutaciones de la cepa A(H1N1). Incluso en la actualidad, los investigadores están trabajando para probar la eficacia de fármacos antivirales y vacunas sobre el virus reconstruido y desarrollar otros nuevos.

Los críticos de la reconstrucción del A(H1N1) están preocupados. Si el virus escapa de las instalaciones de contención (aunque aún no lo ha hecho) podría provocar otra pandemia. Lo peor es que los terroristas podrían emplear la secuencia publicada de ADN y los métodos para utilizar ese virus con fines horrendos. ¿Crees que esta investigación será aplicable a nuestra seguridad o en contra de ella?

III

LOS PRINCIPIOS DE LA EVOLUCIÓN

Dos pájaros fragata macho (*Fregata minor*) en las Islas Galápagos, lejos de la costa de Ecuador. Cada macho infla su saco gular, con apariencia de un globo de piel rojiza en la garganta, exhibiéndolo para atraer a la hembra. Los machos se ocultan entre los arbustos con los sacos inflados hasta que una hembra pasa por allí. Entonces menean la cabeza hacia atrás y hacia adelante para atraerla. Como otras estructuras que sólo son usadas por el macho durante el cortejo, el saco gular probablemente sea resultado de la selección sexual, uno de los temas que trataremos en esta unidad.



Evidencia de la evolución

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Medición del tiempo

¿Cómo se mide el tiempo? ¿Se limita tu nivel de conocimientos a tu propia generación? Probablemente puedas relacionarte con algunos cientos de años de eventos humanos, ¿pero qué podrías decir acerca de algunos millones? Para entender el pasado distante se requiere un salto intelectual de lo familiar a lo desconocido. Quizá el concepto de que un asteroide pueda chocar contra la Tierra te ayude a hacer el salto. Los asteroides son planetas menores que viajan por el espacio y pueden medir de 1 a 1,500 km de ancho (0.6 millas a 930 millas). Millones de ellos se encuentran en órbita en torno al Sol y a Júpiter: son restos fríos y pedregosos de la formación de nuestro sistema solar.

Los asteroides son difíciles de detectar aun con los mejores telescopios, porque no emiten luz. Muchos atraviesan la órbita terrestre, pero la mayoría pasa sin que nos enteremos de su existencia. Algunos han pasado demasiado cerca para nuestra comodidad.

El cráter Barringer de 1.6 km (una milla) de ancho en Arizona es difícil de pasar por alto (figura 17.1a). Un asteroide de 300,000 toneladas formó este hoyo impresionante en la piedra arenisca al chocar contra la Tierra hace 50,000 años. Ese impacto fue 150 veces más poderoso que la bomba que arrasó Hiroshima.

Ningún humano fue testigo del impacto, entonces ¿cómo sabemos lo que ocurrió? En ocasiones contamos con evidencia física de eventos ocurridos antes de que el hombre estuviera sobre la Tierra para atestiguarlos. En este caso, los geólogos infirieron la causa más probable de formación del cráter Barringer analizando

toneladas de meteoritos, arena fundida y otras claves rocosas en el sitio.

Evidencia similar señala a un asteroide incluso más grande que chocó contra la Tierra en el pasado más distante. Por ejemplo, ocurrió una extinción masiva (con una pérdida de grupos de organismos importantes) hace 65.5 millones de años, en lo que se conoce como el límite K-T (Cretácico-Terciario, por sus siglas en inglés). Una capa poco común de rocas señala este límite (figura 17.1b). Hay bastantes fósiles de dinosaurios por debajo de esa capa, pero por encima de ella, en las capas de roca más recientes, no hay ningún fósil de dinosaurio. El cráter formado por el impacto cerca de lo que actualmente es la Península de Yucatán data de alrededor de 65.5 millones de años. ¿Será una coincidencia? Muchos científicos dicen que no. Infieren por la evidencia que el impacto de un asteroide de 10 a 20 km (6 a 12 millas) de ancho provocó una catástrofe global que ocasionó la extinción de los dinosaurios.

Estamos a punto de realizar un salto intelectual a través del tiempo a sitios que ni siquiera se conocían hace algunos siglos. Te invitamos a comenzar por la siguiente premisa: los fenómenos naturales ocurridos en el pasado pueden ser explicados por los mismos procesos químicos y biológicos que operan en la actualidad. Esta premisa es el fundamento de las investigaciones científicas acerca de la historia de la vida. La investigación representa un cambio de la experiencia a la inferencia: de lo conocido a lo que sólo puede suponerse. Nos da un sorprendente vislumbre del pasado.



¡Mira el video! **Figura 17.1** De la evidencia a la inferencia. **(a)** ¿Cómo se formó el cráter Barringer? La evidencia rocosa señala a un asteroide de 300,000 toneladas que chocó contra la Tierra hace 50,000 años. **(b)** Bandas que constituyen una capa singular de roca formada hace 65.5 millones de años a nivel mundial. Dicha capa marca una transición abrupta en el registro fósil que implica una extinción masiva. La navaja roja nos da una idea de la escala.

Conceptos básicos



Surgimiento del pensamiento evolutivo

Hace mucho tiempo, los naturalistas comenzaron a catalogar las especies previamente desconocidas, y al pensar en la distribución global de todas las especies, descubrieron semejanzas y diferencias entre los grupos principales, incluyendo los representados como fósiles en las capas de roca sedimentaria. [Secciones 17.1, 17.2](#)



Una teoría toma forma

La evidencia de la evolución o cambios en los linajes se acumuló gradualmente. Charles Darwin y Alfred Wallace desarrollaron en forma independiente una teoría de la selección natural para explicar cómo evolucionan los caracteres hereditarios que definen a cada especie. [Secciones 17.3, 17.4](#)



Evidencia de los fósiles

El registro fósil ofrece evidencia física de cambios pasados en muchos linajes distintos. La propiedad de decaimiento de los radioisótopos permite determinar la antigüedad de rocas y fósiles. [Secciones 17.5-17.7](#)



Evidencia de la biogeografía

La correlación de las teorías evolutivas con la historia geológica ayuda a explicar la distribución de las especies en el pasado y en la actualidad. [Secciones 17.8, 17.9](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- En la sección 1.4 se delinearon las principales premisas de la teoría de la selección natural. A continuación consideramos la evidencia que condujo a su formulación. Los conocimientos sobre los alelos y la herencia (11.1) te ayudarán a entender cómo funciona la selección natural.
- En este capítulo exploraremos uno de los choques ocurridos entre los sistemas tradicionales de creencia y el pensamiento científico. Sería conveniente que repases tus conocimientos acerca de pensamiento crítico (1.5) antes de iniciarlo. Recuerda que la ciencia sólo estudia lo que se puede observar (1.6).
- Determinar la edad de rocas y fósiles antiguos depende de las propiedades de decaimiento de radioisótopos (2.2) y compuestos (2.3).

¿Por qué opción votarías? Muchas teorías e hipótesis acerca de eventos en el pasado antiguo necesariamente se basan en rastros dejados por dichos acontecimientos y no en datos recopilados por observación directa. ¿Será suficiente alguna vez la evidencia indirecta para probar una teoría acerca de un evento pasado? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

■ Los sistemas de creencias se ven influenciados por los nuevos conocimientos. Los que son incongruentes con las observaciones sistemáticas del mundo natural tienden a modificarse con el transcurso del tiempo.

Las semillas de la investigación biológica comenzaron a brotar en el mundo occidental hace más de dos mil años. Aristóteles, filósofo griego, carecía de libros o instrumentos que lo guiaran, y sin embargo fue más que un recopilador de observaciones aleatorias. De sus escritos podemos inferir que realizó conexiones entre sus observaciones en un intento de explicar el orden del mundo natural. Como pocos de su época, Aristóteles consideró la naturaleza como un continuo de organización, desde la materia inanimada hasta plantas y animales complejos. De hecho, fue uno de los primeros **naturalistas**: personas que observan la vida desde una perspectiva científica.

Llegado el siglo xiv, los conceptos primitivos de Aristóteles acerca de la naturaleza se habían transformado en una opinión rígida acerca de la vida. Según esta opinión, una “gran cadena del ser” se extendía desde su forma más baja (las serpientes) hasta los humanos, los seres espirituales. Cada eslabón individual de la cadena era un tipo de ser o especie, y se decía que cada uno había sido diseñado y forjado de manera simultánea en un estado perfecto. Una vez que se lograran descubrir y describir todos los enlaces, se comprendería el significado de la vida.

Los naturalistas europeos se embarcaron en expediciones de investigación y de regreso trajeron consigo decenas de miles de plantas y animales de Asia, África, América del

Norte y del Sur, y las Islas del Pacífico. Las especies recién descubiertas fueron catalogadas cuidadosamente como más eslabones en la cadena.

A finales del siglo xix, Alfred Wallace y algunos otros naturalistas habían rebasado el concepto de estudiar especies simplemente con el fin de catalogarlas. Observaron patrones de los sitios donde las especies habitaban y se preguntaron cómo estarían relacionadas; de hecho, comenzaron a presentar hipótesis acerca de las fuerzas ecológicas y evolutivas que dan forma a la distribución de seres vivos en la Tierra. Fueron pioneros en **biogeografía**, el estudio de patrones en la distribución geográfica de las especies.

Algunos de los patrones que percibieron dieron lugar a preguntas que no pudieran responderse en el marco de los sistemas de creencias predominantes. Por ejemplo, los exploradores trotamundos descubrieron plantas o animales que vivían en sitios aislados en extremo. Estas especies aisladas tenían apariencia sospechosamente semejante a la de plantas o animales que vivían a gran distancia más allá de océanos o al otro lado de cordilleras montañosas infranqueables. ¿Sería posible que diferentes especies estuviesen relacionadas? En caso afirmativo, ¿de qué manera experimentaron aislamiento geográfico unas de otras?

Las aves de la figura 17.2a-c, por ejemplo, comparten rasgos muy similares, aunque cada una habita en un continente distinto. Estas tres aves que no pueden volar corren sobre patas musculares largas en praderas que son planicies abiertas y se encuentran aproximadamente a la misma distancia del ecuador. Todas elevan su largo cuello para observar la presencia de depredadores. Wallace consideró que quizás estas aves descendían de un ancestro antiguo



Figura 17.2 Especies parecidas entre sí, pero nativas de sitios geográficamente distantes.

(a) Ñandú de América del Sur, (b) Emu australiano y (c) Avestruz africana. Los tres tipos de aves viven en hábitats similares. Estas aves emparentadas son diferentes a otras en varios caracteres, incluyendo sus musculosas patas largas y su incapacidad para volar.

Plantas no emparentadas de apariencia similar: cacto espinoso nativo de los desiertos cálidos del suroeste americano, (d) y tártago espinoso nativo del suroeste de África (e).

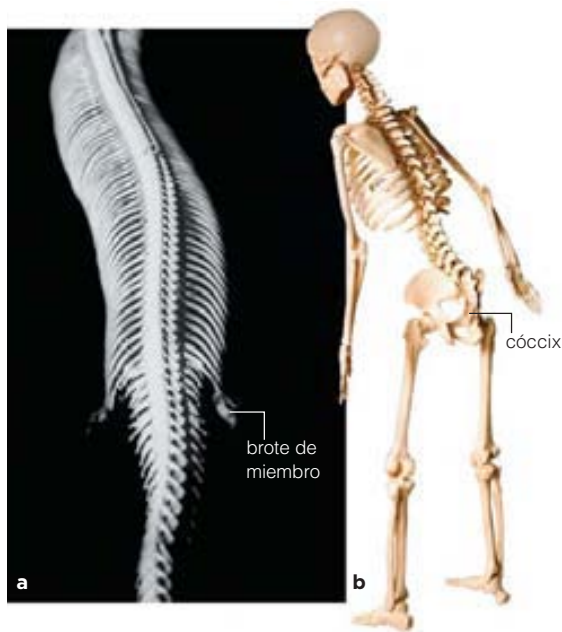


Figura 17.3 Partes vestigiales del cuerpo. (a) Los pitones y las boas constrictoras tienen huesos diminutos en las patas, aunque las serpientes no caminan. (b) Los humanos usamos las piernas, pero no los huesos del cóccix.

común (y estuvo en lo correcto), aunque no tenía idea de cómo terminaron en continentes tan distantes.

Los naturalistas de esa época también tuvieron problemas para clasificar organismos muy semejantes en ciertos rasgos, aunque diferentes en otros. Por ejemplo, las dos plantas de la figura 17.2*d,e* son nativas de distintos continentes. Cada una habita aproximadamente a la misma distancia del ecuador y en el mismo tipo de entorno: desiertos cálidos donde el agua escasea por estaciones. Ambas presentan filas de espinas aguzadas para protegerse de los herbívoros, y ambas almacenan agua en sus tallos carnosos y gruesos. Sin embargo, sus partes reproductivas son muy distintas, de modo que es imposible que estas plantas estén emparentadas de manera tan cercana como indicaría su apariencia externa.

Las comparaciones de este tipo forman parte de la morfología comparada, el estudio de la organización y estructuras del cuerpo entre grupos de organismos. Los que en el exterior son muy semejantes, pueden ser bastante distintos en el interior; por ejemplo, los peces y los delfines. Otros que difieren considerablemente en su apariencia externa pueden ser muy semejantes en la estructura subyacente. Por ejemplo, un brazo humano, una aleta de delfín, una pata de elefante y un ala de murciélago, tienen huesos internos comparables, como se explica en la sección 19.2.

La morfología comparada reveló partes del cuerpo que parecen carecer de función aparente, lo cual se sumó a la confusión. Según las creencias predominantes, el plan de organización corporal de cada organismo fue creado en un estado perfecto. En caso de ser así, entonces ¿por qué las serpientes tienen partes que no utilizan, como huesos de patas (ya que ellas no caminan), o los vestigios de una cola en los humanos (figura 17.3)?

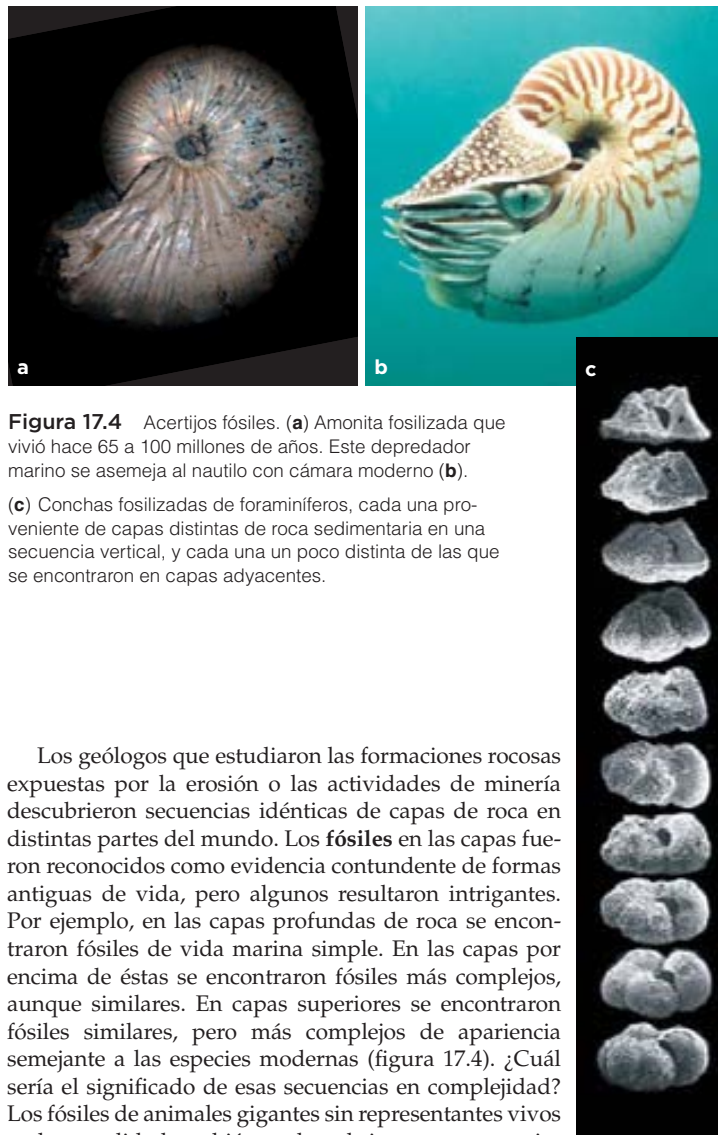


Figura 17.4 Acertijos fósiles. (a) Amonita fosilizada que vivió hace 65 a 100 millones de años. Este depredador marino se asemeja al nautilo con cámara moderno (b).

(c) Conchas fosilizadas de foraminíferos, cada una proveniente de capas distintas de roca sedimentaria en una secuencia vertical, y cada una un poco distinta de las que se encontraron en capas adyacentes.

Los geólogos que estudiaron las formaciones rocosas expuestas por la erosión o las actividades de minería descubrieron secuencias idénticas de capas de roca en distintas partes del mundo. Los fósiles en las capas fueron reconocidos como evidencia contundente de formas antiguas de vida, pero algunos resultaron intrigantes. Por ejemplo, en las capas profundas de roca se encontraron fósiles de vida marina simple. En las capas por encima de éstas se encontraron fósiles más complejos, aunque similares. En capas superiores se encontraron fósiles similares, pero más complejos de apariencia semejante a las especies modernas (figura 17.4). ¿Cuál sería el significado de esas secuencias en complejidad? Los fósiles de animales gigantes sin representantes vivos en la actualidad también se descubrieron en excavaciones. Si los animales fueron perfectos en el momento de su creación, ¿por qué están extintos en la actualidad?

Consideradas como un todo, las observaciones de la biogeografía, la morfología comparada y la geología no concordaban con las creencias predominantes en el siglo XIX. Si las especies no fueron creadas en estado perfecto (como implicaban las secuencias de fósiles y las partes “no utilizables” del cuerpo), quizás habían cambiado con el transcurso del tiempo.

Para repasar en casa

¿Cómo han modificado nuestra manera de pensar las observaciones del mundo natural?

- Observaciones cada vez más extensas de la naturaleza en el siglo XIX no concordaron con los sistemas de creencia predominantes.
- Las observaciones acumulativas de biogeografía, morfología comparada y geología condujeron a nuevas formas de pensar acerca del mundo natural.

17.2 Surgimiento de nuevas teorías

■ Llegado el siglo XIX, muchos estudiosos comprendieron que la vida en la Tierra había sufrido modificaciones con el transcurso del tiempo, y comenzaron a pensar en los factores que pudieron provocar esos cambios.

■ Conexiones con Pensamiento crítico 1.5, El funcionamiento de la ciencia 1.6.

Adaptación de nueva evidencia a antiguas creencias

En el siglo XIX, los naturalistas afrontaron el aumento de evidencia de que la vida sobre la Tierra, e incluso la propia Tierra, habían experimentado cambios con el transcurso del tiempo. Alrededor de 1800, Georges Cuvier, experto en zoología y paleontología, intentó ordenar toda esta nueva información. Él observó cambios abruptos en el registro fósil y que muchas especies fósiles aparentemente no tenían contrapartes vivas. Dada esta evidencia, propuso una idea sorprendente: que muchas especies que antes habían existido estaban extintas en la actualidad.

Cuvier también tenía evidencia de que la superficie de la Tierra se había modificado. Por ejemplo, había observado conchas marinas fosilizadas en las laderas de las montañas, muy lejos de los mares modernos. Como la mayoría de las personas de su tiempo, asumía que la antigüedad de la Tierra era de miles de años, no de millones. Razonó que las fuerzas geológicas distintas de las conocidas en la actualidad quizá hubiesen elevado el fondo del mar para formar cordilleras en este breve margen de tiempo. Que eventos geológicos catastróficos provocaron extinciones, después de lo cual las especies sobrevivientes repoblaron el planeta. Las ideas de Cuvier recibieron el nombre de **catastrofismo**. Hoy sabemos que son incorrectas; los procesos geológicos no han cambiado con el transcurso del tiempo.

Otro estudioso, Jean-Baptiste Lamarck, pensó en los procesos que impulsan la **evolución**: un cambio en la línea de

descendencia (linajes). Lamarck consideró que una especie mejoraba gradualmente con el transcurso de generaciones, debido a un impulso inherente hacia la perfección, a que había una ascensión en la cadena del ser. Este impulso dirigía un “fluido” desconocido en las partes del cuerpo que requerían cambio. Según la hipótesis de Lamarck, las presiones ambientales y las necesidades internas provocaban cambios en el cuerpo del individuo, y sus descendientes heredaban dichos cambios.

Intentamos emplear la hipótesis de Lamarck para explicar el motivo por el cual el cuello de la jirafa sea tan largo. Podríamos predecir que algún ancestro de cuello corto de la jirafa moderna estiró su cuello para alimentarse de hojas más allá del alcance de otros animales. Este estirón tal vez ocasionó que su cuello creciera más. Según la hipótesis de Lamarck, los hijos de ese animal sin duda heredaron un cuello más largo y, tras muchas generaciones, lograron alcanzar hojas aún más altas, y como resultado se originó la jirafa moderna.

Lamarck tenía razón al considerar que los factores del entorno afectan los caracteres de las especies, pero se equivocó sobre la herencia de caracteres adquiridos. El fenotipo de un individuo puede cambiar, por ejemplo, cuando una mujer aumenta sus músculos por someterse a entrenamiento de resistencia. Sin embargo, el hijo de una madre atlética no nace con músculos más grandes que el hijo de una madre que no practica atletismo. Los descendientes no heredan caracteres que los padres adquieren durante su vida; heredan su ADN. En la mayoría de las circunstancias, el ADN transmitido a los hijos no se ve afectado por las actividades de los padres.

El viaje del *Beagle*

En 1831, cuando Charles Darwin tenía 22 años, se preguntaba qué hacer con su vida. Desde los ocho años deseaba

Figura 17.5 (a) Charles Darwin.

(b) Una réplica del *Beagle* se hace a la mar desde una costa hostil en América del Sur. Durante el viaje, Darwin se aventuró a los Andes, donde encontró fósiles de organismos marinos en capas de roca a 3.6 km (2.2 millas) sobre el nivel del mar.

(c-e) Las Islas Gaxos se encuentran aisladas en el océano, bastante al oeste de Ecuador. Surgieron por acción volcánica sobre el fondo marino hace alrededor de cinco millones de años. Los vientos y corrientes transportaron organismos a esas islas carentes de seres vivos. Todas las especies nativas descienden de esos viajeros. Foto de la extrema derecha, piquero de patas azules, una de las muchas especies que Darwin observó en el curso de su viaje.



cazar, pescar, coleccionar conchas u observar insectos y aves, cualquier cosa, excepto asistir a la escuela. Posteriormente, a insistencia de su padre, intentó estudiar medicina en la universidad, pero los procedimientos crudos y dolorosos que se aplicaban a los pacientes en esa era lo asquearon. Su exasperado padre lo instó a convertirse en clérigo, de modo que Darwin empacó y se dirigió a Cambridge, donde se graduó en teología. No obstante, dedicó la mayor parte de su tiempo a frecuentar estudiantes de historia natural.

John Henslow, un botánico, percibió los verdaderos intereses de Darwin. Arregló que Darwin fungiera como naturalista a bordo del *Beagle*, un navío pronto a zarpar en una expedición de investigación a América del Sur. El joven, que odiaba la escuela y carecía de entrenamiento formal en ciencias, rápidamente se transformó en un naturalista entusiasta.

El *Beagle* zarpó rumbo a América del Sur en diciembre de 1831 (figura 17.5). Mientras el barco atravesaba el Atlántico, Darwin leyó el regalo de despedida de Henslow, el primer volumen de *Principios de Geología* (*Principles of Geology*) de Charles Lyell. Lo que aprendió le permitió tener una perspectiva de la historia geológica de las regiones que visitaría durante su viaje.

Durante el viaje de cinco años del *Beagle*, Darwin encontró muchos fósiles poco comunes. Observó diversas especies en entornos que abarcaban desde playas arenosas de islas remotas hasta planicies en las altitudes en los Andes.

También comenzó a formular una teoría radical. Durante años, los geólogos se habían dedicado a estudiar piedra caliza, arenisca y otro tipo de rocas que se forman después de que los sedimentos se acumulan lentamente en el lecho de los lagos, el fondo de ríos y la plataforma oceánica. Estas rocas contenían evidencia de que los procesos graduales de cambios geológicos que operan en la actualidad son los

mismos que operaban en el pasado distante. Lyell proponía que no era necesario recurrir a catástrofes extrañas para explicar la superficie terrestre. Durante amplios márgenes de tiempo, los procesos geológicos cotidianos graduales, como la erosión, quizás esculpieron el paisaje actual de la Tierra.

El concepto de que los cambios repetitivos y graduales dieron forma a la Tierra llegó a conocerse como **teoría del uniformitarismo**. Puso en tela de juicio las creencias comunes de que la Tierra tenía seis mil años de antigüedad. Según estudios tradicionales, las personas habían registrado todo lo ocurrido en esos seis mil años y, no obstante, nadie había mencionado la evolución de especies. Sin embargo, por los cálculos de Lyell, sin duda se requirieron millones de años para esculpir la superficie de nuestro planeta. ¿No era eso el tiempo suficiente para que las especies evolucionaran? Darwin así lo consideró, pero ¿de qué manera evolucionaron? Él dedicó el resto de su vida a responder esa interesante pregunta.

Para repasar en casa

¿Cómo afectó la nueva evidencia a las antiguas creencias?

- En el siglo XIX, los fósiles y otra evidencia condujo a algún naturalista a proponer que la Tierra y las especies que en ella habitaban habían cambiado con el transcurso del tiempo. Además, los naturalistas comenzaron a reconsiderar la edad de la Tierra.
- Estos conceptos cambiaron el panorama para la teoría de la evolución propuesta más tarde por Darwin.



- Las observaciones realizadas a especies en diferentes partes del mundo ayudaron a Darwin a entender la fuerza impulsora de la evolución.
- Conexiones con Selección natural 1.4, Alelos y caracteres 11.1.

Huesos viejos y armadillos

Darwin envió a Inglaterra miles de muestras que recolectó durante su viaje. Entre las que se encontraban fósiles de gliptodontes de Argentina. Estos mamíferos con armadura se encuentran extintos, pero tienen muchos rasgos en común con los armadillos modernos (figura 17.6). Por ejemplo, los armadillos sólo habitan en los sitios donde antes vivían los gliptodontes, e igual que éstos, tienen cascos y conchas protectoras que constan de escamas óseas poco comunes.

¿Sería posible que estos extraños caracteres compartidos indicaran que los gliptodontes eran antiguos parientes de los armadillos? De ser así, quizá los rasgos de su ancestro común se modificaron en la línea de descendencia que condujo a los armadillos. Pero, ¿qué produjo estos cambios?

Una comprensión fundamental: la variación de caracteres

Al regresar a Inglaterra, Darwin estudió sus notas y los fósiles. También leyó un ensayo de sus contemporáneos, el economista Thomas Malthus, quien correlacionó el aumento en la población humana con la hambruna, la enfermedad y la guerra. Propuso que los humanos agotaban los alimentos, el espacio para vivir y otros recursos, pues tendían a reproducirse sobrepasando la capacidad de carga de su entorno. Cuando eso ocurría, los individuos de la población competían entre sí por los escasos recursos o desarrollaban tecnologías para aumentar su productivi-

dad. Darwin comprendió que las ideas de Malthus tenían aplicación más amplia: todas las poblaciones, no sólo las humanas, tenían la capacidad de producir más individuos de lo que podía soportar su entorno.

Además, Darwin reflexionó acerca de especies que observó en el curso de su viaje. Él sabía que los individuos de una especie no siempre eran idénticos. Tenían muchos caracteres en común, aunque variaban en tamaño, color u otras características. Darwin comprendió que poseer determinado estado de carácter quizá impartiera al individuo una ventaja respecto a miembros de su especie con un estado distinto. Este carácter tal vez mejorara la capacidad del individuo para obtener recursos limitados (y así sobrevivir y reproducirse) en su entorno específico.

Darwin pensó en algunas de las especies de aves que observó en las Islas Galápagos (figura 17.7). Esta cadena de islas está separada de América del Sur por 900 km (550 millas) de mar abierto, de modo que asumió que la mayoría de las especies de aves que poblaban las islas habían estado aisladas allí durante mucho tiempo. Diferentes tipos de pinzones pueblan las costas, las tierras bajas secas y los bosques de las montañas de esas islas; y cada especie tiene caracteres que ayudan a sus miembros a adaptarse a ese hábitat en especial.

Además, Darwin sabía acerca de la selección artificial, proceso por el cual los humanos seleccionan caracteres que favorecen una especie doméstica. Por ejemplo, estaba familiarizado con una variación drástica en los caracteres producidos por criadores de pichones a través de la reproducción selectiva (sección 1.4). Reconoció que el entorno podía seleccionar de manera similar caracteres que permitían que los individuos de una población mejor adaptada sobrevivieran. Por ejemplo, supongamos que un grupo de aves que se alimenta de semillas habita en un entorno seco, donde escasean las semillas suaves. Al nacer un ave

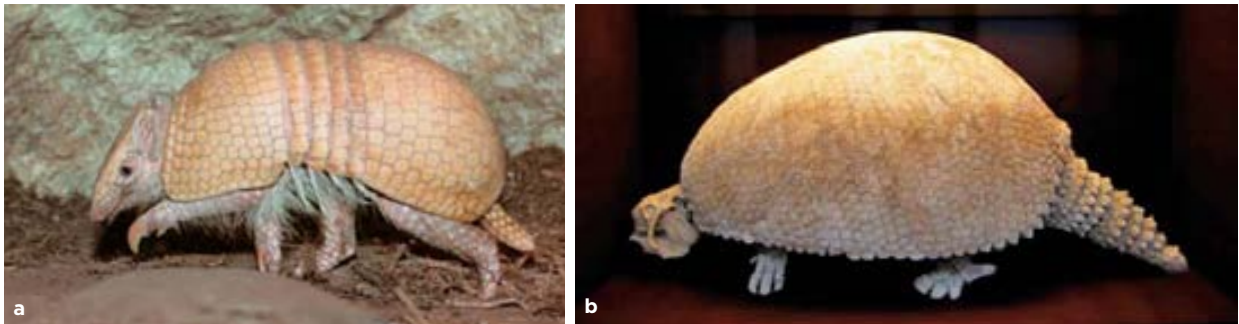


Figura 17.6 ¿Antiguos parientes? (a) Un armadillo moderno de aproximadamente 30 cm (un pie) de largo. (b) Fósil de un gliptodonte, mamífero del tamaño de un automóvil que vivió hace 2 millones a 15,000 años.

Los gliptodontes y los armadillos se encuentran muy distantes en el tiempo, pero comparten una distribución restringida y caracteres poco comunes, incluyendo una coraza y un casco de placas óseas cubiertas de queratina, un material similar a la piel de cocodrilo y lagartija. [Al fósil en (b) le falta el casco]. Sus singulares caracteres compartidos fueron un indicio que ayudó a Darwin a desarrollar la teoría de la evolución por selección natural.



Figura 17.7 Tres de las 13 especies de pinzones nativos de las Islas Galápagos.

(a) Pinzón de pico fuerte *Geospiza magnirostris*.

(b) *G. scandens* se alimenta de frutos de cactus e insectos en las flores de cactus.

(c) *Camarhynchus pallidus* emplea las espinas de cactus y sus ramas para sondear la madera y extraer insectos.

con pico extrafuerte, eso le permitiría abrir semillas duras que otros miembros de la población no pudieran comer. De este modo, el ave de pico fuerte tendría acceso a una fuente adicional de alimentos. Si todos los demás factores fueran iguales, dicha ave tendría mejores probabilidades de sobrevivir y reproducirse en este entorno particular que otros individuos de la población. Además, si la dureza del pico tiene base hereditaria, por lo menos algunos de los descendientes del ave heredarían esa ventaja. Transcurridas muchas generaciones, sin duda los pájaros de pico fuerte predominarían en esta población. Así, con el transcurso de muchas generaciones, el entorno de la población influiría en los caracteres que sus individuos compartieran.

La selección natural

Estos conceptos condujeron a Darwin a comprender que la variación en los caracteres (estados de carácter) compartidos hace que los individuos de una población tengan adaptación variable en su entorno. En otras palabras, los individuos de una población natural varían en **aptitud**, adaptación a su entorno medida por su contribución genética relativa a generaciones futuras. Un carácter que aumenta la aptitud del individuo se llama **adaptación** evolutiva o **rasgo adaptativo**.

Los individuos de una población natural tienden a sobrevivir y reproducirse con diferente éxito, dependiendo de los detalles de los estados de carácter que comparten. Darwin entendió que este proceso, al cual dio el nombre de **selección natural**, podría ser la fuerza que impulsara la evolución. Cuando el individuo tiene un carácter que lo hace más apto para el entorno, es más capaz de competir por los recursos. Si ocurre esto último, entonces tiene más probabilidades de sobrevivir suficiente tiempo para reproducirse. Si los individuos que presentan un carácter hereditario adaptativo producen más hijos que los que no lo tienen, entonces la frecuencia de dicho carácter tenderá a aumentar en la población en generaciones sucesivas. En la tabla 17.1 se resume este razonamiento.

Darwin propuso la hipótesis de que el proceso de la evolución por selección natural podría explicar no sólo la variación dentro de las poblaciones, sino también la amplia diversidad de especies en el mundo y en el registro fósil.

Tabla 17.1 Principios de la selección natural

Observaciones acerca de las poblaciones

- Las poblaciones naturales tienen una capacidad reproductiva inherente para aumentar de tamaño con el transcurso del tiempo.
- Conforme la población se expande, los recursos que los individuos utilizan (como alimentos y espacio para vivir) se hacen cada vez más limitados.
- Cuando los recursos escasean, los individuos de la población compiten por ellos.

Observaciones sobre genética

- Los individuos de una especie comparten ciertos caracteres.
- Los individuos de una población natural varían los estados de carácter compartidos.
- Los caracteres tienen una base hereditaria en los genes. Los alelos (forma alternativa de un mismo gen) surgen por mutación.

Inferencias

- Cierta forma de un rasgo compartido, tal vez permita que su portador sea más competitivo para obtener un recurso limitado.
- Los individuos más aptos para obtener un recurso limitado tienden a procrear más crías que otros de la población.
- De este modo, un alelo asociado con un carácter adaptativo tiende a hacerse más común en una población con el transcurso de generaciones.

Para repasar en casa

¿Qué es la selección natural?

- La selección natural es la supervivencia y reproducción diferencial entre individuos de una población que difiere en los caracteres hereditarios compartidos.
- Se dice que los caracteres favorecidos por selección natural son adaptativos. Un carácter adaptativo aumenta la probabilidad de que el individuo que lo presenta sobreviva y se reproduzca.

- La teoría de Darwin respecto a la evolución fue posible gracias a contribuciones de científicos que le precedieron.
- Alfred Wallace desarrolló en forma independiente el concepto de evolución por medio de la selección natural.

Darwin escribió sus ideas acerca de la selección natural, pero dejó pasar 10 años sin publicarlas. Mientras tanto, Alfred Wallace, un naturalista que había estudiado la vida salvaje en la cuenca del Amazonas y el Archipiélago Malayo, escribió un ensayo y lo envió a Darwin para recibir sus comentarios. ¡El ensayo de Wallace delineaba la teoría de Darwin! Wallace ya había escrito con anterioridad cartas a Lyell y Darwin acerca de patrones en la distribución geográfica de las especies; y también había conectado los puntos. Actualmente Wallace es conocido como padre de la biogeografía (figura 17.8).

En 1858, unas semanas después de que Darwin recibió el ensayo de Wallace, sus teorías similares fueron presentadas de manera conjunta ante una reunión científica. Wallace continuaba aún en el campo y no sabía acerca de esta junta, a la cual Darwin tampoco asistió. Al año siguiente, Darwin publicó *El origen de las especies* (*On the Origin of Species*), donde describió evidencia detallada en apoyo de su teoría.

Muchos estudiosos aceptaron fácilmente el concepto de descendencia con modificaciones o evolución. Sin embargo, surgió un feroz debate acerca del concepto de que la evolución se realiza a través de la selección natural. Transcurrirían décadas para que la evidencia experimental del campo de la genética condujera a su amplia aceptación en la comunidad científica.



Figura 17.8 Alfred Wallace, codescubridor del proceso de evolución por medio de la selección natural.

Para repasar en casa

¿Qué papel desempeñó Alfred Wallace en el desarrollo de la teoría de la evolución por medio de la selección natural?

- Wallace se basó en sus propias observaciones acerca de especies de plantas y animales, y propuso, igual que Darwin, que la selección natural es una fuerza que impulsa la evolución.

- Los fósiles son restos o trazas de organismos que vivieron en el pasado. Nos proporcionan indicios de las relaciones evolutivas.
- El registro fósil siempre estará incompleto.

¿Cómo se forman los fósiles?

La mayoría de los fósiles son huesos, dientes, conchas, semillas, esporas u otras partes duras del cuerpo que se encuentran mineralizadas (figura 17.9a,b). Las trazas de fósiles como impresiones de huellas y de otros tipos, nidos, madrigueras, senderos, huecos, cascarones o heces constituyen evidencia de las actividades de un organismo (figura 17.9c).

El proceso de fosilización se inicia cuando el organismo o sus trazas quedan recubiertos de sedimentos o cenizas volcánicas. El agua se filtra con lentitud a los residuos, y los iones metálicos y otros compuestos inorgánicos disueltos en el agua gradualmente reemplazan los minerales de huesos y otros tejidos duros. Se acumulan sedimentos en la parte superior de los restos, ejerciendo cada vez mayor presión sobre ellos. Transcurrido mucho tiempo, la presión y la mineralización transforman los residuos en roca.

La mayoría de los fósiles se encuentran en capas de roca sedimentaria, como roca lodosa, roca caliza y esquistos (figura 17.10). La roca sedimentaria se forma a medida que los ríos deslavan limo, arena, cenizas volcánicas y otras partículas de la tierra al mar. Las partículas precipitan en el fondo del mar en capas horizontales que varían en espesor y composición. Después de cientos de millones de años, las capas de sedimentos se compactan formando capas de roca.

Estudiamos las capas de roca sedimentaria para entender el contexto histórico de los fósiles que encontramos en ellas. Por lo común, las capas más profundas de la pila son las primeras en formarse, y las más cercanas a la superficie se formaron más recientemente. Por tanto, la capa más profunda de roca sedimentaria contiene los fósiles más antiguos. La composición de la capa también nos da indicios acerca de los eventos locales o globales que ocurrieron durante su formación; la capa del límite K-T discutida en la introducción al capítulo es un ejemplo. El espesor relativo de las diferentes capas suministra otros indicios. Por ejemplo, esas capas eran delgadas durante la era de hielo, cuando enormes volúmenes de agua se congelaron y quedaron atrapados en glaciares. La sedimentación se hizo más lenta a medida que los ríos se secaron. Cuando los glaciares se fundieron, la sedimentación se reanudó y las capas se hicieron más gruesas.

El registro fósil

Contamos con fósiles de más de 250,000 especies conocidas. Considerando la gama actual de biodiversidad, sin duda existieron muchos millones más, pero nunca los conoceremos a todos. ¿Por qué no?

Las probabilidades de hallar evidencia de una especie extinta son pocas, pues los fósiles son relativamente poco comunes. La mayor parte del tiempo los restos de un organismo son eliminados con rapidez por depredadores



Figura 17.9 Fósiles. (a) Fósil de una de las plantas terrestres más antiguas que se conocen (*Cooksonia*). Sus tallos median lo mismo que un palillo de dientes. (b) Esqueleto fosilizado de un ictiosaurio. Este reptil marino vivió hace alrededor de 200 millones de años. (c) Coprolita. Restos de alimento fosilizado y lombrices parásitas en el interior de heces fosilizadas nos hablan de la dieta y la salud de las especies extintas. Este resto fue excretado por un animal similar al zorro.

o descomposición. La materia orgánica se descompone en presencia de oxígeno, de modo que los restos sólo duran cuando están protegidos por un material que excluya el aire, como savia, alquitrán, hielo o lodo. Los restos que se fosilizan a menudo sufren deformaciones, son aplastados o dispersados por la erosión y otros movimientos geológicos.

Para obtener datos acerca de especies extintas que vivieron hace mucho tiempo, es necesario encontrar un fósil de las mismas. Por lo menos un espécimen debió haber quedado enterrado antes de experimentar descomposición o ser consumido por otro. El sitio de enterramiento tuvo que escapar a los eventos geológicos y terminar en un lugar donde pudiéramos encontrarlo.

La mayoría de las especies antiguas carecían de partes duras para fosilizarse, de modo que no encontramos mucha evidencia de ellas. A diferencia de los peces óseos o los moluscos de concha dura, por ejemplo, las medusas y los gusanos blandos no aparecen con frecuencia en el registro fósil, aunque probablemente eran mucho más comunes.

Consideremos también el número relativo de organismos. Quizá cierta planta liberaba millones de esporas en una sola estación. Los primeros humanos vivían en pequeñas bandas y pocos de sus descendientes sobrevivían. ¿Cuál es la probabilidad de encontrar siquiera un hueso humano fosilizado en comparación con la probabilidad de encontrar la espora fosilizada de una planta?

Por último, imagina un linaje, desaparecido cuando su hábitat en una isla volcánica remota se hundió en el mar. O imagina dos linajes, uno que duró muy poco y el otro que perduró miles de millones de años. ¿Cuál tiene más probabilidades de estar representado en el registro de fósiles?



Figura 17.10 Los dos tipos más comunes de roca sedimentaria que contiene fósiles. (a) Piedra arenisca que consta principalmente de granos de arena compactados o minerales, y (b) esquisto, que es barro o cieno compactado. Ambos forman capas.

Para repasar en casa

¿Qué son los fósiles?

- Los fósiles son evidencia de organismos que vivieron en el pasado remoto, un registro histórico de la vida labrado en piedra. Los más antiguos suelen encontrarse en las rocas sedimentarias más profundas.
- El registro fósil nunca estará completo. Los eventos geológicos borraron gran parte del mismo. El resto del registro se inclina hacia especies que tenían partes duras, poblaciones densas de amplia distribución y que persistieron durante mucho tiempo.
- Incluso así, el registro fósil es suficientemente sustancial para ayudarnos a reconstruir patrones y tendencias en la historia de la vida.

17.6 Fechado de piezas del crucigrama

- La datación radiométrica revela la antigüedad de rocas y fósiles.
- Conexiones con Radioisótopos 2.2, Compuestos 2.3.

Un radioisótopo es la forma de un elemento con núcleo inestable (sección 2.2). Los átomos del radioisótopo se transforman en átomos de otros elementos a medida que su núcleo se desintegra. Dicha desintegración no depende de la temperatura, la presión, el estado de enlace químico o la mezcla; sino únicamente del tiempo. Como el tic tac de un reloj perfecto, cada tipo de radioisótopo se desintegra a velocidad constante hasta formar productos predecibles llamados elementos hijos.

Por ejemplo, el uranio 238 radiactivo se desintegra a torio 234, que a su vez se desintegra a otra sustancia y así sucesivamente hasta transformarse en plomo 206. El tiempo que tarda la mitad de los átomos del radioisótopo en desintegrarse a un producto se llama **vida media** (figura 17.11). La vida media del uranio 238 al plomo 206 son 4.5 miles de millones de años.

El carácter predecible del decaimiento radiactivo puede emplearse para determinar la antigüedad de una roca volcánica y la fecha en que se enfrió. La roca de las profundidades de la Tierra está caliente y fundida; los átomos giran y se mezclan en ella. La roca que alcanza la superficie se enfría y se endurece, y al hacerlo cristaliza minerales en su interior. Cada tipo de mineral tiene una estructura y composición característica. Por ejemplo, el mineral zirconio (*derecha*) consta principalmente de arreglos ordenados de moléculas de silicato de zirconio (ZrSiO_4). Algunas moléculas del cristal de zirconio tienen átomos de uranio en vez de átomos de zirconio, pero nunca átomos de plomo, de modo que el nuevo zirconio que cristaliza a partir de roca fundida que se enfría no contiene plomo. Sin embargo, el uranio se desintegra a plomo a una tasa predecible. Por tanto, con el transcurso del tiempo los átomos de uranio desaparecen del cristal de zirconio y se acumulan átomos de plomo en él. La proporción de átomos de uranio respecto a átomos de plomo en un cristal de zirconio puede medirse con precisión y emplearse para calcular cuánto tiempo hace que el cristal se formó, o sea, su antigüedad.

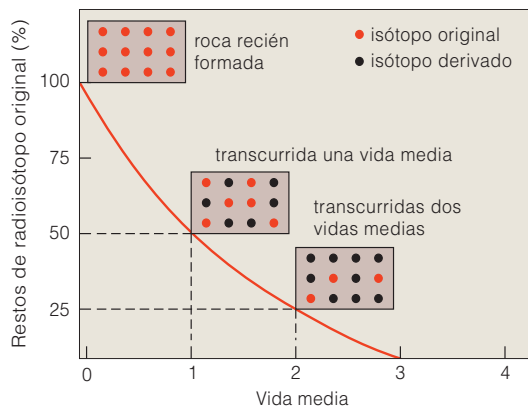


Figura 17.11 Animada Vida media: el tiempo necesario para que la mitad de los átomos de una muestra de radioisótopo se desintegre. **Investiga:** ¿Qué parte del radioisótopo original permanece después de que transcurren dos de sus vidas medias? *Respuesta: 25 por ciento.*

Acabamos de describir la **datación radiométrica**, método que revela la antigüedad de un material al determinar su contenido de radioisótopos y elementos derivados. La roca terrestre más antigua que se conoce es un diminuto cristal de zirconio de Jack Hills, Australia, el cual tiene 4,404 millones de años de antigüedad.

Los fósiles recientes que aún contienen carbono pueden ser fechados al medir su contenido de carbono 14 (figura 17.12). La mayor parte del carbono 14 de un fósil se desintegra transcurridos unos 60 mil años. La antigüedad de fósiles de mayor edad sólo puede estimarse por fechado de rocas volcánicas en flujos de lava por encima y por debajo del sitio donde se encontró el fósil.



A Hace mucho tiempo, trazas de ^{14}C y mayores cantidades de ^{12}C se incorporaron a los tejidos de un nautilus. Los átomos de carbono eran parte de moléculas orgánicas del alimento del nautilus. Mientras estuvo vivo, el nautilus repuso sus propios tejidos con el carbono obtenido de los alimentos. Así, la proporción de ^{14}C respecto a ^{12}C en sus tejidos fue constante.



B Al morir el nautilus, dejó de comer, de modo que su cuerpo ya no asimiló más carbono. El ^{14}C del cuerpo continuó desintegrándose, de modo que la cantidad de ^{14}C disminuyó en relación con la de ^{12}C . La mitad de ^{14}C se desintegró en 5,370 años, la mitad de lo restante desapareció transcurridos otros 5,370 años, y así sucesivamente.



C Los buscadores de fósiles descubrieron este fósil. Midieron su proporción de ^{14}C respecto a ^{12}C y lo emplearon para calcular la cantidad de reducciones de vida media desde su muerte. En este ejemplo, la proporción es de 1/8 de ^{14}C respecto a ^{12}C en los organismos vivos. Por tanto, se deduce que este nautilus vivió hace aproximadamente 16,000 años.

Figura 17.12 Animada Mediante datación radiométrica se determina la antigüedad de un fósil. El carbono 14 (^{14}C) se forma en la atmósfera, y al combinarse con el oxígeno se transforma en dióxido de carbono. Junto con grandes cantidades del isótopo estable del carbono ^{12}C , trazas de ^{14}C entran a las cadenas alimenticias mediante la fotosíntesis. Todos los organismos vivos incorporan carbono.

Para repasar en casa

¿Cómo determinamos la antigüedad de rocas y fósiles?

- Los investigadores emplean el carácter predecible del decaimiento de radioisótopos para estimar la antigüedad de rocas y fósiles.

17.7 Historia de una ballena

■ Nuevos descubrimientos de fósiles completan de manera continua las brechas en nuestra comprensión acerca de la historia antigua de muchos linajes.

Durante algún tiempo, los científicos creyeron que los ancestros de las ballenas probablemente caminaban sobre la tierra, pero que después volvieron a vivir en el agua. Sin embargo, la evidencia a favor de esta opinión fue escasa. El cráneo y la quijada inferior de los cetáceos —que incluyen ballenas, delfines y marsopas— tienen características distintivas de algunos tipos de antiguos animales terrestres carnívoros. Las comparaciones moleculares sugieren que estos animales tal vez eran artiodáctilos, animales con pezuñas y un número par de dedos en las patas (de dos a cuatro); representantes modernos de este linaje incluyen hipopótamos, camellos, cerdos, venados, ovejas y vacas.

Hasta hace poco, los cambios graduales en características óseas que demostraran la transición de los linajes de ballenas de la vida terrestre a la acuática faltaban en el registro fósil. Los investigadores sabían de la existencia de formas intermedias porque encontraron un representante fósil de un esqueleto de ballena, pero sin un esqueleto completo, el resto de la historia constituía una especulación. Entonces, en el año 2000, Philip Gingerich y colaboradores encontraron dos de los eslabones faltantes en Pakistán, al recuperar esqueletos fósiles completos de las antiguas ballenas *Rodhocetus* y *Dorudon* (figura 17.13).

Los investigadores sabían que estas nuevas muestras fósiles representaban formas intermedias del linaje de las ballenas, porque tenían huesos intactos de los tobillos, similares a los de las ovejas y huesos antiguos del cráneo similar al de las ballenas en los mismos esqueletos.

Los fósiles recién descubiertos cubren muchos detalles de la historia antigua de las ballenas. Por ejemplo, los huesos de los tobillos tanto de *Rodhocetus* y *Dorudon* como de artiodáctilos extintos y modernos tienen características distintivas en común. Los cetáceos modernos carecen de restos de huesos de los tobillos. Por presentar huesos intermedios de los tobillos, *Rodhocetus* y *Dorudon* probablemente fueron derivados del antiguo linaje de transición de artiodáctilos a ballenas modernas que regresaron a la vida en el agua. Las proporciones de las extremidades, el cráneo, el cuello y el tórax de *Rodhocetus* indican que nadaba con sus pies, no con su cola. Igual que las ballenas modernas, el *Dorudon* de 5 m era evidentemente un nadador acuático que se impulsaba con la cola: toda la extremidad posterior medía alrededor de 12 cm de largo y era demasiado pequeña para haber mantenido al animal fuera del agua.



A Fósil de 30 millones de años de antigüedad de *Elomeryx*. Este pequeño mamífero terrestre era miembro del mismo grupo de artiodáctilos que dio lugar a los hipopótamos, cerdos, venados, ovejas, vacas y ballenas.



B *Rodhocetus*, una antigua ballena, vivió hace alrededor de 47 millones de años. Sus huesos distintivos de los tobillos señalan una conexión evolutiva cercana con los artiodáctilos. Inserto: comparación de un hueso de rodilla de *Rodhocetus* (izquierda) con el de un artiodáctilo moderno, un berrendo (derecha).



C *Dorudon atrox*, una antigua ballena que vivió hace unos 37 millones de años. Sus huesos del tobillo similares a los de los artiodáctilos (izquierda) eran demasiado pequeños para soportar el enorme peso de su cuerpo en la tierra, de modo que este mamífero sin duda era totalmente acuático.

Figura 17.13 Nuevos eslabones en el antiguo linaje de las ballenas.

Puedes considerar cada capa de roca sedimentaria como una rebanada de tiempo geológico; cada una contiene indicios de la vida en la Tierra durante el periodo en que se formó. La datación radiométrica y los fósiles de las capas nos permiten reconocer frecuencias similares de capas de roca

sedimentaria a nivel mundial. Las transiciones entre capas marcan los límites de grandes intervalos de tiempo en la **escala de tiempo geológico**, o cronología de historia de la Tierra (figura 17.14).

Eon	Era	Periodo	Época	ma	Principales eventos geológicos y biológicos	
FANEROZOICO	CENOZOICO	CUATERNARIO	Reciente	0,01	Evolución de humanos modernos. El principal evento de extinción mayor tiene lugar ahora.	
			Pleistoceno	1.8		
		TERCIARIO	Plioceno	5.3	Los trópicos y las regiones subtropicales se extendieron hacia los polos. El clima se enfrió; surgieron bosques secos y pastizales. Radiaciones adaptativas de mamíferos, insectos y aves.	
			Mioceno	23.0		
			Oligoceno	33.9		
			Eoceno	55.8		
			Paleoceno	65.5		
		MESOZOICO	RETACEOUS	Tardío	99.6	Clima muy cálido. Los dinosaurios continuaron predominando. Aparecieron grupos importantes de insectos modernos (abejas, mariposas, termitas, hormigas e insectos herbívoros, incluyendo áfidos y grillos). Se originaron las plantas con flores y se transformaron en las plantas terrestres
				Temprano	145.5	
			JURÁSICO	199.6	Era de los dinosaurios. Vegetación abundante, de gimnospermas y helechos. Aparecieron las aves. Pangea se rompió.	
	TRIÁSICO	251	Evento de extinción mayor Recuperación de la extinción mayor al final del periodo Pérmico. Aparecieron muchos grupos, incluyendo tortugas, dinosaurios, pterosaurios y mamíferos.			
	PALEOZOICO	PÉRMICO	299	Formación del supercontinente Pangea y el océano del mundo. Radiación adaptativa a las coníferas. Aparecieron las cícadas y los ginkgos. El clima relativamente seco condujo a gimnospermas e insectos adaptados a las sequías, como escarabajos y moscas.		
		CARBONÍFERO	359	El alto nivel de oxígeno en la atmósfera alentó la existencia de artrópodos gigantes. Predominaron las plantas liberadoras de esporas. Era de grandes árboles licofitas. Se formaron amplios bosques de carbón. Evolucionaron los oídos en los anfibios; los penes en los reptiles tempranos (la vagina evolucionó después, únicamente en mamíferos).		
		DEVÓNICO	416	Evento de extinción mayor Aparecieron tetrápodos terrestres. La explosión de diversidad de las plantas condujo a árboles de diferentes formas, bosques y muchos nuevos grupos de plantas, incluyendo las licofitas, los helechos con hojas complejas y las plantas con semillas.		
		SILÚRICO	443	Radiaciones de invertebrados marinos. Primera aparición de hongos terrestres, plantas vasculares, peces óseos y quizás animales terrestres (milpiés, arañas).		
		ORDOVÍCICO	488	Evento de extinción mayor Periodo mayor de primeras apariciones. Aparecieron las primeras plantas terrestres, peces y corales formadores de arrecifes. Gondwana se desplazó hacia el Polo Sur y se congeló.		
		CÁMBRICO	542	La Tierra se descongeló y hubo una explosión de diversidad entre los animales. Aparecieron los principales grupos de animales (en los océanos). Evolucionaron los trilobites y los organismos con concha.		
PROTEROZOICO		2,500	Se acumuló oxígeno en la atmósfera. Se originó el metabolismo aerobio. Se originaron las células eucariontes y a continuación los protistas, hongos, las plantas y los animales. Se tiene evidencia de que la Tierra se congeló en su mayor parte a través de una serie de eras polares entre 750 y 600 ma.			
ARQUEANO Y ANTERIOR	3,800–2,500 ma.	Origen de los procariontes.				
	4,600–3,800 ma.	Origen de la corteza de la Tierra, la primera atmósfera y los primeros mares. La evolución química y molecular condujo al origen de la vida (de las protocélulas a las células procariontes aerobias).				

A Las transiciones en las capas de roca sedimentaria marcan grandes márgenes de tiempo en la historia de la Tierra (no están a la misma escala). ma: millones de años.

Datos de la Comisión Internacional de datos de Estratigrafía, 2007

B Podemos reconstruir algunos eventos en la historia de los seres vivos al estudiar indicios en las rocas de las capas. Aquí, los triángulos azules marcan los tiempos en que se produjeron grandes extinciones masivas. “Primera aparición” se refiere a la aparición en el registro fósil, no necesariamente a la primera sobre la Tierra; a menudo descubrimos fósiles significativamente más antiguos que especímenes antes descubiertos.

Figura 17.14 Animada La escala de tiempo geológico.



C Capas de rocas sedimentarias expuestas por la erosión en el Gran Cañón. Cada capa tiene una composición característica y determina un conjunto de fósiles (se muestran algunos) que reflejan eventos durante su formación. Por ejemplo, la capa de caliza *Coconino Sandstone*, que se extiende desde California hasta Montana, consta principalmente de arena muy intemperizada. Las marcas onduladas y los rastros de reptiles son los únicos fósiles en ella. Muchos consideran que se trata de los restos de un vasto desierto arenoso como el Sahara en la actualidad. * Capas no visibles en esta foto del Gran Cañón.

■ Durante miles de millones de años, los lentos movimientos de la capa más externa de la Tierra y los eventos catastróficos han modificado tierra, atmósfera y océanos, ejerciendo profundos efectos sobre la evolución de los seres vivos.

Cuando los geólogos comenzaron por primera vez a elaborar mapas de apilamientos verticales de rocas sedimentarias, prevalecía la teoría de la uniformidad. Los geólogos sabían que el agua, el viento, el fuego y otros factores naturales modificaban en forma continua la superficie terrestre. Más tarde les quedó claro que dichos factores eran parte del gran cuadro de cambios geológicos. Igual que los seres vivos, la Tierra también cambia drásticamente. Por ejemplo, las costas del Atlántico de América del Sur y las de África parecen encajar como si fueran piezas de un rompecabezas. Cierta modelo sugirió que todos los continentes alguna vez formaron parte de un supercontinente mayor: **Pangea**, el cual se dividió en fragmentos que se separaron. El modelo explicaba por qué se encuentra el mismo tipo de fósiles en la roca sedimentaria a ambos lados del amplio océano Atlántico.

De primera instancia, la mayoría de los científicos no aceptó el modelo, al cual se le denominó “deriva continental”. El hecho de que los continentes se desplazaran en la superficie de la Tierra les pareció escandaloso, y nadie sabía qué impulsaría dicho movimiento.

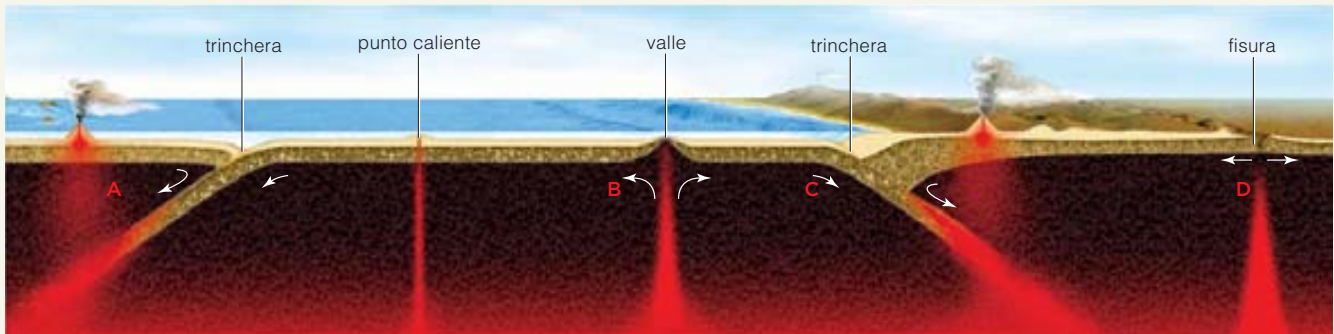
Sin embargo, continuó apareciendo evidencia en apoyo de ese modelo. Por ejemplo, la roca fundida en el interior de los pozos de la Tierra asciende y se solidifica en la superficie. Algunos minerales ricos en hierro se magnetizan al solidificarse y sus polos magnéticos se alinean con los polos terrestres cuando éstos lo hacen. Si los continentes nunca se hubieran desplazado, todas esas antiguas rocas magnéticas estarían alineadas de norte a sur, como agujas de una brújula. De hecho, los polos magnéticos de las formaciones rocosas en distintos continentes están alineados, pero no de norte a sur. Señalan en muchos sentidos



Figura 17.16 Esta foto aérea muestra unos 4.2 km (2.6 millas) de la Falla de San Andrés, que abarca un total de 1,300 km (806 millas) a través de California. Dicha falla es el límite entre dos placas tectónicas que se deslizan en sentido opuesto

diferentes. O bien, los polos magnéticos de la Tierra se desvían de su eje de norte a sur o los continentes se mueven.

Posteriormente, los exploradores de las profundidades del mar descubrieron que el fondo del océano no es tan estático e inanimado como habían supuesto. Inmensos rebordes de cordilleras se extienden miles de kilómetros a



A Roca fundida en una erupción a través de las placas tectónicas causando “puntos calientes”. El archipiélago de Hawai se ha estado formando de este modo.

B En los valles oceánicos, enormes explosiones de roca fundida que salen del interior de la Tierra impulsan el desplazamiento de placas tectónicas. La nueva corteza se esparce lateralmente al transformarse en la superficie, esto obliga a las placas tectónicas adyacentes a alejarse del valle y entrar a trincheras de otros sitios.

C En las trincheras, el borde de una placa que avanza se sumerge bajo la placa adyacente y la levanta. Las montañas Cascadas, los Andes y otras grandes cordilleras montañosas costeras se forman de este modo.

D En las fisuras, los continentes se rompen desde el interior a medida que las placas se separan una de otra.

Figura 17.15 Tectónica de placas. Porciones inmensas y rígidas de la capa de roca más externa de la Tierra se dividen, se desplazan y chocan entre sí, todas a una velocidad inferior a 10 cm (3.9 pulgadas) al año. A medida que las placas se mueven, arrastran a los continentes a nivel mundial. La configuración actual de tectónica de placas de nuestro planeta se muestra en el apéndice VIII.

Figura 17.17 Animada Una serie de reconstrucciones de los continentes en desplazamiento. **(a)** El supercontinente Gondwana (amarillo) comenzó a separarse en el Silúrico. **(b)** El supercontinente Pangea se formó durante el Triásico, y después **(c)** comenzó a separarse en el Jurásico. **(d)** Límite K-T. **(e)** Los continentes alcanzaron su configuración moderna en el Mioceno.

Hace aproximadamente 260 millones de años, los helechos con semillas y otras plantas sólo vivían en el área de Pangea, que una vez fue Gondwana. Igual sucedió con los reptiles similares a mamíferos llamados terápsidos. *Derecha*, hoja fosilizada de uno de los helechos con semillas (*Glossopteris*). *Extrema derecha*, un terápsido (*Lystrosaurus*) de cerca de 1 m (3.2 pies) de longitud. Este herbívoro colmilludo se alimentaba de plantas fibrosas en planicies secas que antes estuvieron inundadas.



través de la corteza oceánica. Roca fundida que sale de las mismas empuja el antiguo fondo del océano hacia fuera en ambos sentidos, después se enfría y se endurece formando nuevo fondo. En otros sitios, el fondo antiguo del océano descendiendo constituyendo profundas trincheras.

Dichos descubrimientos persuadieron a los escépticos. Por fin se contaba con un mecanismo plausible para explicar el desplazamiento continental, al cual se le dio el nombre de teoría de **tectónica de placas**. Según esta teoría, la capa relativamente delgada y más externa de rocas de la Tierra está agrietada formando placas inmensas como si se tratara de un cascarón gigante agrietado. Las placas crecen a partir de valles montañosos y se hunden para formar trincheras (figura 17.15). Al hacerlo, se desplazan como colosales cinturones transportadores, llevando en su parte superior continentes a nuevas ubicaciones. El desplazamiento no es mayor a 10 cm (3.9 pulgadas) al año, pero es suficiente para transportar a un continente alrededor del mundo en un periodo de 40 millones de años. La evidencia de este desplazamiento nos rodea en diversas características geológicas del paisaje (figura 17.16).

Los investigadores pronto aplicaron la teoría tectónica de placas a algunas cosas que les intrigaban. Por ejemplo, los fósiles de un helecho con semillas, *Glossopteris*, y un antiguo reptil, *Lystrosaurus*, se encuentran en formaciones geológicas similares en África, India, Sudamérica y Australia (figura 17.17). ¿Por qué estos organismos se presentan en muchos continentes, separados por grandes extensiones de océanos? Las semillas de *Glossopteris* eran demasiado pesadas para flotar o ser llevadas por el viento hasta otro continente, y el *Lystrosaurus* era demasiado pesado para nadar de un continente a otro. Los investigadores sospecharon que ambos evolucionaron en un supercontinente aun más antiguo que Pangea. Dieron el nombre de

Gondwana a este supercontinente, y se calcula que debió haber existido hace unos 300 millones de años. Los investigadores realizaron la siguiente predicción: si la Antártida fue en algún momento parte de Gondwana, entonces debería tener las mismas formaciones geológicas y presentar fósiles como *Glossopteris* y *Lystrosaurus*.

En esa época, la Antártida era una región casi inexplorada. Varias expediciones posteriores encontraron las formaciones y los fósiles, lo cual apoyó la predicción y la teoría de tectónica de placas. Muchas especies modernas, incluyendo las aves estrucioniformes de la figura 17.2a-c, sólo habitan en sitios que una vez formaron parte de Gondwana.

En la actualidad se sabe que Gondwana se desplazó hacia el Sur, a través del Polo Sur, y después hacia el Norte, hasta fusionarse con las otras masas de tierra para formar Pangea. Sabemos que los continentes siempre están en movimiento. Chocan entre sí y se dividen para formar nuevos continentes y después chocan de nuevo. La capa más externa de roca de la Tierra se solidificó hace unos 4,550 millones de años. Por lo menos cinco veces desde entonces, se formó un supercontinente de gran tamaño, con un solo océano en sus costas. Todo el tiempo, las fuerzas de erosión del agua y viento modificaron la apariencia de la tierra, igual que los impactos de los asteroides y su resultado.

Dichos cambios en la tierra, el océano y la atmósfera influyeron en la evolución de los seres vivos. Imagina los primeros seres vivos, en aguas tibias y poco profundas a lo largo de los continentes. Las playas desaparecían a medida que los continentes chocaban entre sí, provocando la extinción de muchos linajes. No obstante, a medida que los antiguos hábitats desaparecían, otros nuevos se iniciaban para los sobrevivientes, y de este modo la evolución se realizó en nuevas direcciones.

La capa limitante K-T consta de un barro poco común que se formó hace 65 millones de años a nivel mundial (*derecha*). Este barro es rico en iridio, elemento escaso en la superficie terrestre, pero común en los asteroides. Tras encontrar el iridio, los investigadores buscaron evidencia de un asteroide suficientemente grande para cubrir toda la Tierra con sus residuos, y encontraron un cráter de aproximadamente 65 millones de antigüedad enterrado bajo sedimentos cerca de la costa de la Península de Yucatán en México. Aunque es tan grande (273.6 km de ancho por 1 km de hondo) nadie lo había notado antes. Este cráter es evidencia del impacto de un asteroide 40 millones de veces más poderoso que el que formó el cráter Barringer; en verdad lo suficientemente grande para influir sobre la vida de la



¿Por qué opción votarías?

Muchas teorías e hipótesis sobre eventos del pasado antiguo necesariamente se basan en huellas dejadas por dichos eventos, no en datos obtenidos mediante observación directa. ¿Será suficiente la evidencia indirecta alguna vez para comprobar alguna teoría acerca de un evento del pasado? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea.

Tierra en forma importante. Las investigaciones de ese entonces estimaron que el tamaño del asteroide que efectuó tal impacto tenía entre 10 y 20 kilómetros (6 y 12.5 millas) de diámetro.

Resumen

Sección 17.1 En el siglo XIX, los **naturalistas** realizaron expediciones e investigaciones a nivel mundial efectuando observaciones cada vez más detalladas del mundo natural. Los **fósiles** son evidencia de la vida en el pasado distante. Los estudios de **biogeografía** y **morfología comparada** condujeron a nuevas formas de pensar acerca del mundo natural.

Sección 17.2 Los sistemas de creencias predominantes pueden influir en la interpretación de la causa subyacente a un evento natural. Los naturalistas del siglo XIX intentaron reconciliar sus creencias tradicionales con la evidencia física de la **evolución**. En esa época surgieron dos teorías: la del **catastrofismo** y la del **uniformitarismo**.

■ Lee el artículo de InfoTrac "Encasillando un papel secundario" ("Typecasting a Bit Part"), Stephen J. Gould, *The Sciences*, marzo del 2000.

Secciones 17.3, 17.4 Las observaciones del naturalista Alfred Wallace y Charles Darwin condujeron a una teoría acerca de la evolución de las especies. Éstos son los principales postulados de la teoría:

Una población tiende a crecer hasta que comienza a agotar los recursos del entorno. Los individuos deben competir entonces por los alimentos, guaridas contra los depredadores y otros factores similares.

Los individuos que presentan caracteres que los hacen más competitivos tienden a producir más descendientes.

Los **rasgos adaptativos (adaptaciones)** que imparten mayor **aptitud** al individuo se hacen más comunes en una población con el transcurso de generaciones, en comparación con los estados de carácter que las hacen menos competitivas.

La supervivencia y reproducción diferencial de individuos de una población que varían en sus estados de caracteres compartidos se llama **selección natural**. Es uno de los procesos que impulsa la evolución.

■ Lee el artículo de InfoTrac "Lo que los pinzones de Darwin pueden enseñarnos acerca del origen evolutivo y la regulación de la biodiversidad" (*What Darwin's Finches Can Teach Us About the Evolutionary Origin and Regulation of Biodiversity*). B. Rosemary Grant y Peter Grant, *Bioscience*, marzo de 2003.

Sección 17.5 Se encuentran muchos fósiles en las capas de rocas sedimentarias apiladas. Los fósiles más jóvenes suelen estar en capas depositadas más recientemente y por encima de los fósiles más antiguos que están en capas más antiguas. Algunos **linajes** están representados como series de fósiles en capas secuenciales. Los fósiles son relativamente escasos, de

modo que es posible que el registro fósil siempre esté incompleto. Aun así, nos revela mucho acerca de la vida del pasado antiguo.

■ Usa las animaciones de CengageNOW para aprender más acerca de la formación de fósiles.

Sección 17.6 La **vida media** característica de un radioisótopo nos permite determinar la antigüedad de rocas y fósiles mediante la técnica llamada **datación radiométrica**.

■ Usa la interacción animada de CengageNOW para aprender más acerca de la vida media.

Sección 17.7 Las brechas en el registro de fósiles a menudo se llenan con el descubrimiento de otros nuevos. Estos últimos agregan detalles a nuestra comprensión de la historia evolutiva.

Sección 17.8 Las transiciones en el registro de fósiles constituyen límites para grandes intervalos en la **escala de tiempo geológico**. Dicha escala se correlaciona con eventos evolutivos e incluye fechas obtenidas por métodos de datación radiométrica.

■ Usa la interacción animada de CengageNOW para investigar la escala de tiempo geológico.

Sección 17.9 El descubrimiento de la distribución global de masas de tierra y fósiles, rocas magnéticas y el fondo del océano que se forma a partir de rebordes de cordilleras en medio del océano, condujo a la teoría de **tectónica de placas**. Según ésta, los movimientos de las placas tectónicas en la Tierra arrastran las masas continentales a nuevas posiciones. En varias ocasiones en el curso de la historia de la Tierra, todas las masas terrestres han convergido formando supercontinentes. Por ejemplo, **Gondwana** y **Pangea**. Este tipo de movimientos ha ejercido impacto profundo sobre la evolución.

■ Usa la interacción de CengageNOW para aprender más acerca de los continentes en movimiento.

Autoevaluación

Respuestas en el apéndice III

1. Los biogeógrafos estudian _____.
 - a. el desplazamiento continental
 - b. los patrones de distribución mundial de especies
 - c. la biodiversidad en los continentes e islas
 - d. tanto b como c son correctos
 - e. todos son correctos

Ejercicio de análisis de datos

A fines de la década de 1970, el geólogo Walter Álvarez investigaba la composición de una capa de barro de 1 cm (0.4 pulgadas) de grueso que marca el límite K-T a nivel mundial. Pidió a su padre, el físico ganador del premio Nobel Luis Álvarez, que lo ayudara a analizar la composición elemental de esa capa. Los Álvarez y sus colaboradores, los químicos Frank Asaro y Helen Michel, examinaron la capa en Italia y Dinamarca y descubrieron que la capa limitante K-T tenía un contenido más alto de iridio que las capas de roca circundantes (figura 17.18).

El iridio pertenece a un grupo de elementos (apéndice IV) mucho más abundantes en los asteroides y en otros materiales del sistema solar que en la corteza de la Tierra. El grupo de Álvarez concluyó que la capa limitante K-T debe haberse originado a partir de material extraterrestre. Calculó que un asteroide de 14 km (8.7 millas) de diámetro contendría suficiente iridio para explicar el nivel de este elemento en la capa limitante K-T.

1. ¿Cuál fue el contenido de iridio en la capa limitante K-T?
2. ¿Por qué cantidad fue más alto el contenido de iridio de la capa limitante que el de la muestra que se tomó a 0.7 m (2.3 pulgadas) por encima de la capa?

Profundidad de muestreo	Abundancia promedio de iridio (ppb)
+ 2.7 m	< 0.3
+ 1.2 m	< 0.3
+ 0.7 m	0.36
capa limitante	41.6
- 0.5 m	0.25
- 5.4 m	0.30



Figura 17.18 Abundancia de iridio en y cerca de la capa limitante K-T en Stevns Klint, Dinamarca. Muchas muestras de roca tomadas por encima o por debajo y en la capa limitante fueron probadas para determinar su contenido de iridio. Las profundidades se indican en metros por encima o por debajo de la capa limitante.

El contenido de iridio de una roca terrestre promedio es de 0.4 partes por mil millones (ppb) de iridio. Un meteorito promedio contiene alrededor de 550 ppb de iridio. En la foto (arriba a la derecha): Luis y Walter Álvarez frente a un corte de la capa de iridio.

2. Los huesos del ala de un pájaro son similares a los huesos del ala de un murciélago. Esta observación es un ejemplo de _____.

- a. uniformitarismo
- b. evolución
- c. morfología comparada
- d. un linaje

3. La cantidad de especies que habitan en una isla depende del tamaño de la misma y de su distancia del continente. Es muy probable que esta afirmación sea realizada por _____.

- a. un explorador
- b. un biogeógrafo
- c. un geólogo
- d. un filósofo

4. La evolución es _____.

- a. selección natural
- b. cambio hereditario en un linaje de descendencia
- c. impulsada por la sección natural
- d. b y c son correctas

5. Si la vida media de un radioisótopo es de 20,000 años, entonces una muestra donde las tres cuartas partes de ese radioisótopo se haya desintegrado tendrá _____ años de antigüedad.

- a. 15,000
- b. 26,667
- c. 30,000
- d. 40,000

6. _____ ha(n) influenciado al registro fósil.

- a. La sedimentación y la compactación
- b. Los movimientos de la tectónica de placas
- c. El decaimiento radiactivo
- d. Todos los anteriores

7. La evidencia sugiere que la vida se originó en _____.

- a. el Arqueano
- b. el Proterozoico
- c. el Fanerozoico
- d. el Cámbrico

8. El Cretácico terminó hace _____ millones de años.

9. Las fuerzas del cambio geológico incluyen _____ (elige todas las opciones correctas).

- a. la erosión
- b. la fosilización
- c. los volcanes
- d. la evolución
- e. los movimientos de la tectónica de placas
- f. los cambios climáticos
- g. los impactos de asteroides
- h. los puntos calientes

10. ¿Se formó primero Pangea o Gondwana?

11. Correlaciona los términos de la columna de la izquierda con su descripción más adecuada.

- | | |
|-------------------------|--|
| _____ aptitud | a. se mide por el éxito reproductivo |
| _____ fósiles | b. los cambios geológicos se traducen de manera continua |
| _____ selección natural | c. los cambios geológicos ocurren por repentinos eventos mayores |
| _____ vida media | d. es buena para encontrar fósiles |
| _____ catastrofismo | e. supervivencia del más apto |
| _____ uniformitarismo | f. característica de un radioisótopo |
| _____ roca sedimentaria | g. evidencia de vida en el pasado distante |

■ Visita [CengageNOW](https://www.cengage.com) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico



Los procesos evolutivos

IMPACTOS Y PROBLEMAS

El surgimiento de las súper ratas

Entrando y saliendo de las páginas de la historia de la humanidad se encuentran las ratas —*Rattus*—, una de las plagas de mamíferos más notorias. Las ratas se desarrollan en centros urbanos donde abunda la basura, pero hay escasos depredadores naturales. Una ciudad estadounidense promedio mantiene aproximadamente a una rata por cada 10 personas. Parte de su éxito se deriva de la capacidad que tienen para reproducirse muy rápido; las poblaciones de ratas pueden expandirse en semanas igualando la cantidad de basura disponible para su consumo. Desafortunadamente para nosotros, estos roedores son portadores de patógenos y parásitos que provocan peste bubónica, tifo y otras enfermedades infecciosas. Roen paredes y alambres y consumen o contaminan de 20 a 30% de la producción total de alimentos para consumo humano (figura 18.1). Las ratas nos cuestan alrededor de \$19 mil millones de dólares al año.

Durante años, las personas han luchado contra ellas empleando perros, trampas, instalaciones de almacenamiento a prueba de ratas, y venenos que incluyen arsénico y cianuro. Durante los años 50 se empleaban cebos mezclados con warfarina, un compuesto orgánico sintético que interfiere con la coagulación sanguínea. Los roedores que comían el cebo envenenado morían a los pocos días tras sufrir hemorragia interna o perder sangre a través de cortaduras o raspaduras.

La warfarina era sumamente eficaz y, en comparación con otros venenos, producía mucho menos impacto sobre especies no dañinas. Muy pronto llegó a ser el raticida de elección. Sin embargo, en 1958 un investigador reportó que la warfarina no funcionaba con ciertas ratas; más tarde se recibieron reportes similares de otros países de Europa. Cerca de 20 años más tarde, alrededor de 10% de las ratas capturadas en áreas urbanas estadounidenses ya eran resistentes a la warfarina. ¿Qué ocurrió?

Para descubrirlo, los investigadores compararon las ratas resistentes a la warfarina con las que aún eran vulnerables. Trazaron la diferencia al gen de uno de los cromosomas de la rata. Ciertas mutaciones del gen eran comunes entre la población de roedores resistentes a la warfarina, aunque eran poco frecuentes entre las vulnerables. La warfarina se enlaza con un producto genético: una enzima que participa en la síntesis dependiente de la vitamina K de los factores de coagulación sanguínea. Las mutaciones hicieron a la enzima insensible a la warfarina.

Lo ocurrido fue un ejemplo de evolución por selección natural. A medida que la warfarina ejercía presión sobre las poblaciones de ratas, éstas se modificaron; y las mutaciones antes poco frecuentes resultaron adaptativas. Las ratas que tenían el gen no mutado murieron tras consumir warfarina, pero las afortunadas que tenían una de las mutaciones sobrevivieron y la transmitieron a sus descendientes. Las poblaciones de estos roedores se recuperaron con rapidez y una mayor proporción de ratas de la siguiente generación presentó las mutaciones. Con cada ataque de warfarina, la frecuencia de la mutación en las poblaciones de ratas aumentó.

Las presiones de selección pueden cambiar y a menudo lo hacen. Cuando la resistencia a la warfarina aumentó en las poblaciones de ratas, las personas dejaron de usar esa sustancia. La frecuencia de la mutación en las poblaciones de ratas declinó, tal vez porque las que presentaban la mutación tenían deficiencia leve en vitamina K, en otras palabras, no eran tan saludables como las ratas normales. En la actualidad, los exterminadores conocedores en áreas urbanas saben que la mejor manera de controlar una infestación por ratas es ejercer otro tipo de presión por selección: retirar su fuente de alimentos, que suele ser la basura. En esa situación, las ratas se comerán unas a otras.



¡Mira el video! **Figura 18.1** *Izquierda*, ratas que infestaron 80,000 hectáreas (200,000 acres) de campos de arroz en las Islas Filipinas arruinaron más de 20% de la cosecha. El arroz es el principal alimento de los habitantes del sudeste de Asia. *Derecha*, las ratas se desarrollan en los mismos sitios donde habitan las personas. Arrojar veneno en los edificios y en la tierra por lo general no logra exterminar sus poblaciones, las cuales se recuperan con rapidez. Sin embargo, favorece la selección de roedores resistentes a dicho veneno.

Conceptos básicos



Las poblaciones evolucionan

Los individuos de una población difieren en los alelos que heredan, por lo que difieren en su fenotipo. En el curso de varias generaciones, cualquier alelo puede aumentar o reducir su frecuencia en una población. Este cambio se llama microevolución. [Secciones 18.1, 18.2](#)



Patrones de selección natural

La selección natural impulsa la microevolución. Dependiendo de la población y su entorno, la selección natural puede desplazar o mantener el rango de variación en los caracteres heredables. [Secciones 18.3-18.6](#)



Otros procesos microevolutivos

Gracias a la deriva génica ocurren cambios al azar en una línea de descendencia. El flujo de genes contrarresta los efectos evolutivos de las mutaciones, la selección natural y la deriva génica. [Secciones 18.7, 18.8](#)



Cómo surgen las especies

La especiación varía en sus detalles, pero típicamente se inicia después de que termina el flujo de genes. Los eventos microevolutivos que ocurren en forma independiente conducen a divergencias genéticas que son reforzadas a medida que evolucionan mecanismos de aislamiento reproductivo. [Secciones 18.9-18.11](#)



Patrones macroevolutivos

A los patrones de cambio genético que incluyen a más de una especie se les conoce como macroevolución. Los patrones recurrentes de macroevolución incluyen exaptación, radiación adaptativa y extinción. [Sección 18.12](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Este capítulo amplía la evidencia evolutiva que se introdujo en el capítulo anterior (secciones 17.8, 17.9).
- Antes de comenzar, sería conveniente que repases las premisas de la teoría de la selección natural (17.3), los principios fundamentales y los términos de genética (10.1, 11.1), y algunos de los mecanismos de reproducción celular (4.13, 9.3, 10.3, 10.5).
- A medida que aprendas acerca de los procesos que impulsan la evolución y sus efectos, requerirás de tus conocimientos sobre la base genética de los caracteres (10.4, 11.4, 11.6, 11.7) y los efectos de los cambios genéticos (3.6, 12.6, 12.7, 14.5, 15.3, 16.7).
- Tu conocimiento sobre errores de muestreo (1.8) y probabilidad (11.2) te ayudará a entender las implicaciones de los experimentos (1.7) que demuestran la evolución en acción.

¿Por qué opción votarías? En la actualidad las cepas bacterianas resistentes a los antibióticos están muy diseminadas. Una práctica normal en la ganadería consiste en dosificar continuamente al ganado saludable con los mismos antibióticos que se prescriben para las personas. ¿Se debería detener esta práctica? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- La evolución se inicia con mutaciones en los individuos.
- La mutación es la fuente de nuevos alelos.
- La reproducción sexual puede diseminar rápidamente una mutación en una población.
- Conexiones con Alelos 10.1, Términos de genética moderna 11.1, Mas allá de la dominancia simple 11.4, Los genes y el medio ambiente 11.6, Variaciones complejas en los caracteres 11.7, Mutación 14.5.



Figura 18.2 Muestras de variación fenotípica en (a) humanos, y (b) un tipo de caracol que se encuentra en las islas del Caribe. La variación de los caracteres compartidos entre individuos es resultado de variaciones en los alelos que influyen sobre estos caracteres.

Variación en las poblaciones

Todos los individuos de una especie comparten ciertas características. Por ejemplo, las jirafas tienen cuello muy largo, manchas color marrón sobre pelo blanco, y así por el estilo. Éstos son ejemplos de caracteres morfológicos (*morfo*, forma). Los individuos de una especie también comparten caracteres fisiológicos, como la actividad metabólica. Además responden del mismo modo ante ciertos estímulos, por ejemplo, las jirafas hambrientas se alimentan de hojas de los árboles. Éstos son caracteres de comportamiento.

Sin embargo, los individuos de una población varían en los detalles de sus caracteres compartidos. La **población** es un grupo de individuos de la misma especie en un área específica. Piensa en las variaciones de color y patrones en el pelo de perros o gatos. En la figura 18.2a se da una muestra del rango de variaciones de tipo de piel y color de ojos en humanos, así como la distribución, color, textura y cantidad de pelo. Casi todos los caracteres de cualquier especie son variables, y dicha variación puede ser bastante drástica (figura 18.2b).

Muchos caracteres presentan diferencias cualitativas; presentan dos o más formas o morfos distintos, como las flores color morado o blanco de las plantas de guisantes estudiadas por Gregor Mendel. Además, en muchos caracteres los individuos de una población presentan diferencias cuantitativas o una gama de variaciones pequeñas incrementales en dicho carácter (sección 11.7).

La reserva genética

Los genes codifican información hereditaria sobre caracteres. Los individuos de una población heredan el mismo número y tipo de genes (con excepción de genes de cromosomas sexuales no idénticos). En conjunto, los genes de una población constituyen la **reserva genética** (comunemente denominada “pool genético”), es decir, una reserva de recursos genéticos.

En las poblaciones que se reproducen por vía sexual, la mayoría de los genes de la reserva tienen formas ligeramente distintas llamadas **alelos** (sección 10.1). Un individuo es portador de dos copias de cada gen autosómico, y éstas pueden o no ser idénticas (sección 11.1). El complemento de alelos de un individuo es su genotipo. Los alelos son la principal fuente de variación del fenotipo: las características observables de un individuo. Por ejemplo, el color de los ojos es determinado por los alelos que la persona porta.

Algunos caracteres sólo tienen dos formas alternativas, como el sexo masculino y femenino. La presencia de dos formas se llama **dimorfismo** (*di-*, dos). El **polimorfismo** (*poly-*, muchos) ocurre cuando el gen tiene tres o más alelos que persisten en la población a alta frecuencia (superior a 1%), como los alelos ABO que determinan el tipo de la sangre humana (sección 11.4).

Describimos los patrones de la herencia en capítulos anteriores. En la tabla 18.1 se resumen los principales eventos involucrados. La mutación es la fuente de nuevos alelos. Otros eventos producen diferentes combinaciones de los alelos existentes, provocando una verdadera revuelta! Hay $10^{116,446,000}$ posibles combinaciones de alelos humanos. Ni siquiera hay 10^{10} personas vivas en la actualidad. A menos que tengas un gemelo idéntico, es poco probable que otra persona con tu constitución genética exacta haya vivido o lo haga alguna vez.

Otro aspecto acerca de la naturaleza de la reserva genética es el siguiente: los descendientes heredan un genotipo, no un fenotipo. En la sección 11.6 se describió de qué manera las presiones del medio ambiente pueden producir variación en el rango de fenotipos, pero esos efectos no tardan más tiempo que el individuo.

Tabla 18.1 Eventos genéticos en la herencia

Evento genético	Efecto
Mutación	Fuente de nuevos alelos.
Entrecruzamiento en la meiosis I	Introduce nuevas combinaciones de alelos a los cromosomas.
Distribución independiente en la meiosis I	Mezcla cromosomas paternos y maternos.
Fertilización	Combina alelos de los dos padres.
Cambios en el número o estructura de los cromosomas	Transposición, duplicación o pérdida de cromosomas.



Repaso de la mutación

Por ser la fuente original de nuevos alelos, examinaremos de nuevo las mutaciones, esta vez dentro del contexto de su impacto en las poblaciones. No podemos predecir cuándo o en qué individuo determinados genes experimentarán mutación. Pero sí predecir la tasa promedio de mutaciones de una especie, que es la probabilidad de que ocurra una mutación en un intervalo dado. En los humanos, esta tasa es de alrededor de 175 mutaciones por persona en cada generación.

Muchas mutaciones dan lugar a alteraciones estructurales, funcionales o de comportamiento que reducen la probabilidad de que el individuo sobreviva y se reproduzca. Incluso, un cambio bioquímico puede resultar devastador. Por ejemplo, la piel, los huesos, los tendones, los pulmones, los vasos sanguíneos y otros órganos de los vertebrados incorporan la proteína colágeno. Si el gen del colágeno muta de manera que modifique la función de la proteína, todo el cuerpo puede resultar afectado. Una mutación que altera drásticamente el fenotipo se llama **mutación letal**, porque su resultado suele ser la muerte del individuo.

En una **mutación neutra**, la secuencia de bases del ADN se modifica, pero esta alteración no produce efecto sobre la supervivencia o la reproducción. No ayuda al individuo ni es nociva para él. Por ejemplo, si eres portador de una mutación de lóbulos de las orejas unidos al rostro en vez de colgantes, eso no alterará tus posibilidades de supervivencia y reproducción o las de cualquier otro individuo. De modo que la selección natural no afecta la frecuencia de esta mutación específica en una población.

De manera ocasional, algún cambio en el medio ambiente favorece una mutación previamente neutra, o surge por casualidad una nueva mutación benéfica. Por ejemplo, una mutación que afecte el crecimiento podría hacer que una planta de maíz creciera más grande o más rápido y, por tanto, le permitiría mejor acceso a la luz solar y los nutrientes. Aunque la mutación benéfica sólo confiera una leve ventaja, la selección natural puede incrementar su frecuencia en la población con el transcurso del tiempo.

Las mutaciones han alterado los genomas durante miles de millones de años. Acumulativamente, han dado lugar a la abrumadora biodiversidad en la Tierra. Piensa un poco al respecto, el motivo por el cual no tienes apariencia de bacteria, aguacate, gusano o incluso por el cual no te pare-

ces a tu vecino son las mutaciones que ocurrieron en las distintas líneas de descendencia.

Estabilidad y cambio en las frecuencias alélicas

Por lo regular, los investigadores dan seguimiento a las **frecuencias alélicas**: la abundancia relativa de los alelos de determinado gen entre los individuos de una población. Comienzan desde el punto de referencia teórico, el **equilibrio genético**, el cual tiene lugar cuando la población no evoluciona respecto al gen. El equilibrio genético sólo ocurre cuando se cumplen las siguientes cinco condiciones: que nunca ocurran mutaciones; que la población sea infinitamente grande; que la población permanezca aislada de todas las demás de la misma especie; que todos los individuos se aparezcan al azar; y que todos los individuos de la población sobrevivan y produzcan exactamente el mismo número de descendientes.

Como podrás comprender, nunca se cumplen en la naturaleza estas cinco condiciones de manera simultánea, por lo tanto, las poblaciones naturales nunca se encuentran en equilibrio. Ocurre **microevolución**, o cambios a pequeña escala en las frecuencias de alelos, de manera continua en las poblaciones naturales porque los procesos que la impulsan siempre se están realizando. En este capítulo exploraremos los procesos microevolutivos: mutación, selección natural, deriva génica, flujo génico y sus efectos.

Para repasar en casa

¿Qué mecanismos impulsan la evolución?

- Una población natural o especie se caracteriza parcialmente por caracteres compartidos de tipo morfológico, fisiológico y de comportamiento. La mayoría de los caracteres tiene base hereditaria.
- Diferentes alelos pueden dar lugar a variaciones en los fenotipos: diferencias en los detalles de caracteres estructurales, funcionales y de comportamiento compartidos.
- Los alelos de todos los individuos en una población, dan lugar a una reserva de recursos genéticos, es decir, una reserva genética.
- La mutación, la selección natural y otros procesos microevolutivos afectan las frecuencias de alelos de un locus genético en la población.
- Las poblaciones naturales siempre se encuentran evolucionando, lo cual implica que las frecuencias de alelos en su reserva genética siempre variarán en el transcurso de generaciones.

■ Los investigadores determinan si una población está o no evolucionando al localizar las desviaciones de la línea basal de equilibrio genético.

La fórmula de Hardy-Weinberg A comienzos del siglo xx, Godfrey Hardy (un matemático) y Wilhelm Weinberg (un físico) aplicaron de manera independiente las reglas probabilísticas a las poblaciones que se reproducen sexualmente. Percibieron que las reservas genéticas pueden permanecer estables sólo cuando se cumplen cinco condiciones.

1. No ocurren mutaciones.
2. La población es infinitamente grande.
3. La población está aislada de todas las demás poblaciones de esa especie (no hay flujo génico).
4. El apareamiento se da al azar.
5. Todos los individuos sobreviven y producen la misma cantidad de hijos.

Estas condiciones nunca ocurren todas a la vez en la naturaleza. De este modo, las frecuencias de los alelos para cualquier gen de una reserva genética siempre se modifican. Sin embargo, podríamos pensar en una situación hipotética en la cual se cumplieran las cinco condiciones y la población no evolucionara.

Hardy y Weinberg desarrollaron una fórmula simple que puede emplearse para determinar si una población de cualquier especie que se reproduce por vía sexual se encuentra en un estado de equilibrio genético. Considera el seguimiento de un par de alelos hipotético que afecte el color de las alas de una mariposa. El alelo dominante *A* codifica un pigmento proteico. Cuando la mariposa hereda dos alelos *A* *A*, tendrá alas color azul oscuro. Si hereda dos alelos recesivos (*aa*), tendrá alas blancas. Si hereda un alelo de cada tipo (*Aa*) las alas serán de azul intermedio (figura 18.3).

En el equilibrio genético, las proporciones de genotipos para el color de las alas son:

$$p^2(AA) + 2pq(Aa) + q^2(aa) = 1.0$$

donde *p* y *q* son las frecuencias de los alelos *A* y *a*. A esta ecuación se le dio el nombre de ecuación de equilibrio de Hardy-Weinberg, y determina la frecuencia de un alelo dominante (*A*) y un alelo recesivo (*a*) para un gen que controla determinado carácter en una población.

Las frecuencias de *A* y *a* deben sumar 1.0. Para dar un ejemplo específico, si *A* ocupa la mitad de todos los locus para este gen en la población, entonces *a* debe ocupar la otra mitad ($0.5 + 0.5 = 1.0$). Si *A* ocupa 90% de todos los locus, *a* debe ocupar 10% ($0.9 + 0.1 = 1.0$). Sin importar las proporciones,

$$p + q = 1.0$$

Recordemos que en la meiosis los alelos apareados se asocian en diferentes gametos. La proporción de gametos con el alelo *A* es *p*, y la proporción con el alelo *a* es *q*. El cuadro de Punnett en la siguiente página muestra los genotipos posibles en la siguiente generación (*AA*, *Aa* y *aa*). Observa que las frecuencias de los tres genotipos suman 1.0:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1.0$$



490 mariposas *AA*
– alas azul oscuro



490 mariposas *AA*
– alas azul oscuro



490 mariposas *AA*
– alas azul oscuro



420 mariposas *Aa*
– alas azul intermedio



420 mariposas *Aa*
– alas azul intermedio



420 mariposas *Aa*
– alas azul intermedio



90 mariposas *aa*
– alas blancas



90 mariposas *aa*
– alas blancas



90 mariposas *aa*
– alas blancas

Población inicial

Próxima generación

Siguiente generación

Figura 18.3 Animada Investigación de si una población está evolucionando. La frecuencia de alelos de color para las alas entre todos los individuos en esta población hipotética de mariposas no se está modificando, por tanto, la población no está evolucionando.

18.3

Repaso de la selección natural

	p (A)	q (a)
p (A)	AA (p^2)	Aa (pq)
q (a)	Aa (pq)	aa (q^2)

Supongamos que la población tiene mil individuos y cada uno produce dos gametos.

490 individuos AA hacen 980 gametos A
 420 individuos Aa hacen 420 gametos A y 420 gametos a
 90 individuos aa hacen 180 gametos a

La frecuencia de los alelos A y a en dos mil gametos es:

$$A = \frac{980 + 420}{2,000 \text{ alelos}} = \frac{1,400}{2,000} = 0.7 = p$$

$$a = \frac{180 + 420}{2,000 \text{ alelos}} = \frac{600}{2,000} = 0.3 = q$$

En la fertilización, los gametos se combinan al azar e inician una nueva generación. Si el tamaño de la población permanece constante en mil, habrá 490 individuos AA, 420 Aa y 90 aa. Las frecuencias de los alelos para las alas color azul oscuro, azul intermedio y blancas serán las mismas que había en los gametos originales. Por tanto, las alas azul oscuro, azul intermedio y blancas ocurrirán con las mismas frecuencias en la nueva generación.

Siempre que las suposiciones identificadas por Hardy y Weinberg continúen siendo válidas, el patrón persistirá. No obstante, si los caracteres se presentan en diferentes proporciones de una generación a otra, no se está cumpliendo una o más de las cinco suposiciones, y es factible iniciar la investigación de las fuerzas evolutivas que impulsan ese cambio.

Aplicación de la regla ¿Cómo funciona la fórmula de Hardy y Weinberg en el mundo real? Los investigadores pueden emplearla para estimar la frecuencia de portadores de alelos que provocan ciertos caracteres genéticos y trastornos.

Por ejemplo, la hemocromatosis hereditaria (HH) es el trastorno genético más común en personas de ancestros irlandeses. Los individuos afectados absorben demasiado hierro de los alimentos. Los síntomas de este trastorno autosómico recesivo incluyen problemas hepáticos, fatiga y artritis. Cierta estudio realizado en Irlanda encontró que la frecuencia de un alelo que provoca HH es 0.14. Si $q = 0.14$ entonces p es 0.86. Con base en este estudio, se calcula que la frecuencia de portadores ($2pq$) es alrededor de 0.24. Dicha información es útil para médicos y profesionales de salud pública.

Otro ejemplo es una mutación en el gen *BRCA2* que se ha relacionado con cáncer de mama en adultos. Una desviación respecto a las frecuencias natales predichas por la fórmula de Hardy-Weinberg sugiere que esta mutación también puede producir efectos antes del nacimiento. En un estudio, los investigadores examinaron la frecuencia de la mutación en niñas recién nacidas y encontraron menos homocigotos de lo esperado, según el número de heterocigotos y la fórmula de Hardy-Weinberg. Por lo tanto, parece que en su forma homocigota la mutación daña la supervivencia de los embriones femeninos.

■ La selección natural es el proceso que más influye en la evolución.

■ Conexión con Teoría de la selección natural 17.3.

En lo que resta del capítulo exploraremos los mecanismos y efectos de procesos que impulsan la evolución, incluyendo la **selección natural**, que es la supervivencia y reproducción diferencial entre individuos de una población que varían en los detalles de sus caracteres compartidos (sección 17.3). Influye en la frecuencia de alelos en la población al operar sobre fenotipos que tienen una base genética.

Se observan distintos patrones de selección natural, dependiendo de las presiones de selección y los organismos involucrados. En ocasiones, los individuos con un carácter que se encuentra en un extremo de la gama de variación experimentan selección en su contra, y los del otro extremo se ven favorecidos. Este patrón se llama **selección direccional**. En la **selección balanceadora** se favorecen las formas del rango intermedio, y hay selección en contra de los extremos. En la **selección disruptiva** se favorecen las formas de los extremos del rango de variación, mientras que hay selección en contra de las formas intermedias. Estudiaremos estos tres modos de selección natural, resumidos en la figura 18.4 en las siguientes secciones.

La sección 18.6 explora la selección sexual, un modo de selección natural que opera en una población al influenciar el éxito reproductivo. Esta sección también discute el polimorfismo balanceador, un caso especial de selección natural en el cual los individuos heterocigotos tienen mayor aptitud en determinados entornos que los individuos homocigotos.

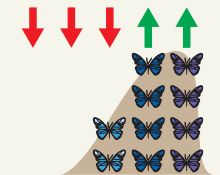
La selección natural y otros procesos evolutivos pueden alterar una población o especie a tal grado que se transforme en una nueva especie. Discutiremos los mecanismos de especiación en secciones posteriores de este capítulo.

Recuerda que aunque es posible reconocer los patrones evolutivos, ninguno se realiza de manera intencional. La evolución simplemente llena las grietas y recovecos de la oportunidad.

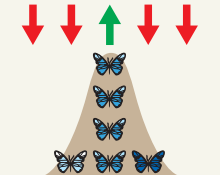
Población antes de la selección



Selección direccional



Selección balanceadora



Selección disruptiva

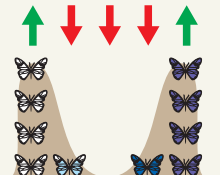


Figura 18.4 Tres modos de selección natural. Las flechas rojas indican las formas de un carácter contra las cuales hay selección; las verdes, las formas favorecidas.

Para repasar en casa

¿Cómo ocurre la evolución?

- La selección natural, una de las fuerzas impulsoras de la evolución, tiene lugar en patrones reconocibles que dependen de los organismos y su entorno.
- La evolución es un proceso oportunista.

18.4 Selección direccional

- El cambio de las condiciones del medio ambiente puede provocar un desplazamiento direccional en las frecuencias de alelos.
- Conexión con Diseño experimental 1.7.

En la **selección direccional** las frecuencias de los alelos cambian en sentido constante, de modo que las formas en un extremo de un rango de variación fenotípica se hacen más comunes con el transcurso del tiempo (figura 18.5). Los siguientes ejemplos muestran cómo las observaciones de campo suministran evidencia de selección direccional.

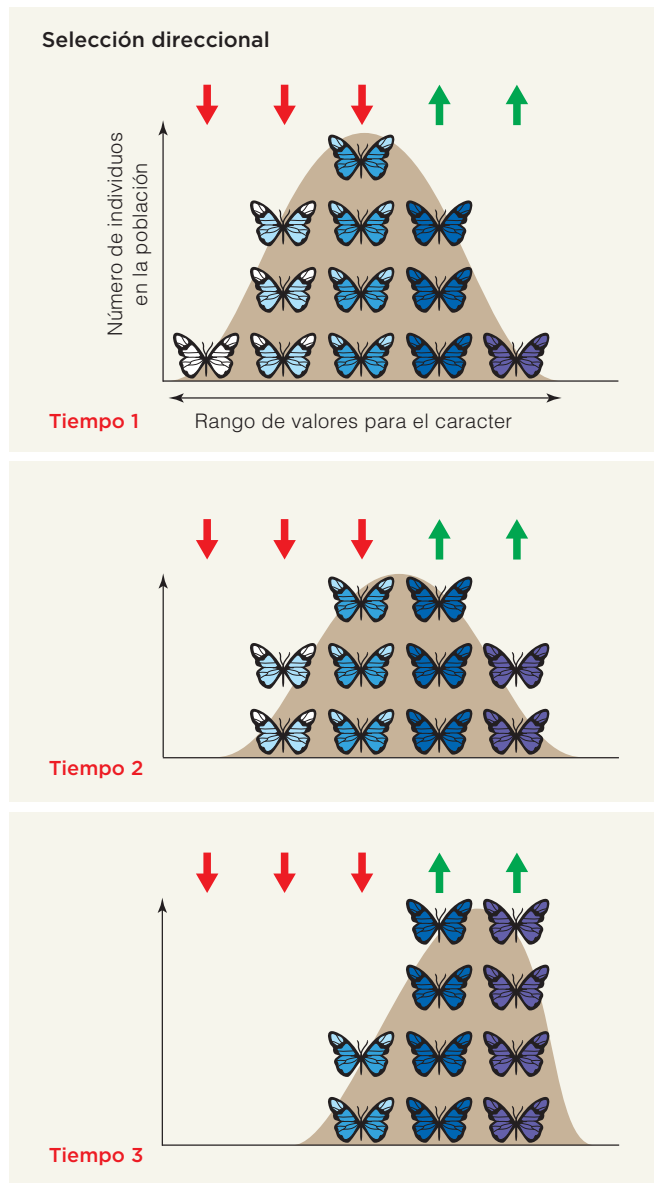


Figura 18.5 Animada Selección direccional. Estas curvas con forma de campana representan un rango de variación continua en el carácter de color de alas de las mariposas. Las flechas *rojas* indican las formas en contra de las cuales funciona la selección; y las *verdes*, las formas favorecidas por la selección.

Efectos de la depredación

La polilla pinta Las polillas pintas (*Biston betularia*) se alimentan y se aparean de noche, y permanecen inmóviles sobre los árboles durante el día. Su comportamiento y su coloración las camuflagean de las aves diurnas que consumen ese tipo de polillas.

Las polillas de color claro eran la forma más común en la Inglaterra preindustrial. Un alelo dominante que produjera el color oscuro era poco común. La atmósfera era limpia, y líquenes de color gris claro crecían sobre los troncos y ramas de la mayoría de los árboles, por lo cual las polillas claras se camuflajeaban al reposar sobre ellos, pero no las oscuras (figura 18.6a).

Durante la década de 1850, aparecieron polillas oscuras con mayor frecuencia. ¿A qué se debía esto? La revolución industrial se había iniciado, y el humo de las fábricas que quemaban carbón comenzaba a modificar el entorno. Como la contaminación ambiental mató los líquenes, los investigadores propusieron la hipótesis de que las polillas oscuras ahora se camuflajeaban mejor ante los depredadores sobre los árboles oscurecidos por el hollín que las polillas claras (figura 18.6b).

En los años 50, H. B. Kettlewell empleó un método de marcación-liberación y recaptura para probar la hipótesis. Crió ambos tipos de polilla en cautiverio y marcó cientos de ellas para que después se pudieran identificar con facilidad. Tras dejarlas en libertad cerca de zonas altamente industrializadas alrededor de Birmingham y cerca de una sección no contaminada de Dorset, su equipo recapturó más polillas oscuras en el área contaminada, y más polillas claras cerca de Dorset. También observaron que las aves depredadoras consumían más polillas claras en Birmingham y más oscuras en Dorset.

	Cerca de Birmingham (contaminación alta)	Cerca de Dorset (contaminación baja)
Polillas color gris claro		
Liberadas	64	393
Recapturadas	16 (25%)	54 (13.7%)
Polillas color gris oscuro		
Liberadas	154	406
Recapturadas	82 (53%)	19 (4.7%)

En 1952 entraron en vigor los controles de la contaminación. Los troncos de los árboles quedaron libres de hollín, y los líquenes volvieron a crecer. Los fenotipos de las polillas se desplazaron en sentido inverso. En los sitios donde la contaminación disminuyó, la frecuencia de polillas oscuras también se redujo. Muchos otros investigadores desde Kettlewell han confirmado el aumento y el descenso de la forma de color oscuro de la polilla pinta.

Ratones de abazones de roca La selección direccional ha trabajado entre poblaciones de los ratones de abazones de las rocas (*Chaetodipus intermedius*) en el desierto de Sonora, en Arizona. Los diminutos ratones de las rocas son pequeños mamíferos que pasan el día durmiendo en sus madri-



Figura 18.6 Selección natural de dos formas y un mismo carácter, la coloración de la superficie del cuerpo, en dos entornos. **(a)** Polillas claras (*Biston betularia*) en un tronco de árbol no contaminado que quedan ocultas de los depredadores. Las claras son evidentes. **(b)** Sin embargo, el color oscuro se adapta mejor en sitios donde los troncos de los árboles están oscurecidos por la contaminación.

gueras bajo tierra. Salen al exterior a buscar semillas en la noche. Todos los ratones difieren en el color de la piel: algunos son café claro y otros gris oscuro. De entre unos 80 genes que afectan el color del pelo en esta especie, uno de ellos da lugar a tal diferencia. Un alelo del gen produce pelo claro y el otro, oscuro.

En el desierto de Sonora predomina el granito color marrón claro. También hay zonas con basalto oscuro, que constituyen restos de antiguos flujos de lava (figura 18.7a). La mayoría de los ratones de poblaciones que habitan donde hay granito marrón claro tienen piel marrón claro (figura 18.7b); la mayoría de los ratones de las poblaciones que habitan en zonas de roca oscura tienen pelo gris oscuro (figura 18.7c).

¿A que se debe esto? En cada hábitat, los individuos cuyo pelo es igual al color de las rocas se camuflajan para evitar a sus depredadores naturales. Los búhos nocturnos detectan con más facilidad a los ratones de color distinto al de las rocas, de modo que los eliminan preferencialmente en cada población. Los búhos son los agentes selectivos que efectúan desplazamiento direccional de la frecuencia de los alelos de color del pelo en las poblaciones de los diminutos ratones de las rocas.

Resistencia a los antibióticos

Nuestros intentos de controlar el entorno pueden producir selección direccional, como ocurre con las ratas resistentes a la warfarina. El uso de antibióticos es otro ejemplo. Los antibióticos matan a las bacterias. Por ejemplo, las estreptomicinas bloquean la síntesis de proteínas en ciertas bacterias, mientras que las penicilinas alteran la formación de enlaces covalentes entre las glucoproteínas de las paredes de las células bacterianas. Las paredes celulares que se forman en presencia de la penicilina son débiles y experimentan ruptura.

Cuando tus abuelos aún eran jóvenes, la fiebre escarlantina, la tuberculosis y la neumonía provocaban la cuarta

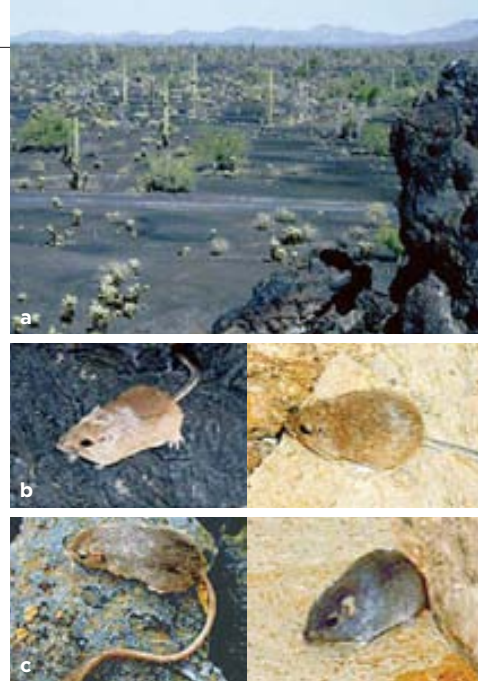


Figura 18.7 Evidencia visible de selección direccional en poblaciones de ratones de abazones de roca.

(a) Los diminutos ratones de las rocas de pelo oscuro son más comunes en estas áreas de roca basáltica oscura.

(b,c) Los dos tipos de color de diminutos ratones de las rocas, posados sobre rocas oscuras y claras del área.

parte de las muertes anuales tan sólo en Estados Unidos. A partir de los años 40, se han empleado antibióticos para luchar contra éstas y otras enfermedades bacterianas peligrosas. También se emplean en circunstancias menos riesgosas. Los antibióticos se usan de manera preventiva, tanto en humanos como en ganado. Constituyen parte de las raciones cotidianas de millones de ganado, cerdos, pollos, peces y otros animales que se crían en ranchos de producción masiva.

Las bacterias evolucionan a una tasa acelerada en comparación con los humanos, en parte porque se reproducen con gran rapidez. Por ejemplo, la bacteria intestinal común *E. coli* puede dividirse cada 17 minutos. En cada nueva generación hay oportunidad de una mutación, de modo que la reserva genética de la población bacteriana varía en forma considerable. Por lo tanto, es muy probable que algunas de estas células sobrevivan al tratamiento con antibióticos, y después la selección natural comience a funcionar. Un tratamiento típico de dos semanas de antibióticos puede potencialmente ejercer presión selectiva sobre mil generaciones de bacterias, y el resultado serán cepas resistentes a los antibióticos.

Las bacterias resistentes a los antibióticos han sido una plaga en los hospitales durante años, y actualmente se encuentran con frecuencia en las escuelas. Aunque los investigadores luchan por encontrar nuevos antibióticos, esta tendencia constituye malas noticias para millones de personas que contraen cólera, tuberculosis o cualquier otra enfermedad bacteriana peligrosa cada año.

Para repasar en casa

¿Cuál es el efecto de la selección direccional?

■ La selección direccional provoca que las frecuencias de alelos subyacentes en un rango de variación, se desplacen en sentido constante en respuesta a la presión selectiva.

- La selección balanceadora es un tipo de selección natural que mantiene un fenotipo intermedio.
- La selección disruptiva es una forma de selección natural que favorece formas extremo de un caracter.

La selección natural puede producir un desplazamiento direccional en el rango de fenotipos de una población. Dependiendo del medio ambiente y los organismos involucrados, el proceso puede favorecer una forma de rango medio para un caracter, o eliminar la forma de rango medio a favor de los extremos.

Selección balanceadora

Con la **selección balanceadora** se favorece una forma intermedia de un caracter, pero no las formas extremas. Este modo de selección tiende a preservar los fenotipos de rango medio en una población (figura 18.8). Por ejemplo, el peso corporal de los tejedores sociales (*Philetaurus socius*) está sujeto a selección balanceadora (figura 18.9). Estos tejedores cooperan para construir grandes nidos comunales en zonas de la sabana africana. Entre 1993 y 2000, Rita Covas y colaboradores capturaron, marcaron, pesaron y liberaron aves que vivían en nidos comunales antes de iniciarse su estación de apareamiento; luego, recapturaron y pesaron las aves sobrevivientes después de la estación de apareamiento.

Los estudios de campo de Cova indicaron que el peso corporal de los tejedores sociales es un compromiso entre los riesgos de la inanición y la depredación (figura 18.9). Obtener alimento no es sencillo en el hábitat de la sabana

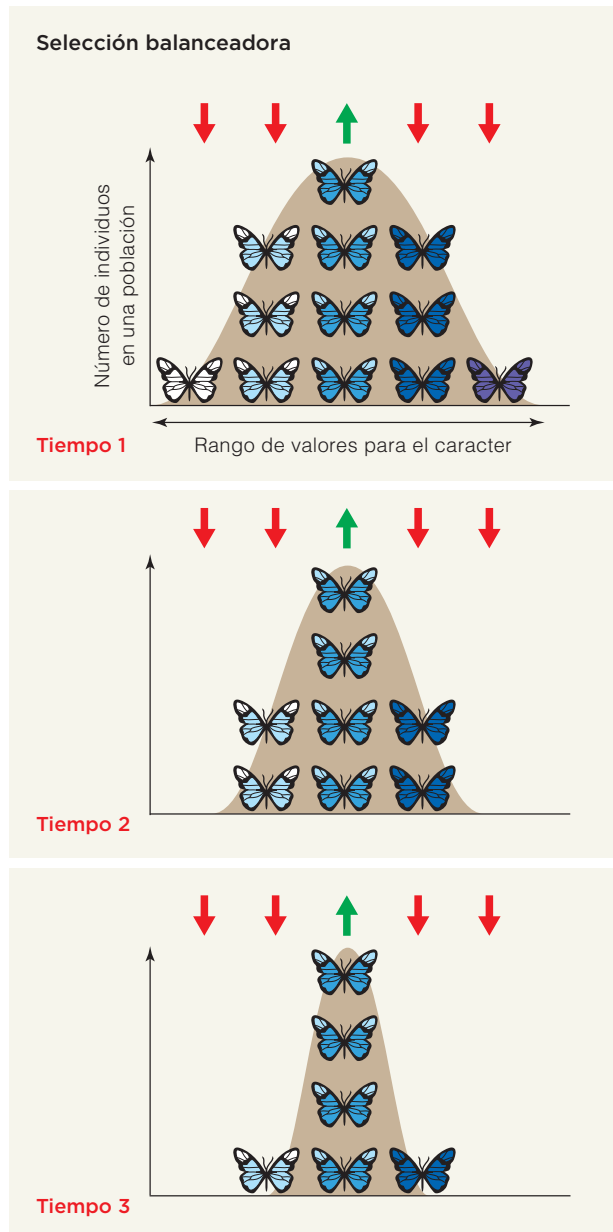


Figura 18.8 Animada La selección balanceadora elimina formas extremas de un caracter, y mantiene el predominio de un fenotipo intermedio en la población. Las flechas *rojas* indican qué formas no están siendo seleccionadas; las flechas *verdes* indican las favorecidas. Compare el conjunto de datos del experimento de campo que se muestra en la figura 18.9.

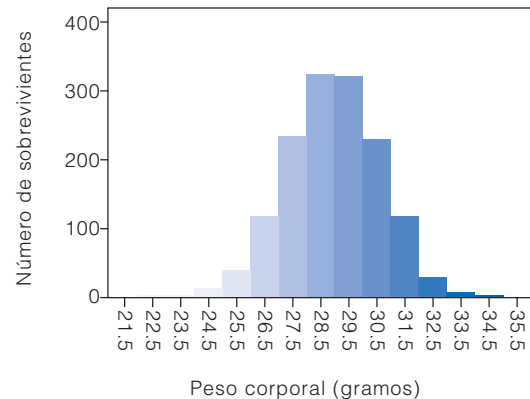


Figura 18.9 Selección balanceadora en tejedores sociales. La gráfica muestra el número de aves (977) que sobrevivieron en una estación de apareamiento. **Investiga:** ¿Cuál es el peso óptimo de un tejedor social?

Respuesta: aproximadamente 29 g

Figura 18.10 Animada La selección disruptiva elimina formas de un carácter pertenecientes al rango medio y preserva las formas extremas.

africana, por lo que las aves delgadas no almacenan suficiente grasa para evitar la inanición. La falta de provisión de alimentos selecciona en contra de aves con peso corporal bajo. Las aves más gordas quizá sean más atractivas a los depredadores, y no sean tan ágiles para escapar. Los depredadores seleccionan en contra de aves de alto peso corporal. Por lo tanto, las aves de peso intermedio tienen una ventaja selectiva, y constituyen la mayoría de las poblaciones de tejedores sociales.

Selección disruptiva

En la **selección disruptiva** se favorecen las formas de un carácter de ambos extremos de un rango de variación, y hay selección en contra de las formas intermedias (figura 18.11). Consideremos el pinzón rompedor de semillas de vientre negro (*Pyrenestes ostrinus*) nativo de Camerún, África. En estos pinzones hay una base genética para picos de determinado tamaño. Tanto las hembras como los machos tienen pico grande o pequeño, pero no hay tamaños intermedios. Ambas formas ocurren en el mismo rango geográfico, y las aves se reproducen de manera aleatoria respecto al tamaño de su pico. Es como si todos los humanos adultos midieran 1.60 u 1.80 m, pero no hubiera nadie con estatura intermedia.

Los factores que afectan el comportamiento de alimentación del *Pyrenestes* mantienen el dimorfismo en el tamaño de su pico. Los pinzones se alimentan principalmente de las semillas de dos tipos de juncos, que son plantas similares al pasto. Un junco produce semillas duras; el otro, semillas blandas. Las aves de pico pequeño son mejores para abrir las semillas blandas, y las de pico grande para abrir las más duras. Todas las semillas abundan durante la estación de lluvia en Camerún, y los rompedores de semillas se alimentan de ambos tipos. Sin embargo, los juncos son escasos durante la estación de sequía de la región, época en la cual estas aves se concentran para alimentarse de semillas que abren con mayor eficacia. Las aves de pico pequeño se alimentan principalmente de semillas blandas y las de pico grande, de las semillas duras. Las aves de pico intermedio no pueden abrir estos dos tipos de semillas con tanta eficacia como las demás, por lo cual tienen menos probabilidades de sobrevivir a la estación de sequía.

Para repasar en casa

¿Qué tipos de selección natural favorecen las formas intermedias o extremas de caracteres?

- En la selección balanceadora se favorece un fenotipo y se eliminan las formas extremas.
- En la selección disruptiva se selecciona en contra de la forma intermedia de un carácter, y se favorecen los fenotipos extremos.

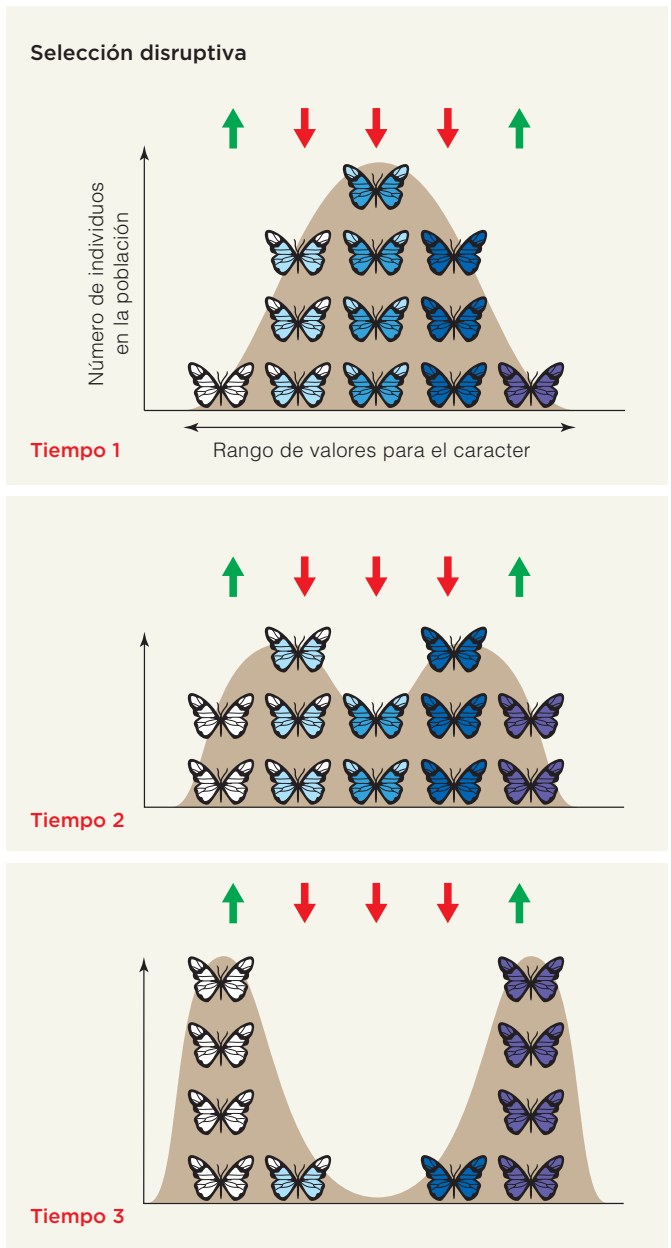


Figura 18.11 En las poblaciones de rompedores de semillas africanos, las aves con picos de aproximadamente 12 o 15 mm de ancho se ven favorecidas. La diferencia es resultado de la competencia por alimentos escasos durante las estaciones de sequía.

- La teoría de la selección natural ayuda a explicar diversos aspectos de la naturaleza, incluyendo diferencias entre machos y hembras, y la relación entre la anemia falciforme y el paludismo.
- Conexiones con Anemia falciforme 3.6, Codominancia 11.4.

Selección sexual

Los individuos de muchas especies que se reproducen sexualmente tienen un fenotipo masculino o femenino diferenciado, presentan **dimorfismo sexual**. Los individuos de un sexo (a menudo los machos) son más coloridos o de mayor tamaño que los individuos del otro sexo, y tienden a ser más agresivos.

Estas adaptaciones parecen extrañas, porque requieren energía y tiempo que son tomados de las actividades de supervivencia del individuo. Probablemente algunas de ellas constituyan una mala adaptación, ya que atraen a los depredadores. ¿Por qué persisten? La respuesta es la **selección sexual**, en la cual los ganadores desde el punto de vista genético se reproducen más que los otros miembros de la población, porque son mejores para obtener compañero. En la selección sexual, las formas mejor adaptadas de un carácter son las que ayudan a los individuos a vencer a los rivales del mismo sexo para conseguir compañera, o son aquellas que resultan más atractivas para el sexo opuesto.

Al elegir entre diversos compañeros, el macho o la hembra actúan como agente selectivo de su propia especie. Por ejemplo, las hembras de algunas especies buscan un macho entre la congregación de machos que presen-

tan ligeras variaciones de apariencia y comportamiento de cortejo. Los machos seleccionados transmiten los alelos de sus caracteres atractivos a la siguiente generación de machos. Las hembras transmiten los alelos que influyen en su preferencia hacia esos machos a la siguiente generación de hembras.

Gerald Wilkinson y colaboradores demostraron la preferencia de las hembras hacia un carácter exagerado del macho en la mosca con ojos tipo tallo (*Cyrtodiopsis dalmanni*). Los ojos de esta especie de Malasia tienen forma de tallos largos y horizontales que no imparten una ventaja adaptativa evidente a quienes los presentan, con excepción de que quizá provoquen el interés sexual de otras moscas (figura 18.2a). Los investigadores predijeron que si la longitud del tallo del ojo es un carácter seleccionado sexualmente, entonces los machos con tallos de ojo más largo resultarían más atractivos para las moscas hembras que los machos con tallos más cortos. Criaron machos con tallos de ojo extralargos y encontraron que de hecho las moscas hembra los preferían. Estos experimentos muestran que los caracteres exagerados pueden surgir a través de selección sexual en la naturaleza.

Las hembras de muchas especies tienen hijos con poca ayuda de los machos. En estas especies, los machos por lo común se aparean con cualquier hembra, y las hembras eligen machos que presentan caracteres específicos de la especie, que a menudo incluyen partes llamativas del cuerpo o comportamientos atractivos (figura 18.12b). Los caracteres atractivos pueden constituir un impedimento físico y tal vez atraer a depredadores. Sin embargo, la supervivencia de un macho atractivo, a pesar de esta evidente desventaja, implica salud y vigor, dos caracteres que quizá mejoren la probabilidad de que la hembra tenga hijos saludables y vigorosos.

Los machos de especies donde ambos sexos comparten responsabilidades como padres, por lo general no son demasiado atractivos. El comportamiento de cortejo entre esas especies quizá incluya demostraciones de la capacidad de crianza, como ofrecer materiales para construir el nido o alimentos a la hembra.



Figura 18.12 Selección sexual. (a) ¡Vaya, qué ojos con tallo tan sexis! Las moscas que presentan ojos con tallo de la especie *Cyrtodiopsis dalmanni* se agrupan sobre raíces aéreas para aparearse, y las hembras se agrupan de preferencia en torno a los machos que tienen los ojos con tallo más largo. Esta foto tomada en Kuala Lumpur, Malasia, muestra un macho con tallos de ojos sumamente largos (*parte superior*) que ha captado el interés de tres hembras por debajo de él.

(b) Esta ave del paraíso macho (*Paradisaea raggiana*) realiza un comportamiento de cortejo muy atractivo. Atraído la atención (y quizá también el interés sexual) de la hembra más pequeña y menos colorida. Los machos de esta especie de aves compiten ferozmente por las hembras, las cuales son selectivas. ¿Por qué supones que el color de las hembras es poco llamativo?

Polimorfismo balanceado

En la selección balanceadora, dos o más alelos de un gen persisten con alta frecuencia en la población. Este **polimorfismo balanceado** puede ocurrir en condiciones donde el medio ambiente en que se encuentre la población favorezca a los heterocigotos.

Consideremos el gen humano *Hb*, que codifica la cadena β -globina de la hemoglobina (sección 3.6). Esta proteína transporta oxígeno en la sangre. Hb^A es el alelo normal de este gen; el alelo Hb^S porta una mutación específica (sección 14.5) que provoca que los homocigotos desarrollen anemia falciforme. Los individuos homocigotos para el alelo Hb^S a menudo mueren en la adolescencia o después de los 20 años. A pesar de ser tan nocivo, el Hb^S persiste con muy alta frecuencia en las poblaciones humanas en las regiones tropicales y subtropicales de Asia y África.

¿Cuál es el motivo? Un indicio es que las poblaciones con mayor frecuencia del alelo Hb^S también tienen mayor incidencia de paludismo (figura 18.13). Los mosquitos transmiten el agente parásito del paludismo, *Plasmodium*, a los huéspedes humanos. El protozoo se multiplica en el hígado y después en los eritrocitos. Las células se rompen y liberan nuevos parásitos durante ataques severos y recurrentes de la enfermedad.

Sucede que los heterocigotos Hb^A/Hb^S tienen más probabilidades de sobrevivir al paludismo que las personas que sólo fabrican hemoglobina normal. Son posibles varios mecanismos. Por ejemplo, las células infectadas de los heterocigotos adoptan forma de falcé. La forma anormal lleva a las células infectadas a la atención del sistema inmune, el cual las destruye junto con los parásitos que albergan. Las células infectadas de los homocigotos Hb^A/Hb^A no adoptan forma de falcé, por lo que el parásito permanece oculto del sistema inmune.

La persistencia del alelo Hb^S puede depender de males relativos. Tanto el paludismo como la anemia falciforme son potencialmente mortales. En áreas donde el paludismo es común, los heterocigotos Hb^A/Hb^S tienen más probabilidades de sobrevivir y reproducirse que los homocigotos Hb^A/Hb^A . Los heterocigotos no son totalmente saludables, pero fabrican suficiente hemoglobina normal para sobrevivir. Con paludismo o no, tienen más probabilidades de vivir bastante tiempo y reproducirse que los homocigotos Hb^S/Hb^S . El resultado es que casi un tercio de los individuos que viven en la mayoría de las regiones afectadas por paludismo del mundo son heterocigotos Hb^A/Hb^S .

Para repasar en casa

¿Cómo mantiene la variación la selección natural?

■ En la selección sexual, alguna versión del carácter imparte al individuo una ventaja sobre los demás para obtener compañero(a). El dimorfismo sexual es un resultado de la selección sexual.

■ El polimorfismo balanceado es un estado en el cual la selección natural mantiene dos o más alelos con frecuencias relativamente altas.

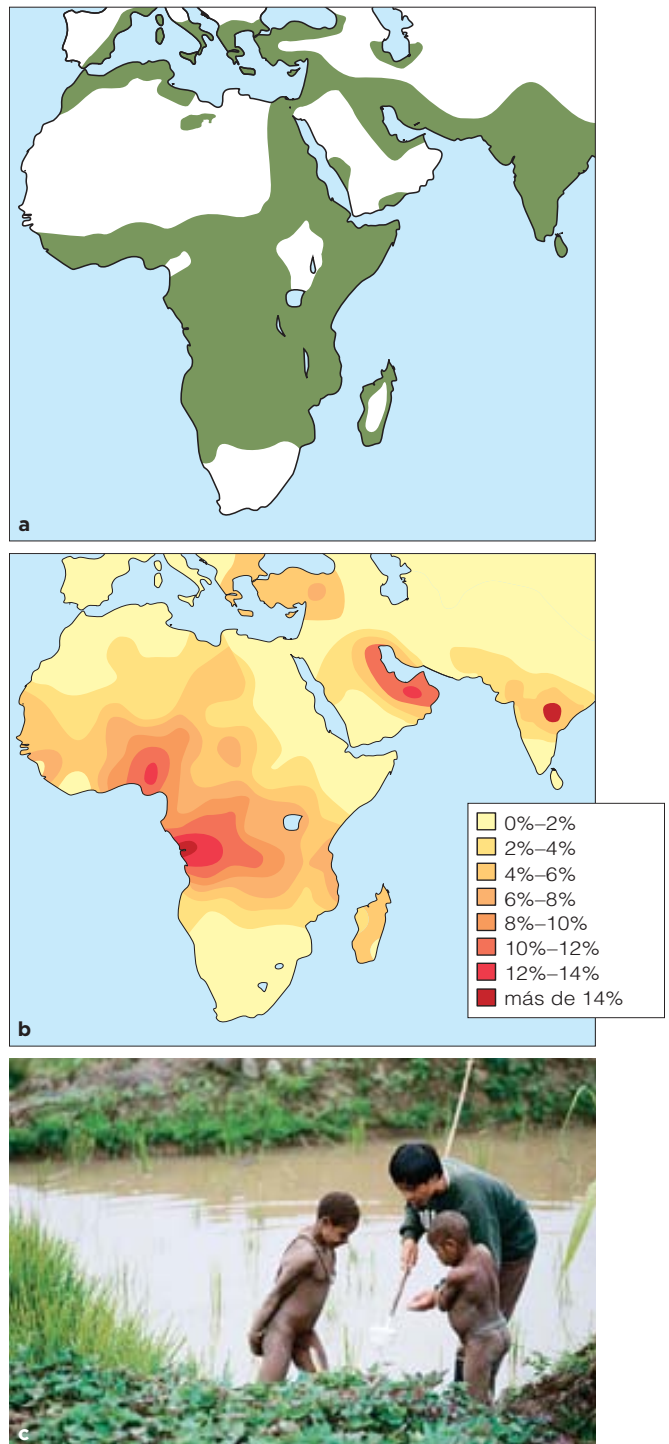


Figura 18.13 Paludismo y anemia falciforme. (a) Distribución de casos de paludismo (verde) reportados en África, Asia y el Medio Oriente en los años 20, antes del inicio de los programas para control del mosquito que transmite el *Plasmodium*. (b) Distribución (porcentual) de personas portadoras del alelo de anemia falciforme. Observa la correlación cercana entre los mapas. (c) Médico que investiga las larvas de mosquito en el sudeste de Asia.

■ En particular en poblaciones pequeñas, los cambios aleatorios en las frecuencias de alelos pueden conducir a pérdida de la diversidad genética.

■ Conexiones con Errores de muestreo 1.8, Probabilidad 11.2, Síndrome de Ellis-van Creveld 12.7.

La deriva génica es un cambio aleatorio en la frecuencia de los alelos con el transcurso del tiempo, producido únicamente por azar. Se explica en términos probabilísticos: la probabilidad de que ocurra algún evento (sección 11.2).

La probabilidad de que un evento ocurra se expresa como porcentaje. Por ejemplo, si 10 millones de personas entran a un concurso, cada una tiene la misma probabilidad de ganar: 1 en 10 millones, o sea, el improbable 0.00001%.

Recuerda que el tamaño de la muestra es importante en la probabilidad (sección 1.8). Por ejemplo, cada vez que lanzas una moneda al aire hay probabilidad de 50% de que caiga cara; pero al lanzarla 10 veces, la proporción de caras que salgan en realidad podría ser muy distinta de 50%. Sin embargo, al lanzarla 1,000 veces, es más probable que dicha porción sea cercana a 50%.

Podemos aplicar la misma regla a las poblaciones. Porque el tamaño de las poblaciones no es infinito, suceden cambios aleatorios en las frecuencias de alelos, los cuales ejercen un impacto menor en las poblaciones grandes. Sin embargo, pueden producir desplazamientos dramáticos en las frecuencias de los alelos de poblaciones pequeñas.

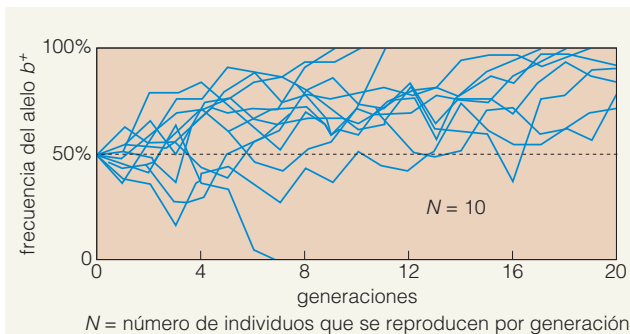
Imaginemos dos poblaciones humanas. La población I tiene 10 individuos y la población II, 100. Si un alelo b

ocurre en ambas poblaciones con frecuencia de 10%. Sólo una persona lleva el alelo en la población I. En caso de que esa persona no se reproduzca, el alelo b se perdería de la población I. Sin embargo, supongamos que 10 personas en la población II porten el alelo. Sería necesario que las 10 murieran sin reproducirse para que el alelo se perdiera de la población II. Así, la probabilidad de que la población I pierda el alelo b es mayor que en el caso de la población II. Steven Rich y colaboradores demostraron este efecto en poblaciones de escarabajos de la harina (figura 18.14).

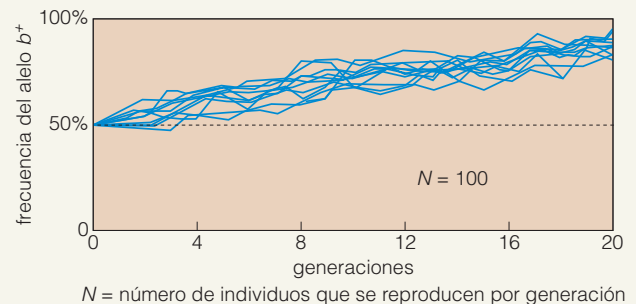
El cambio aleatorio en las frecuencias alélicas puede conducir a pérdida de diversidad genética y a la condición homocigota. Ambos resultados de la deriva génica son posibles en todas las poblaciones, pero es más probable que ocurran en las pequeñas. Cuando todos los individuos de una población son homocigotos para un alelo, se dice que ha ocurrido una **fijación**. Una vez que el alelo se fija, su frecuencia no variará de nuevo a menos que la mutación o el flujo génico introduzcan nuevos alelos.

Los cuellos de botella y el efecto fundador

La deriva génica es pronunciada cuando pocos individuos reconstruyen una población o inician una nueva, como ocurre después del **cuello de botella**, es decir, una reducción drástica del tamaño poblacional ocasionado por presión severa. Supongamos que una enfermedad contagiosa, la pérdida del hábitat o el exceso de cacería casi hacen desaparecer una población. Aunque sobreviva un número moderado de individuos, las frecuencias de los alelos se habrán alterado al azar.



A El tamaño de estas poblaciones de escarabajos se mantuvo en 10 individuos que se reprodujeron. El alelo b^+ se perdió en una población (línea de una gráfica termina en 0).



B El tamaño de estas poblaciones se mantuvo en 100 individuos. El desplazamiento en estas poblaciones fue inferior que en las poblaciones pequeñas en (a).



Figura 18.14 Animada Efecto del tamaño de la población sobre el desplazamiento genético en los escarabajos de la harina (*Tribolium castaneum*, se muestra a la izquierda sobre una hojuela de cereal). Los escarabajos homocigotos para el alelo b se cruzaron con escarabajos homocigotos para un alelo tipo salvaje b^+ . Los individuos F_1 (b^+b) fueron divididos en poblaciones de (a) 10 o (b) 100 escarabajos macho o hembra elegidos al azar; y el tamaño de las poblaciones se mantuvo durante 20 generaciones.

Las gráficas en (b) son menos pronunciadas que en (a), esto indica que el desplazamiento fue mayor en los conjuntos de 10 escarabajos y menor en los conjuntos de 100. Observa que la frecuencia promedio del alelo b^+ aumentó a la misma velocidad en ambos grupos, lo cual indica que la selección natural también estaba funcionando. El alelo b^+ fue débilmente favorecido.

Investiga: ¿En cuántas poblaciones se fijó el alelo b^+ ?

Respuesta: en seis

Por ejemplo, los elefantes marinos de las regiones nórdicas en cierta ocasión estuvieron al borde de la extinción, con sólo 20 sobrevivientes conocidos en el mundo en los años 90. Las restricciones de cacería implementadas desde entonces han permitido que la población se recupere hasta aproximadamente 170,000 individuos. Cada león marino es homocigoto para todos los genes analizados hasta la fecha.

Los efectos de la deriva génica pueden ser pronunciados cuando un pequeño grupo de individuos funda una nueva población. Si el grupo no es representativo de la población original, en términos de frecuencias de alelos, la nueva población tampoco será representativa. Este resultado se llama **efecto fundador**. Cuando el grupo fundador es muy pequeño, la diversidad genética de la nueva población será bastante reducida. Por ejemplo, imaginemos un conjunto de lirios amarillos y rosas en tierra firme. Por casualidad, un ave marina se posa sobre un lirio amarillo, y algunas semillas del mismo se pegan a sus plumas. Este pájaro vuela a una isla remota y deja caer las semillas. La mayoría de ellas tendrán el alelo para flores amarillas. Las semillas brotan y se establece una población aislada y pequeña de lirios en ese sitio; la mayoría de las plantas tienen flor amarilla. En ausencia del flujo génico o selección para color en la flor, la deriva génica podría fijar el alelo para flores amarillas en la población de esta isla.

Los efectos de la deriva génica también son pronunciados en poblaciones con endogamia. La **endogamia** es el apareamiento entre parientes cercanos, que comparten gran número de alelos; esto aumenta la frecuencia de individuos homocigotos, reduciendo la diversidad genética de la población. La mayoría de las sociedades desalientan o prohíben el incesto (apareamiento entre padres e hijos o entre hermanos), aunque con frecuencia parientes más distantes, como los primos, pueden casarse en ciertas sociedades.

Por ejemplo, en la antigua Amish en el Condado de Lancaster, Pensilvania, existe endogamia moderada. Los Amish sólo se casan entre sí, pues no se les permite el matrimonio con otros grupos. Esta población tiene una frecuencia inusualmente alta de un alelo asociado con el síndrome de Ellis van Creveld. Entre otros problemas más serios, los individuos afectados por este síndrome tienen dedos extra en manos o pies (sección 12.7). El alelo específico que afecta a las poblaciones de Lancaster ha sido trazado a un hombre y su esposa, entre un grupo de 400 Amish que emigraron a Estados Unidos a mediados del siglo XVIII. Como resultado del efecto fundador y la endogamia desde entonces, cerca de 1 de cada 8 personas de la población es heterocigota para el alelo, y 1 de cada 200 es homocigota para el mismo.

■ Los individuos y sus alelos se desplazan para entrar y salir de poblaciones. El flujo de alelos contrarresta los cambios genéticos que tienden a ocurrir dentro de una población.

■ Conexión con Plantas transgénicas 16.7.

Los individuos de una misma especie no siempre permanecen en la misma área geográfica o población. Una población puede perder alelos cuando los individuos salen permanentemente de ella, un acto llamado emigración. Una población gana alelos nuevos cuando otros individuos entran permanentemente a ella, un acto llamado inmigración. El **flujo génico** es el desplazamiento de alelos entre poblaciones y ocurre en los dos casos mencionados. El flujo génico es un proceso microevolutivo que contrarresta los efectos evolutivos de la mutación, de la selección natural y de la deriva génica. Es más pronunciado en poblaciones de animales, los cuales tienden a ser más móviles, pero también ocurre en poblaciones de plantas.

Consideremos la bellota que la urraca azul dispersa al recoger nueces para el invierno. Todos los otoños, las urracas visitan los encinos que dan bellotas una y otra vez, y las entierran en su territorio natal, que puede quedar hasta 1.6 km (una milla) de distancia (figura 18.15). Las urracas transfieren bellotas —y los alelos que éstas contienen— entre poblaciones de encinos que de lo contrario quedarían genéticamente aisladas.



Figura 18.15 Al desplazar bellotas, la urraca mantiene el flujo de genes entre poblaciones lejanas de encinos.

Muchos oponentes a la ingeniería genética se preocupan por el flujo de genes de organismos transgénicos a poblaciones silvestres. Este flujo ya está ocurriendo. El gen *bt* y los genes de resistencia a los herbicidas (sección 16.7) han sido encontrados en hierbas y plantas de cultivo no modificadas adyacentes a campos de prueba de especies transgénicas. Aún se desconocen los efectos a largo plazo de este flujo génico.

Para repasar en casa

¿Qué es la deriva génica?

■ La deriva génica es un cambio aleatorio en las frecuencias de alelos con el transcurso de generaciones. La magnitud de su efecto es mayor en poblaciones pequeñas, como las que experimentan cuellos de botella.

Para repasar en casa

¿Qué es el flujo génico?

■ El flujo génico es el desplazamiento físico de alelos que entran y salen de una población, ya sea por inmigración o emigración. Tiende a contrarrestar los efectos evolutivos de la mutación, la selección natural y la deriva génica en las poblaciones.

18.9 Aislamiento reproductivo

■ La especiación difiere en sus detalles, pero los mecanismos de aislamiento reproductivo siempre forman parte del proceso.

■ Conexiones con Meiosis 10.3, Cigoto 10.5.

Hay diferencias considerables entre especies, como las petunias y las ballenas, las abejas y los emus, y así por el estilo. Dichos organismos tienen apariencia muy distinta, de modo que es fácil diferenciarlos. Sus linajes probablemente divergieron hace mucho tiempo unos de otros, por lo que se acumularon muchos cambios en ellos. Los organismos que comparten un ancestro común más reciente quizá sean más difíciles de diferenciar (figura 18.16).

El biólogo evolutivo Ernst Mayr definió la especie como uno o más grupos de individuos que potencialmente pueden aparearse entre ellos, producir hijos fértiles, y que no se cruzan con otros grupos. Este “concepto de especie biológica” es útil para diferenciar especies que se reproducen sexualmente como los mamíferos, aunque no es de aplicación universal. Por ejemplo, no todas las poblaciones de una especie en realidad se cruzan entre sí. Quizá nunca sepamos si dos poblaciones separadas por una distancia considerable puedan cruzarse cuando se junten. Además, las poblaciones a menudo continúan cruzándose aunque



Figura 18.16 Cuatro mariposas, dos especies. ¿Cuál de ellas pertenece a cada una? Dos formas de la especie *Heliconius melpomene* en la parte superior, y dos de la especie *H. erato* en la parte inferior.

diverjan para formar especies distintas. El punto es que el concepto de “especie” es una clasificación conveniente, aunque artificial, para la mente humana.

En la naturaleza, las especies que se reproducen sexualmente alcanzan y preservan identidades distintas mediante el **aislamiento reproductivo**, es decir, el fin del intercambio de genes entre poblaciones. Surgen nuevas especies por el proceso evolutivo de **especiación**, el cual se inicia a medida que el flujo génico termina entre poblaciones. Entonces las poblaciones divergen genéticamente conforme comienzan a funcionar las mutaciones, la selección natural y la deriva génica en cada una de ellas de manera independiente. La especiación puede ocurrir tras un periodo de divergencia prolongado o después de una generación (como ocurre con frecuencia entre las plantas con flores por poliploidia).

Los mecanismos de aislamiento reproductivo surgen a medida que las poblaciones divergen (figura 18.17). Dichos mecanismos son aspectos hereditarios de forma corporal, funciones o comportamiento que impiden cruces híbridos entre especies. Los mecanismos de aislamiento precigótico impiden la polinización o el apareamiento exitosos, y los mecanismos de aislamiento poscigótico a menudo dan lugar a híbridos débiles o infértiles. Ambos refuerzan diferencias entre poblaciones que divergen.

Mecanismos de aislamiento precigótico

Aislamiento temporal Las poblaciones divergentes no se pueden reproducir entre ellas si difieren en el momento en que dicho evento sucede. Tres especies de cigarras periódicas (*derecha*) se alimentan de raíces mientras maduran en el subsuelo. Cada 17 años emergen para reproducirse. Cada una tiene una especie hermana de forma y comportamiento casi idénticos, sin embargo, ésta emerge en un ciclo de 13 años. Esas dos especies emparentadas podrían reproducirse entre ellas, ¡pero sólo emergen simultáneamente una vez cada 221 años!



Aislamiento mecánico Las partes del cuerpo de una especie quizá no correspondan físicamente con las de otras especies que de lo contrario podrían ser sus compañeros o polinizadores. Por ejemplo, la *Salvia mellifera* o salvia negra y la *Salvia apiana* o salvia blanca crecen en las mismas

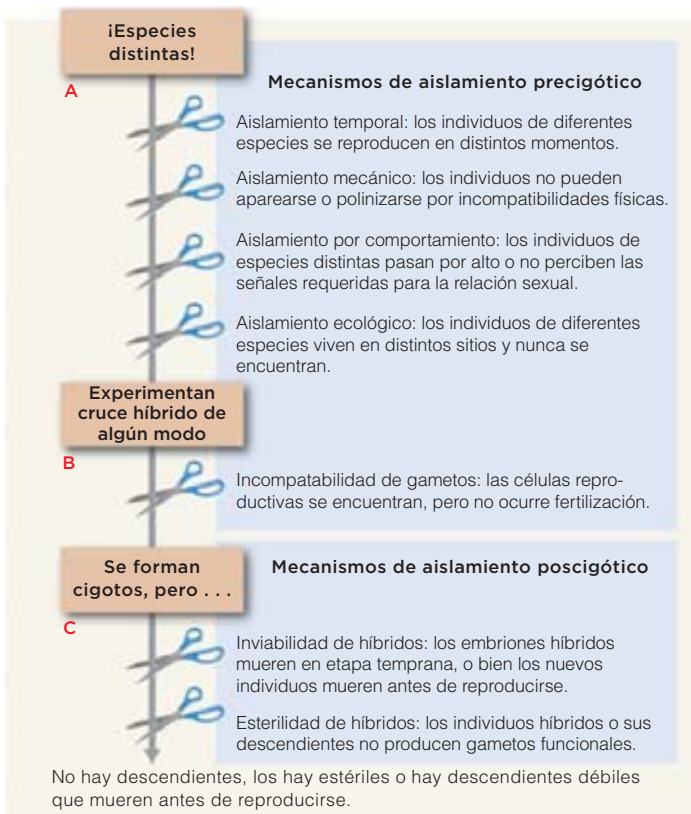


Figura 18.17 Animada Mecanismos de aislamiento reproductivo que impiden el cruce híbrido: barreras para (a) juntarse, aparearse o polinizarse; (b) fertilización exitosa; y (c) supervivencia, aptitud o fertilidad de los embriones híbridos o descendientes.

Figura 18.18 Aislamiento mecánico. Izquierda, las flores de la salvia negra o *Salvia mellifera*, son demasiado pequeñas para soportar a los abejorros, por lo cual son polinizadas por abejas más pequeñas. Derecha, los estambres que tienen el polen de las flores de la salvia blanca (*S. apiana*) se encuentran en las puntas de filamentos que se proyectan muy por encima de los pétalos. Las abejas que aterrizan sobre esta flor son demasiado pequeñas para llegar a los estambres, de modo que sólo las abejas de mayor tamaño polinizan la salvia blanca.



regiones, pero casi nunca se forman híbridos porque las flores de ambas especies están especializadas para polinizadores distintos (figura 18.18). Las partes que tienen polen (estambres) de las flores de salvia blanca se encuentran en el extremo de filamentos largos que se extienden muy por encima de los pétalos. Los estambres están demasiado altos, por encima de la flor, para rozarse con las pequeñas abejas que aterrizan sobre los pétalos. Por tanto, las abejas pequeñas no pueden polinizar la salvia blanca; esta flor es polinizada principalmente por abejorros y otras abejas de gran tamaño que tienen dificultades para aterrizar sobre las diminutas flores de la salvia negra; esta especie es polinizada sobre todo por abejas pequeñas.

Aislamiento por comportamiento Las diferencias de comportamiento detienen el flujo génico entre especies relacionadas. Por ejemplo, machos y hembras de algunas especies de aves despliegan comportamiento de cortejo antes de la relación sexual (figura 18.19). La hembra reconoce el canto, las alas expandidas o las inclinaciones de un macho de su especie como una invitación a tener relación sexual. Las hembras de especies distintas suelen pasar por alto estos comportamientos.

Aislamiento ecológico Las poblaciones adaptadas a diferentes microentornos de una misma región pueden quedar aisladas ecológicamente. Por ejemplo, en la Sierra Nevada, dos especies de manzanita (cierta planta) rara vez hibridizan. La que está mejor adaptada para conservar agua habita en las altísimas laderas rocosas y secas de estas regiones. La otra vive en pendientes más bajas, donde la falta de agua no es tan intensa. Esta separación hace muy poco probable la polinización cruzada.



Figura 18.19 Animada
Aislamiento por comportamiento. El cortejo específico de la especie precede las relaciones sexuales entre muchas aves, incluidos estos albatros.

Incompatibilidad de gametos Las células reproductivas de las especies distintas pueden presentar incompatibilidades moleculares, de modo que la fertilización no ocurra. Ésta podría ser la ruta de especiación primaria de animales que fertilizan sus huevos liberando espermatozoides que nadan en libertad en un entorno acuático.

Mecanismos de aislamiento postcigótico

Reducción de viabilidad del híbrido Cuando las poblaciones experimentan divergencias, también sus genes divergen. Incluso los cromosomas de especies que divergieron recientemente pueden presentar diferencias mayores. De este modo, un cigoto híbrido podría presentar genes adicionales o faltantes, o bien, genes con productos incompatibles. En cualquier caso, no es probable que su desarrollo proceda correctamente y el embrión resultante morirá antes de tiempo. Las crías híbridas tal vez presenten reducción de la aptitud, como ocurre con los ligers y tigones (descendientes de leones y tigres), que presentan más problemas de salud y una expectativa de vida más corta que los individuos de cada una de estas especies por separado.

Reducción de la fertilidad de híbridos Algunos cruces de especies distintas producen descendientes robustos pero estériles. Por ejemplo, los descendientes de una yegua (64 cromosomas) apareada con un burro macho (62 cromosomas) es una mula. Los 63 cromosomas de la mula no pueden aparearse de igual manera durante la meiosis, de modo que este animal fabrica pocos gametos viables.

Descomposición de híbridos El cruce de híbridos fértiles a menudo produce crías aún menos aptas en cada generación sucesiva. La apareación desigual entre el ADN nuclear y mitocondrial podría ser una de las causas (el ADN mitocondrial se hereda únicamente de la madre).

Para repasar en casa

¿Cómo alcanzan y mantienen las especies identidades diferentes?

- La especiación es un proceso evolutivo por el cual se forman nuevas especies. Varía en sus detalles y duración, pero el aislamiento reproductivo siempre forma parte del proceso.
- Los individuos de una especie con frecuencia experimentan aislamiento reproductivo de los individuos de otra.

18.10 Especiación alopátrica

- En el modo de especiación más común surge una barrera física que pone fin al flujo génico entre poblaciones.
- Conexión con Tectónica de placas 17.9.

Cada especie es un resultado único de su propia historia y entorno. Por lo tanto, la especiación no es un proceso predecible como una reacción metabólica; ocurre de manera singular en cada ocasión. No obstante, podemos identificar algunos principios subyacentes.

Los cambios genéticos que conducen a una nueva especie por lo regular se inician con la separación física entre poblaciones, de modo que la **especiación alopátrica** quizá constituya la manera más frecuente de que se generen nuevas especies (*allo-* significa diferente; *patria*, tierra natal). A través de este modo de especiación, una barrera física separa dos poblaciones y pone fin al flujo génico entre ellas. Después surgen mecanismos de aislamiento reproductivo, de modo que aunque las poblaciones se encuentren posteriormente, sus individuos no experimentarán cruce híbrido.

El hecho de que una barrera geográfica pueda bloquear el flujo génico depende del mecanismo que el organismo emplee para viajar o la manera en que sus gametos se dispersen. Las poblaciones de la mayoría de las especies están separadas por la distancia, y el flujo génico entre ellas suele ser intermitente. Las barreras que surgen abruptamente pueden poner fin en su totalidad al flujo. Por ejemplo, cuando la Gran Muralla China fue construida impidió el flujo génico entre plantas polinizadas por el viento. El análisis de ADN muestra que las poblaciones de árboles, arbustos y hierbas a ambos lados de la pared actualmente experimentan divergencia genética.

El registro fósil sugiere que el aislamiento geográfico también ocurre lentamente. Por ejemplo, ocurrió después

de que amplios glaciares avanzaron a América del Norte y a Europa durante la edad de hielo, cortando así las relaciones entre poblaciones de plantas y de animales. Después de que los glaciares se retiraron, los descendientes de las poblaciones relacionadas se encontraron de nuevo. Las divergencias genéticas no eran considerables entre las poblaciones separadas, por lo que sus descendientes aún pudieron realizar cruce híbrido. Los descendientes de algunas otras poblaciones ya no pudieron realizar cruces híbridos, pues el aislamiento reproductivo condujo a la especiación.

¿Recuerdas también la manera en que la corteza terrestre está fracturada en placas gigantes? Los movimientos lentos y colosales inevitablemente alteran la configuración de las masas terrestres (sección 17.9). A medida que América Central se formó, parte de una cuenca oceánica antigua se levantó, y se transformó en un puente de tierra hoy llamado Istmo de Panamá. Algunos camélidos atravesaron ese puente hacia América del Sur y la separación geográfica condujo a la formación de nuevas especies: llamas y vicuñas (figura 18.20).

Archipiélagos incitantes

Un archipiélago es una cadena de islas a cierta distancia de un continente. Los Cayos de Florida y otra cadena de islas están tan cercanos al continente que el flujo génico se realiza más o menos sin impedimentos, de modo que allí se produce poca o ninguna especiación. Sin embargo, las islas de Hawái, las islas Galápagos y algunos otros archipiélagos no están cerca de tierra firme. Estas islas remotas y aisladas son la parte superior de volcanes que comienzan a surgir en el fondo del mar, y con el tiempo afloran a la superficie del océano. Podemos suponer que sus feroces superficies en un principio estaban yermas, sin vida.

El viento o las corrientes del océano llevan algunos individuos de especies de tierra firme a esas islas (figura 18.21).

Figura 18.20 Especiaciones

alopátricas. Los primeros camélidos, que no eran más grandes que un conejo, evolucionaron en las praderas del Eoceno y en los desiertos de América del Norte. Al final del Mioceno, incluían el actualmente extinto *Procamelus*. El registro fósil y los estudios comparativos indican que *Procamelus* quizá haya sido un ancestro común de las llamas (**a**), las vicuñas (**b**) y los camellos (**c**). Un linaje de descendientes se dispersó a África y a Asia y dio lugar a los camellos modernos. Otro linaje ancestral de llamas y vicuñas se dispersó en América del Sur después de formarse un puente terrestre entre los dos continentes.



Izquierda, la Tierra a fines del Eoceno, antes de que se formara un puente de tierra entre América del Norte y América del Sur. América del Norte y Eurasia aún estaban conectadas por un puente de tierra en ese entonces.

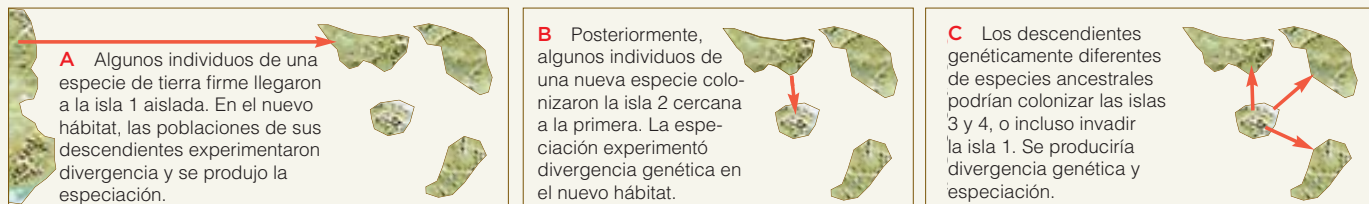


Figura 18.21 Animada (a-c) Especiación alopátrica en un archipiélago aislado. Arriba, 12 de las 57 especies y subespecies conocidas de los passerínos hawaianos, con algunas de sus preferencias dietéticas y hábitats. Los picos de los passerínos están adaptados para alimentarse de insectos, semillas, frutas, néctar de las flores y otros alimentos. Los estudios morfológicos y las comparaciones de secuencias del ADN mitocondrial y cromosomal para proteínas sugieren que el ancestro de todos los passerínos hawaianos se asemejaba al pinzón doméstico (*Carpodacus*) que se muestra a la izquierda.

Sus descendientes colonizan otras islas de la cadena. Los hábitats y las presiones de selección que difieren entre las islas alientan divergencias que dan lugar a especiación alopátrica. Las nuevas especies pueden regresar después a las islas colonizadas por sus ancestros.

La gran isla de Hawai se formó hace menos de un millón de años. Sus hábitats incluyen desde antiguos lechos de lava, hasta selvas tropicales, praderas y volcanes con nieve en la punta. Las primeras aves que lo colonizaron encontraron amplio surtido de frutas, semillas, néctares, insectos suculentos, y pocos competidores. La ausencia casi total de competencia en hábitats casi vacíos alentó una especiación rápida. En la figura 18.21 se muestran las variaciones que surgieron entre los passerínos de Hawai. Como miles de otras especies, son exclusivos de estas islas.

Como otro ejemplo de su potencial de especiación, las islas hawaianas constituyen tan sólo alrededor de 0.01% de la masa terrestre total mundial, sin embargo, 40% de las 1,450 especies conocidas de *Drosophila* (mosca de la fruta) surgieron allí.

Para repasar en casa

¿Cuál es el modo de especiación más común?

■ En la especiación alopátrica, una barrera física interviene entre poblaciones o subpoblaciones de una especie, impidiendo el flujo génico entre ellas. A medida que este flujo termina, surgen divergencias genéticas que dan lugar a nuevas especies.

18.11 Otros modelos de especiación

- Las poblaciones en ocasiones experimentan especiación incluso sin barreras físicas que impidan el flujo génico entre ellas.
- Conexiones con Microtúbulos 4.13, Huso acromático 9.3, Poliploidía 12.6.

Especiación simpátrica

Mediante la **especiación simpátrica** se forman nuevas especies dentro del hábitat de una especie ya existente, en ausencia de una barrera física. *Sym-* significa juntos.

Poliploidía La especiación puede ocurrir en un instante con un cambio en el número de cromosomas. En ocasiones, las células somáticas duplican sus cromosomas, pero no se dividen durante la mitosis. O bien, la no disyunción en la meiosis da lugar a gametos con una cantidad de cromosomas no reducida. Las células resultantes de estos eventos son **poliploides**: tienen tres o más conjuntos de los cromosomas característicos de su especie (sección 12.6).

La poliploidía ocurre en forma espontánea en las plantas, aunque es poco frecuente en animales. Las plantas poliploides a menudo se producen artificialmente tratando brotes o semillas con colchicina. Este veneno para microtúbulos impide que se ensamble el huso mitótico durante la mitosis o meiosis, de modo que los cromosomas no pueden separarse. Las plantas poliploides tienden a ser más grandes y robustas que las diploides.

En algunos casos, un individuo poliploide da lugar a toda una población. Por ejemplo, las células poliploides que surgen en una planta pueden proliferar formando brotes y flores. Si éstas se autofertilizan, podría resultar una nueva especie que sería *autopoliploide*: surgida por multiplicación de cromosomas de una de las especies originales.

Los alopoliploides tienen una combinación de conjuntos de cromosomas de distintas especies. Se originan después de que las especies relacionadas se hibridizan, y el número de cromosomas se multiplica en los descendientes. Por ejemplo, el ancestro del trigo común que se emplea para pan era una especie silvestre, *Triticum monococcum*, que se hibridizó hace alrededor de 11,000 años con otra especie silvestre de *Triticum* (figura 18.22). Una duplicación espontánea de cromosomas en el híbrido resultante dio lugar a *T. turgidum*, una especie alopoliploide con dos conjuntos de cromosomas. Otra hibridación condujo al trigo común que se emplea para pan, *T. aestivum*.

A menudo, los poliploides no producen descendientes fértiles al cruzarse con las especies originales; los cromosomas mal igualados se aparean de manera anormal durante la meiosis. Algunas plantas poliploides se cruzan de nuevo con las plantas diploides originales, lo cual origina descendientes estériles valiosos para la agricultura. Las sandías sin semilla se producen de este modo.

Alrededor de 95% de los helechos surgieron por poliploidía; 70% de las plantas con flores son actualmente poliploides, así como algunas coníferas, insectos y otros artrópodos, moluscos, peces, anfibios y reptiles.

Otros ejemplos La especiación sin barrera física para el flujo génico puede producirse también sin cambio en el número de cromosomas. Por ejemplo, las especies hermanas *Howea forsteriana* (palma para techar) y *H. belmoreana* (palma rizada) experimentaron divergencia hace unos dos millones de años (figura 18.23). Las palmas aún son abundantes en su hábitat natural: la diminuta isla de Lord Howe. Esta isla es tan pequeña que es imposible que haya aislamiento geográfico de las palmas polinizadas por el viento, de modo que su especiación tal vez no haya sido alopatrica.



A Hace 11,000 años, los humanos cultivaban trigo silvestre. Cierta trigo silvestre (Einkorn) tiene un número diploide de cromosomas: 14 (dos conjuntos de 7). Probablemente se hibridizó con otra especie de trigo silvestre que tenía el mismo número de cromosomas.

B Hace unos 8,000 años, otro trigo silvestre (Emmer) alopoliploide se originó a partir de una planta de trigo híbrida AB, en la cual la cantidad de cromosomas se duplicó. El emmer silvestre es tetraploide, o AABB; tiene dos conjuntos de 14 cromosomas. Recientemente ha resurgido el interés culinario en el emmer, llamado también farro.

C El emmer AABB quizá se hibridizó con *T. tauschii*, un pariente silvestre del trigo. Su número diploide de cromosomas es 14 (dos conjuntos de 7 DD). El trigo común para pan tiene 42 cromosomas (seis conjuntos de 7 AABBDD).

Figura 18.22 Animada Supuesta especiación simpátrica en el trigo. Los granos de trigo de 11,000 años de antigüedad y el trigo silvestre diploide han sido encontrados en el Medio Oriente, y el análisis cromosómico indica que se hibridaron. Más tarde, en un híbrido que se autofertilizaba, los cromosomas homólogos no se separaron en la meiosis, y produjeron un descendiente poliploide fértil. El descendiente poliploide se hibridizó con una especie silvestre. Nosotros obtenemos pan de los granos de sus descendientes híbridos.

Figura 18.23 Especiación simpátrica en palmas. (a) La isla Lord Howe es tan pequeña que es imposible que exista aislamiento geográfico de las plantas de palma nativas polinizadas por el viento. (b) La palma para techar *Howea forsteriana* y (c) la palma rizada *H. belmoreana* quizá hayan experimentado especiación por aislamiento reproductivo.

¿Qué termina el flujo génico entre dos especies? La diferencia en el pH del suelo de la isla podría ser parte de la respuesta. La mayoría de las palmas para techar crecen en partes bajas de la isla, donde el pH del suelo es básico. Las palmeras rizadas crecen en suelo volcánico, el cual es más ácido. La palma para techar que crece en suelo básico florece seis semanas antes que las palmas de las otras especies que crecen en suelo ácido. Es de esperarse que algunos individuos de una especie de palma ancestral que hayan colonizado las regiones bajas de la isla comiencen a florecer antes. Si la isla era tan pequeña en ese entonces como lo es ahora, hubiera ocurrido aislamiento reproductivo temporal sin barrera física para el flujo génico. La selección disruptiva habría reforzado la divergencia de las dos poblaciones.

También ha ocurrido especiación simpátrica en los carrioceros verdosos de Siberia (*Phylloscopus trochiloides*). Una cadena de poblaciones de esas aves forma un anillo en torno al Tíbet (especies en anillo—“ring species”). Las poblaciones adyacentes experimentan cruces híbridos, pero sus pequeñas diferencias genéticas agregan divergencias mayores entre las poblaciones que habitan en los extremos. Las especies en anillo constituyen una de esas paradojas para quienes gustan de categorías bien definidas: las poblaciones en los extremos del anillo no pueden realizar cruces híbridos, por tanto, técnicamente son especies distintas. Sin embargo, ocurre flujo génico continuamente a lo largo del anillo. ¿Dónde se debería dibujar la línea que divide a las dos especies?

Aislamiento en zonas híbridas

La **especiación parapátrica** puede ocurrir cuando una población se extiende a través de una región amplia que abarca diversos hábitats. Estos hábitats diferentes ejercen presiones de selección en ciertas partes de la población, y el resultado pueden ser divergencias que conduzcan a especiación. Los híbridos que se forman en una zona de contacto entre hábitats son menos aptos que los individuos en cada lado de ella. En la figura 18.24 se muestra un ejemplo.

Para repasar en casa

¿Puede ocurrir especiación sin barrera física que ponga fin al flujo génico?

- Según el modelo de especiación simpátrica, pueden surgir nuevas especies en una población aun en ausencia de una barrera física.
- Según el modelo de especiación parapátrica, las poblaciones que mantienen contacto a lo largo de un límite común evolucionan para dar especies distintas.



Figura 18.24 Ejemplo de especiación parapátrica. Los hábitats de dos especies poco frecuentes. (a) El gusano gigante caminador, *Tasmanipatus barretti* y (b) el gusano ciego caminador, *T. anophthalmus*, se empalman en una zona híbrida en la isla de Tasmania (c). Las crías híbridas son estériles, lo cual quizá sea el principal motivo de que esas dos especies mantengan identidad distinta en ausencia de barrera física entre sus hábitats.

- La macroevolución incluye patrones de cambio, por ejemplo, que una especie dé lugar a especies múltiples, el origen de grupos mayores y eventos mayores de extinción.
- Conexiones con Genes homeóticos 15.3, Escala de tiempo geológico 17.8, Tectónica de placas 17.9.

Patrones de macroevolución

La microevolución describe cambios genéticos dentro de una sola especie o población. El nombre **macroevolución** se refiere a patrones evolutivos a escala mayor. Las plantas con flores evolucionaron a partir de plantas con semillas, los animales con cuatro patas (tetrápodos) evolucionaron a partir de peces, las aves evolucionaron a partir de dinosaurios, todos éstos son ejemplos de macroevolución ocurrida a lo largo de millones de años.

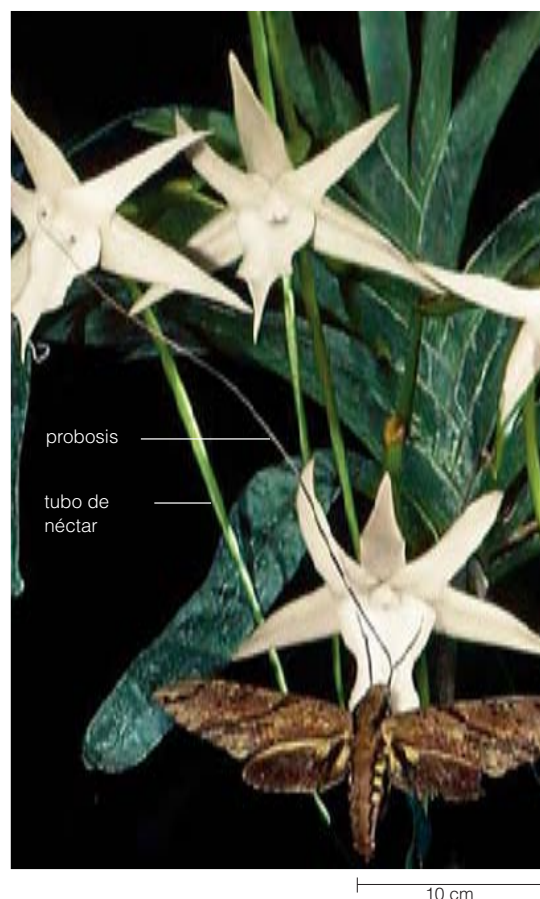


Figura 18.25 Especies que experimentaron coevolución. La orquídea *Angraecum sesquipedale*, descubierta en Madagascar en 1852, almacena su néctar en la base de un tubo floral de 30 cm de largo. Charles Darwin predijo que tarde o temprano se descubriría un insecto en Madagascar con una probosis suficientemente larga para llegar hasta el néctar y polinizar la flor. Décadas más tarde, la polilla halcón *Xanthopan morgani praedicta* fue descubierta en Madagascar; su probosis mide de 30 a 35 cm de largo.

Coevolución El proceso por el cual las interacciones ecológicas cercanas entre dos especies ocasionan que evolucionen en forma conjunta se denomina **coevolución**. Cada especie actúa como un agente de selección sobre la otra, y cada una se adapta a los cambios en la otra. Con el transcurso del tiempo evolutivo, quizá las dos especies se vuelvan tan interdependientes que ya no puedan sobrevivir una sin la otra. Conocemos muchas especies de depredadores y presas, huéspedes y parásitos, polinizadores y flores que han coevolucionado (figura 18.25). En capítulos posteriores veremos ejemplos específicos.

Estasis En el patrón macroevolutivo más sencillo, llamado **estasis**, un solo linaje persiste durante millones de años con poco o ningún cambio. Por ejemplo, se asumía que un antiguo tipo de pez lobular llamado celacanto había estado extinto por lo menos durante 70 millones de años, hasta que un pescador atrapó uno en 1938. El celacanto moderno es casi idéntico a los especímenes fósiles de 100 millones de años de antigüedad.

Exaptación Una novedad evolutiva mayor por lo regular se deriva de la adaptación de una estructura existente para un fin totalmente distinto. Este patrón macroevolutivo se llama preadaptación o **exaptación**. Algunos caracteres complejos en especies modernas tenían distinto valor evolutivo en linajes ancestrales. En otras palabras, algunos caracteres eran empleados para fines muy distintos que en la actualidad. Por ejemplo, las plumas que permiten que las aves modernas vuelen, se derivan de plumas que evolucionaron por primera vez en algunos dinosaurios, los cuales no podían emplearlas para volar, pero probablemente las usaron como aislante. Las plumas de los dinosaurios eran una preadaptación de las plumas para volar de las aves.

Radiación adaptativa Un estallido de divergencias a partir de un solo linaje se llama **radiación adaptativa**, y conduce a muchas nuevas especies. Este patrón evolutivo dio lugar a los passerinos hawaianos (figura 18.21). La radiación adaptativa sólo ocurre cuando un linaje encuentra un conjunto de nuevos nichos. Consideremos el nicho como cierto tipo de vida, por ejemplo, “enterrarse en el sedimento del fondo del mar” o “atrapar insectos alados en el aire por la noche”. (Aprenderemos más acerca de los nichos en el capítulo 46, dentro del contexto de estructura de la comunidad.)

Cuando un linaje encuentra un nuevo conjunto de nichos, tiende a diversificarse con el transcurso del tiempo. Las divergencias genéticas dan lugar a muchas nuevas especies que llenan los nichos. Un linaje puede encontrar nuevos nichos cuando algunos de sus individuos logran acceso físico a un nuevo hábitat, por ejemplo, al emigrar a otra región. En ocasiones los eventos geológicos o climáticos modifican el hábitat existente, por lo que se transforma mucho. Por ejemplo, los mamíferos una vez estuvieron distribuidos en regiones subtropicales del supercontinente Pangea, que después se fragmentó para formar continen-

tes que se separaron en el transcurso de millones de años (sección 17.9). Los cambios en hábitats y recursos en los continentes, al desplazarse a distintas partes del globo, dieron lugar a radiaciones adaptativas de las especies que los habitaban.

Algunos cambios genéticos permiten que los individuos de un linaje entren a nuevos nichos dentro del hábitat existente. Estos nichos ya existían, aunque no habían estado disponibles antes del cambio. Una **innovación clave** constituye una modificación estructural o funcional que da a quien la presenta la oportunidad de explotar un hábitat de manera más eficaz o novedosa. Por ejemplo, se abrieron muchos nuevos nichos para los ancestros de las aves cuando éstas comenzaron a emplear sus miembros con plumas para volar.

Extinción Según las estimaciones actuales, más de 99% de todas las especies que han vivido sobre la Tierra están hoy **extintas**, es decir, desaparecieron de manera irreversible de la faz de la Tierra. El registro fósil nos indica que las extinciones a pequeña escala aún continúan, y que se han producido más de 20 **extinciones masivas**, que constituyen pérdidas de muchos linajes. Éstas incluyen cinco eventos catastróficos, en los cuales desaparecieron la mayoría de las especies que poblaban la Tierra (sección 17.8). Después de cada evento de este tipo, las radiaciones adaptativas llenaron los nichos vacantes con nuevas especies. La biodiversidad se recuperó con gran lentitud en el transcurso de decenas de millones de años (figura 18.26).

La teoría evolutiva

Los biólogos no tienen duda de que ocurren macroevoluciones, pero quizá no concuerden en la manera en que ocurren. Sin importar cómo clasifiquemos los procesos evolutivos, tal vez existe el mismo cambio genético en la raíz de toda la evolución, sea ésta lenta o rápida, a gran escala o a pequeña escala. Los saltos dramáticos en morfología si no son producidos artificialmente para llenar brechas de registro fósil, quizá sean resultado de mutaciones en genes homeóticos o reguladores. La macroevolución quizá incluya más procesos que la microevolución, o tal vez no. Podría ser una acumulación de muchos eventos microevolutivos, o bien un proceso totalmente distinto. Los biólogos evolucionistas están en desacuerdo sobre ésta y otras hipótesis, pero todos intentan explicar lo mismo: la relación entre todas las especies por descendencia de ancestros comunes.

Para repasar en casa

¿Qué es la macroevolución?

■ La macroevolución incluye patrones de cambio evolutivo a gran escala, como radiaciones adaptativas, el origen de grupos importantes y su pérdida a través de la extinción.

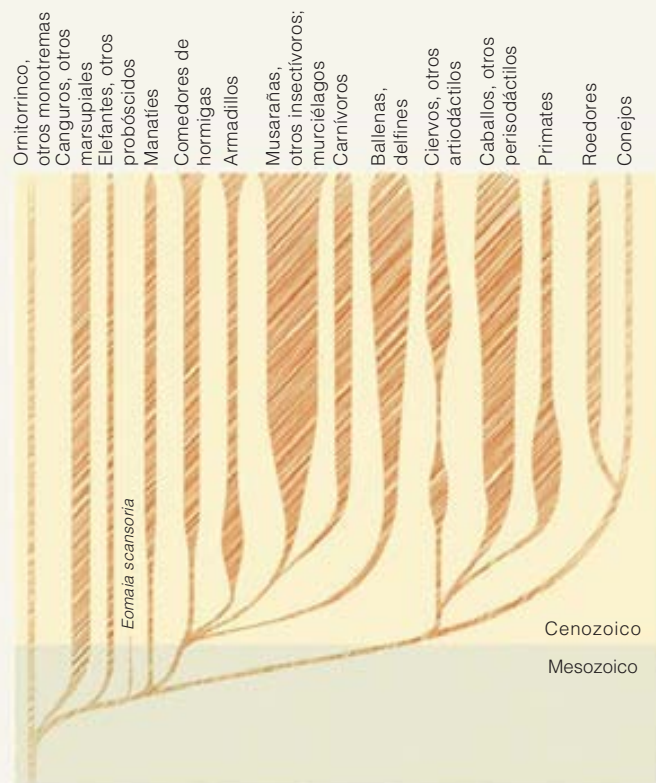


Figura 18.26 Diagrama de la evolución que muestra la radiación adaptativa de los mamíferos tras el evento de extinción en el límite K-T. El ancho de las ramas indica la gama de biodiversidad en cada grupo en distintos momentos. Se incluye sólo una muestra de los mamíferos modernos. Todo el linaje de los mamíferos incluye más de cuatro mil especies modernas.

La fotografía muestra un fósil de *Eomaia scansoria* (griego para antigua madre trepadora), junto con la impresión de su pelambre. Hace aproximadamente 125 millones de años, este comedor de insectos del tamaño de un ratón caminaba sobre ramas bajas. Se cree que es una derivación del linaje que condujo a los mamíferos.

El surgimiento de poblaciones de ratas resistentes a la warfarina ha conducido al desarrollo de anti-coagulantes de segunda generación, como el brodifacoum. Estos compuestos no matan a las ratas de inmediato, por eso las ratas envenenadas pueden ser presas de búhos, halcones, águilas, gatos y otros depredadores, los cuales pueden morir o enfermarse como resultado.



¿Por qué opción votarías?

Una práctica normal en la ganadería consiste en dosificar de manera continua al ganado saludable con los mismos antibióticos que se prescriben para personas. ¿Sería conveniente detener este tipo de prácticas? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea.

Resumen

Sección 18.1 Los individuos de una **población** comparten una **reserva genética**. Las mutaciones son la fuente original de nuevos **alelos**, pero muchos de ellos son **mortales** o **neutros**. La **microevolución** es un cambio en las **frecuencias de los alelos** de una población.

Sección 18.2 Las desviaciones del **equilibrio genético** indican que una población está evolucionando.

■ Usa la interacción de CengageNOW para investigar las frecuencias genéticas y el equilibrio genético.

Sección 18.3 La **selección natural** ocurre en diferentes patrones, dependiendo de las especies y las presiones de selección.

Sección 18.4 La **selección direccional** cambia la gama de variación de caracteres en un solo sentido.

■ Usa la animación de CengageNOW para ver cómo funciona la selección direccional.

Sección 18.5 La **selección balanceadora** favorece formas intermedias de un carácter. La **selección disruptiva** favorece formas extremas.

■ Usa la animación de CengageNOW para ver cómo funciona la selección balanceadora y la selección disruptiva.

Sección 18.6 La **selección sexual** conduce a formas de caracteres que mejoran el éxito reproductivo. Un resultado es el **dimorfismo sexual**. En el **polimorfismo balanceado**, los alelos no idénticos para un carácter se mantienen con frecuencias relativamente altas.

Sección 18.7 La **deriva genética** puede conducir a la pérdida de la diversidad de genes o a su **fijación**. Es pronunciado en poblaciones pequeñas o con **endogamia**, en las que ocurren después de un cuello de botella evolutivo, el cual es un tipo de **efecto fundador**.

■ Usa la interacción de CengageNOW para explorar la deriva genética.

Sección 18.8 El **flujo génico** contrarresta los efectos de la mutación, la selección natural y la deriva genética.

Sección 18.9 Los individuos de las especies que se reproducen por vía sexual pueden experimentar cruces híbridos exitosos en condiciones naturales, producir crías fértiles y quedar reproductivamente aislados de otras especies. El **aislamiento reproductivo** por lo general ocurre después de que el flujo génico se detiene. Entonces las divergencias conducen a la **especiación** (tabla 18.2).

■ Usa la animación de CengageNOW para explorar cómo experimentan aislamiento reproductivo las especies.

Sección 18.10 En la **especiación alopátrica**, una barrera geográfica interrumpe el flujo génico entre poblaciones. Entonces surgen divergencias genéticas que dan lugar a nuevas especies.

■ Usa la animación de CengageNOW para aprender más acerca de la especiación en un archipiélago.

Sección 18.11 En la **especiación simpátrica**, las poblaciones en contacto físico experimentan especiación. Las especies **poliploides** de muchas plantas (y de algunos animales) surgen por duplicación e hibridación de cromosomas. En la **especiación parápátrica**, las poblaciones en contacto a lo largo de un límite común experimentan especiación.

■ Usa la animación de CengageNOW para explorar los efectos de la especiación simpátrica en el trigo.

Sección 18.12 La **macroevolución** incluye patrones evolutivos a gran escala. En la **estasis**, un linaje cambia muy poco con el transcurso del tiempo evolutivo. En la **exaptación**, un linaje usa una estructura para fines distintos de los que tenían sus ancestros. La **radiación adaptativa** es una diversificación rápida para dar una nueva especie que ocupa nichos novedosos. Una **innovación clave** es una modificación que permite explotar el entorno de una nueva forma o más eficaz. La **coevolución** ocurre cuando dos especies actúan como agentes de selección una sobre otra. La mayoría de las especies que existieron sobre la Tierra se encuentran **extintas**. En la historia de los seres vivos han existido **extinciones en masa** en varias ocasiones.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Los individuos no evolucionan, _____ sí lo hacen.
- Los biólogos definen la evolución como _____.
 - un cambio en un linaje para cierto objetivo
 - un cambio hereditario en una línea de descendencia
 - adquisición de caracteres en el curso de la vida del individuo

Tabla 18.2 Diversos modelos de especiación

	Alopátrica	Simpátrica	Parápátrica
Población original			
Evento iniciador	 surgimiento de una barrera	 cambio genético	 se entra a un nuevo nicho
Aislamiento reproductivo	 en aislamiento	 dentro de la población	 dentro del nuevo nicho
Nueva especie			

Ejercicio de análisis de datos

A partir de 1990, las infestaciones de ratas en el noroeste de Alemania comenzaron a intensificarse a pesar del uso continuo de rodenticidas. En el año 2000, Michael H. Kohn y colaboradores analizaron la genética de poblaciones de ratas silvestres alrededor de Munich. En una parte de su investigación, atraparon ratas silvestres de cinco pueblos y probaron su resistencia a la warfarina y al anticoagulante de segunda generación bromadiolona. Los resultados se muestran en la figura 18.27.

1. ¿En cuál de los cinco pueblos la mayoría de las ratas fueron susceptibles a la warfarina?
2. ¿Qué pueblo presentó porcentaje más alto de ratas silvestres resistentes al anticoagulante?
3. ¿Qué porcentaje de roedores de Olfen fueron resistentes a la warfarina?
4. ¿En qué pueblo crees que fue más intensiva la aplicación de bromadiolona?

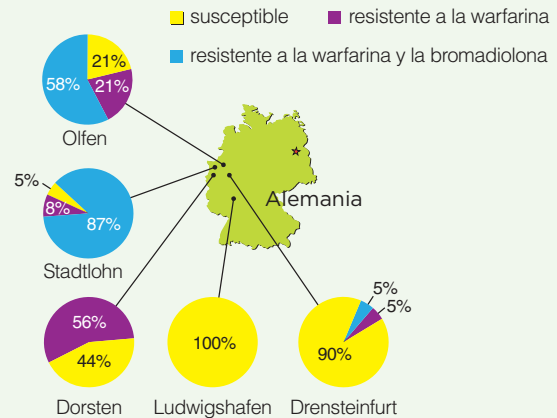


Figura 18.27 Resistencia a rodenticidas anticoagulantes en poblaciones de ratas silvestres en Alemania en el año 2000.

3. _____ es la fuente original de nuevos alelos.
 - a. La mutación
 - b. La selección natural
 - c. La deriva génica
 - d. El flujo génico
 - e. Todas son fuentes originales de nuevos alelos.
4. La selección natural sólo puede ocurrir en una población cuando _____.
 - a. hay diferencias en las formas de caracteres hereditarios
 - b. existen presiones de selección
 - c. tanto a como b
5. La selección balanceadora _____ (elige todos los aplicables)
 - a. elimina formas comunes de alelos
 - b. elimina formas no comunes de alelos
 - c. favorece formas intermedias de un carácter
 - d. favorece formas extremas de un carácter
6. La selección direccional _____ (selecciona todos los aplicables)
 - a. elimina formas comunes de alelos
 - b. elimina formas no comunes de alelos
 - c. favorece formas intermedias de un carácter
 - d. favorece formas extremas de un carácter
7. La selección disruptiva _____ (selecciona todos los aplicables)
 - a. elimina formas comunes de alelos
 - b. elimina formas no comunes de alelos
 - c. favorece formas intermedias de un carácter
 - d. favorece formas extremas de un carácter
8. La selección sexual, como la competencia entre machos por acceso a hembras fértiles, con frecuencia influye en aspectos de forma del cuerpo y conduce a _____.
 - a. agresión
 - b. comportamiento sexual
 - c. dimorfismo sexual
 - d. tanto b como c
9. La persistencia de anemia falciforme con alta frecuencia en una población es un caso de _____.
10. _____ tiende a mantener diferentes poblaciones de una especie similares entre sí.
11. Un incendio devasta todos los árboles de una amplia franja de bosque. Las poblaciones de una especie de rana arbórea a ambos lados del área quemada experimentan divergencia. Esto es un ejemplo de _____.

12. Relaciona los conceptos evolutivos de la izquierda con la descripción más adecuada.

_____ flujo génico	a. conduce a especies interdependientes
_____ selección natural	b. cambios en las frecuencias de alelos de una población únicamente al azar
_____ mutación	c. las frecuencias de los alelos cambian de vida a inmigración, emigración o ambos procesos
_____ deriva génica	d. supervivencia del más apto
_____ radiación adaptativa	e. estallamiento de divergencias de un linaje para ocupar un conjunto de nichos
_____ coevolución	f. fuente de nuevos alelos

■ Visita [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. “Rama, la camma” un híbrido de llama y camello, nació en 1997. La idea era obtener un animal híbrido que tuviera la fuerza y resistencia del camello y la amable disposición de la llama. Sin embargo, en vez de ser grande, fuerte y dulce, Rama es más pequeña de lo esperado, y tiene el temperamento irascible del camello. Se ha fijado en Camila, una camma de sexo femenino que nació a comienzos del 2002. La pregunta es, ¿serán fértiles los descendientes de este apareamiento? ¿Qué apariencia podrían tener? ¿Qué te indica la historia de Rama acerca de los cambios genéticos necesarios para el aislamiento reproductivo irreversible en la naturaleza? Explica por qué un biólogo quizá no considere que Rama es una evidencia de que las llamas y los camellos son de la misma especie.
2. Algunos teóricos han propuesto la hipótesis de que muchos de los caracteres de humanos singulares surgieron por selección sexual. En el transcurso de muchos miles de años, las mujeres atraídas por hombres inteligentes y agradables quizá alentaron el desarrollo del intelecto humano más allá de lo necesario para la simple supervivencia. La atracción de los hombres hacia mujeres con caracteres juveniles, tal vez haya provocado que la especie como un todo se haya desplazado a ser menos velluda y con caracteres más suaves que cualquiera de sus parientes entre los simios. ¿Podrías pensar en una manera de probar esta hipótesis?

Organizando la información acerca de las especies

IMPACTOS Y PROBLEMAS Hasta luego, avecita

Kauai, la primera de las grandes islas del Archipiélago de Hawai, surgió sobre la superficie del mar hace más de cinco millones de años. Un millón de años más tarde, algunos pinzones llegaron allí después de haber viajado 4,000 km a través de mar abierto. No había depredadores que atacaran a los pinzones, sólo suculentos insectos y plantas de hojas tiernas con néctar, semillas y frutos. Los pinzones se reprodujeron y las poblaciones de sus descendientes se expandieron a los hábitats a lo largo de las costas a través de bosques secos de tierras bajas y hasta las selvas de gran altitud.

Hace entre 1.8 millones y 400,000 años, las erupciones volcánicas formaron el resto del archipiélago. Los descendientes de los primeros pinzones volaron a las nuevas islas, cada una de las cuales tenía diferentes alimentos y sitios para anidar. Con el transcurso de muchas generaciones, evolucionaron formas únicas y comportamientos singulares en muchos y diversos linajes de aves, los liiwi hawaianos. Dichos rasgos permitieron que estas aves aprovecharan las oportunidades especiales de los hábitats isleños.

Los primeros polinesios llegaron a las islas de Hawai en algún momento antes del año 1,000 d.C., y los europeos les siguieron en 1778. El rico ecosistema hawaiano dio la bienvenida a todos los recién llegados, incluyendo a los perros, gatos, cerdos, vacas, cabras, venados y ovejas que trajeron. El ganado que escapó

comenzó a consumir y pisotear las plantas de la selva que constituían el alimento y abrigo de los liiwi. Se limpiaron bosques enteros para cultivar cosechas importadas, y las plantas que escaparon al cultivo comenzaron a impedir el crecimiento de las plantas nativas. Los mosquitos introducidos en 1826 diseminaron enfermedades de las aves importadas como los pollos a otras especies nativas. Las ratas y serpientes que viajaron ocultas en los barcos atacaron las poblaciones de aves nativas y sus huevos. Las mangostas importadas a propósito para acabar con las ratas y serpientes, prefirieron alimentarse de las aves y sus huevos.

Irónicamente, el mismo aislamiento que alentó las radiaciones adaptativas, hizo a los liiwi vulnerables a la extinción. Estas aves carecían de defensas innatas contra los depredadores o las enfermedades de tierra firme. Las especializaciones como picos de longitud extravagante se transformaron en impedimentos cuando los hábitats de estas aves cambiaron de repente o desaparecieron.

De este modo, cuando menos 43 especies de liiwi que se habían reproducido muy bien en las islas antes de la llegada de los humanos, se habían extinguido en 1778. En la actualidad, 32 de las 71 especies restantes se encuentran en peligro y 26 de ellas están extintas a pesar de enormes esfuerzos desde la década de 1960 (figura 19.1). ¿A qué se debe esto? Actualmente se han establecido especies de plantas y animales no nativos pero invasivos, y el aumento de temperatura a nivel mundial está permitiendo que los mosquitos portadores de enfermedades invadan hábitats de mayor altitud que antes les resultaban demasiado fríos.

¿Por qué sabemos tanto acerca de la historia evolutiva de los liiwi hawaianos? Los biólogos evolucionistas son parecidos a los detectives. Emplean comparaciones morfológicas y bioquímicas para descubrir relaciones entre las especies y después organizan la información resultante mediante diversos planes de clasificación. En este capítulo estudiaremos los métodos que emplean.

Figura 19.1 Especies de liiwi: todas a punto de extinguirse.

(a) El palila (*Loxioides bailleui*) tiene una adaptación que le permite alimentarse principalmente de las semillas de la planta mamane, las cuales son tóxicas para la mayor parte de las demás aves. La única población de palilas restante mengua porque las plantas de mamane son pisoteadas por las vacas y consumidas por cabras y ovejas. La División de Bosques y Vida Silvestre de Hawai estimó que en 2007 existían 3,862 palilas.

(b) El pico de posición más baja y apariencia poco común del akekee (*Loxops caeruleirostris*) apunta hacia un lado, lo cual le permite abrir brotes que albergan insectos. El paludismo aviar transmitido por mosquitos a mayores altitudes está diezmando la última población de esta especie. Del año 2000 al 2007, el número de akekee descendió de 7,839 aves a 3,536.

(c) Este poouli macho (*Melamprosops phaeosoma*) tan poco común, viejo y tuerto, murió en 2004 por paludismo aviar. Había otros dos poouli vivos en esa época, pero no se les ha visto desde entonces.



Conceptos básicos



Taxonomía

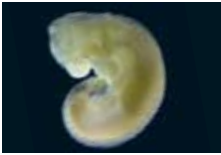
A cada especie se le da un nombre científico formado por dos partes. Los esquemas tradicionales de clasificación catalogan las especies dentro de una jerarquía. Los métodos más modernos que agrupan las especies por ancestros compartidos reflejan en forma más adecuada la historia evolutiva que los sistemas tradicionales de clasificación.

[Sección 19.1](#)



Comparación de la forma corporal

Las especies pueden agruparse con base en sus semejanzas o diferencias en la forma corporal. Los distintos linajes a menudo tienen partes similares del cuerpo que podrían ser evidencia de descendencia de un ancestro común. [Sección 19.2](#)



Comparación de patrones de desarrollo

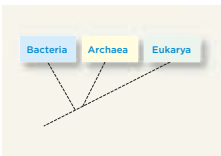
Las especies pueden agruparse con base en semejanzas o diferencias en sus patrones de desarrollo. Los linajes con ancestros comunes a menudo se desarrollan del mismo modo. [Sección 19.3](#)

RDVQFGWLIRNLHANG
RDVNYGWLIRYMHANG
RDVHYGWIIRYMHANG
RDVNYGWLIRNLHANG
RDVNYGWIIRYMHANG
RDVEGGWLLRYMHANG
TDVMNGWMVRSIHANG

Comparación bioquímica

Las especies pueden agruparse con base en semejanzas o diferencias en su ADN y proteínas. Las comparaciones moleculares nos ayudan a descubrir y confirmar relaciones entre especies y linajes.

[Sección 19.4](#)



Construcción de árboles genealógicos

Los árboles genealógicos se basan en la premisa de que todas las especies están interconectadas a través de ancestros comunes: algunos remotos y otros recientes. El árbol genealógico representa nuestra mejor comprensión de esas conexiones. [Secciones 19.5, 19.6](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo se da una introducción a la clasificación de las especies y su diversidad (sección 1.3). Exploraremos de qué manera se descifran las conexiones evolutivas entre grupos de organismos y cómo se organiza la información acerca de estas conexiones. Al organizar los conocimientos sobre la diversidad de los seres vivos, podemos comunicarnos con claridad sobre ese tema (1.5).
- Aprenderás acerca de los tipos de datos que se obtienen para determinar las relaciones evolutivas. Antes de comenzar, quizá desees repasar lo aprendido acerca del ADN (13.2), el código genético (14.3), la genómica (16.5), el equilibrio genético y las mutaciones neutras (18.1), y la diversidad genética (18.7).
- Veremos de qué manera algunos genes maestros (15.2, 15.3) son evidencia de ancestros compartidos.
- También encontrarás otro ejemplo de cómo se emplea la secuencia de ADN (16.3) y las huellas digitales de ADN (16.4).

¿Por qué opción votarías? Con frecuencia, cuando una especie está al borde de la extinción algunos individuos son capturados y se mantienen en zoológicos para programas de reproducción en cautiverio. ¿Estás a favor de la reproducción en cautiverio de las especies en alto peligro de extinción? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- Las especies se agrupan por lo que sabemos acerca de sus relaciones evolutivas.
- Conexiones con Género y especie 1.3, Objetivo de la ciencia 1.5.

Si queremos llamar a la rosa por otro nombre...

La **taxonomía** es la ciencia que nombra y clasifica las especies, y se inició hace miles de años. Sin embargo, nombrar las especies de manera congruente se transformó en una prioridad en el siglo XVIII. En esa época, los exploradores europeos que descubrieron la gran diversidad de seres vivos tenían cada vez más problemas para comunicarse acerca de las especies, a menudo conocidas por nombres diversos. Por ejemplo, cierta especie de planta nativa de Europa, África y Asia era conocida de manera alterna como rosa canina, rosa brezo, brezo bruja, hierba de la paciencia, brezo dulce, baya de perro, cadera de brezo, hiel eglantina, árbol de hep, fruto hip, rosa hip, árbol de hip, fruto hop y maicillo, y éstos son únicamente algunos de sus nombres! Una especie a menudo tenía varios nombres en latín, los cuales solían ser descriptivos, pero molestos. Por ejemplo, el nombre en latín de la rosa canina era *Rosa sylvestris inodora seu canina* (rosa canina inodora de los bosques) y también *Rosa sylvestris alba cum rubore, folio glabro* (rosa blanca y rosada de los bosques de hojas lisas).

El naturalista del siglo XVIII, Carl von Linneo diseñó el sistema de nomenclatura mucho más sencillo que se emplea en la actualidad. Según el sistema de Linneo, a cada especie se le da un nombre científico único de dos partes: la primera es el nombre del género, y la segunda parte designa

la especie. De este modo, la rosa canina actualmente tiene como nombre científico oficial: *Rosa canina*.

Linneo también clasificó las especies en categorías cada vez más inclusivas. Cada categoría o **taxón** (taxa, en plural) es un organismo o grupo de ellos; las categorías superiores a la especie (género, familia, orden, clase, phylum, reino y dominio) son los taxa superiores (figura 19.2). Cada taxón superior consta de un grupo de los taxa del siguiente nivel inferior.

Una especie suele asignarse a taxa superiores con base en los rasgos físicos y moleculares que comparte con otras. Esa asignación puede cambiar a medida que se descubre más acerca de las especies y los rasgos involucrados. Por ejemplo, Linneo agrupó las plantas por la cantidad y el ordenamiento de sus partes reproductivas, un esquema que dio lugar a grupos extraños como el formado por las plantas de aceite de ricino y los pinos. En la actualidad, estas plantas son colocadas en phyla distintos.

Clasificación contra agrupamiento

Linneo diseñó su sistema de taxonomía antes de que nadie tuviera datos acerca de la evolución. Como ahora sabemos, la evolución es un proceso dinámico, extravagante, enredado y continuo que puede resultar un desafío para quienes quieren categorías bien definidas. Por ejemplo, la especiación por lo general no ocurre en un momento preciso en el tiempo: los individuos a menudo continúan realizando cruza híbridas, incluso conforme las poblaciones divergen, y es posible que poblaciones que ya hayan divergido se junten y produzcan cruza híbridas de nuevo.

					
DOMINIO	Eucarias	Eucarias	Eucarias	Eucarias	Eucarias
REINO	Plantas	Plantas	Plantas	Plantas	Plantas
PHYLUM	Magnoliófitas	Magnoliófitas	Magnoliófitas	Magnoliófitas	Magnoliófitas
CLASE	Magnoliópsidas	Magnoliópsidas	Magnoliópsidas	Magnoliópsidas	Magnoliópsidas
ORDEN	Apiales	Rosales	Rosales	Rosales	Rosales
FAMILIA	Apiáceas	Canabináceas	Rosáceas	Rosáceas	Rosáceas
GÉNERO	<i>Daucus</i>	<i>Cannabis</i>	<i>Malus</i>	<i>Rosa</i>	<i>Rosa</i>
ESPECIE	<i>carota</i>	<i>sativa</i>	<i>domesticus</i>	<i>acicularis</i>	<i>canina</i>
NOMBRE COMÚN	zanahoria	mariguana	manzana	rosa del ártico	rosa canina

Figura 19.2 Clasificación de Linneo de cinco especies relacionadas en distintos niveles. Cada especie fue asignada a taxa cada vez más inclusivos, en este caso de género a dominio. **Investiga:** ¿Cuáles de las plantas que aquí se muestran pertenecen al mismo orden?

Respuesta: la mariguana, la manzana, la rosa canina pertenecen al orden de los rosales.

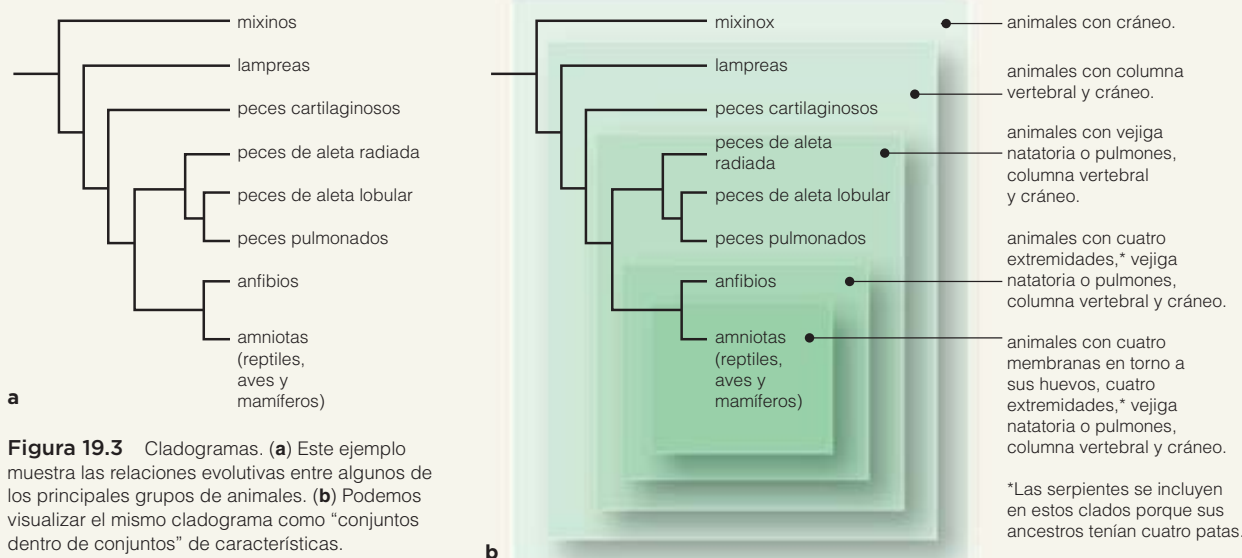


Figura 19.3 Cladogramas. **(a)** Este ejemplo muestra las relaciones evolutivas entre algunos de los principales grupos de animales. **(b)** Podemos visualizar el mismo cladograma como “conjuntos dentro de conjuntos” de características.

La taxonomía de Linneo puede resultar problemática cuando los límites entre las especies son confusos, pero el mayor problema es que las clasificaciones no necesariamente reflejan las relaciones evolutivas o **filogenia**. La mayor comprensión de la evolución alienta una reestructuración más profunda sobre la manera en que los biólogos consideran la diversidad de los seres vivos. En vez de intentar dividir esa tremenda diversidad en una serie de rangos, la mayoría de los biólogos actualmente se enfocan en las conexiones evolutivas. Cada especie no se considera miembro o representante de un rango en la jerarquía, sino más bien como parte del amplio cuadro de la evolución.

La pregunta central en la filogenia es: “¿Quién está relacionado con quién?”. Por tanto, los métodos para responderla forman parte importante de los sistemas de clasificación filogenética. El método llamado **cladística**, agrupa las especies con base en **caracteres** compartidos: características hereditarias y cuantificables de los organismos de interés. Un carácter puede ser un rasgo físico, de comportamiento, fisiológico o molecular de un organismo. Como cada especie tiene muchos caracteres, los grupos cladísticos diferirán dependiendo de las características que empleen.

El resultado de un análisis cladístico es un **cladograma**, diagrama que muestra una red de relaciones evolutivas (figura 19.3). Cada línea en un cladograma representa un linaje, el cual puede ramificarse en dos linajes al llegar a un nodo que representa un ancestro común para los dos linajes. Cada rama termina en un **clado** (de *klados*, griego para rama), un grupo de especies que comparte un conjunto de caracteres. Idealmente, un clado es un **grupo monofilético** que incluye un ancestro y todos sus descendientes. En la sección 19.5 examinaremos los cladogramas y cómo se construyen.

Los cladogramas y otros **árboles genealógicos evolutivos** resumen las mejores hipótesis apoyadas en datos acerca

de la evolución de un grupo de especies. Los empleamos para visualizar tendencias y patrones evolutivos. Por ejemplo, los dos linajes que emergen de un nodo en un cladograma se llaman **grupos hermanos**, y en general tienen la misma antigüedad. Tal vez no conozcamos cuál es esa edad, pero al comparar los grupos hermanos en un cladograma se puede decir algo acerca de sus tasas relativas de evolución.

Igual que otras hipótesis, los árboles genealógicos evolutivos se revisan conforme se obtiene nueva información. No obstante, estos diagramas se basan en una premisa sólida: que todas las especies están interconectadas con ancestros comunes. Todo está relacionado si retrocedemos lo suficiente en el tiempo; la tarea de los biólogos evolucionistas es determinar dónde se encuentran las conexiones. En las siguientes secciones describiremos en detalle diferentes tipos de información comparativa que constituyen evidencia de las relaciones evolutivas.

Para repasar en casa

¿Cómo se clasifican las especies?

- La taxonomía es un conjunto de reglas para nombrar a los organismos y clasificarlos en una serie de rangos basados en sus caracteres. Aunque son útiles, las clasificaciones taxonómicas no necesariamente revelan relaciones evolutivas.
- La cladística es un método para determinar las relaciones evolutivas agrupando las especies que comparten cierto conjunto de caracteres. Un clado es un grupo de especies que comparte un conjunto de caracteres.
- Los árboles genealógicos evolutivos muestran redes de relaciones evolutivas. Estos diagramas resumen nuestra mejor comprensión de la historia evolutiva de un grupo de organismos.

- La conformación de la forma del cuerpo y de sus estructuras da indicios acerca de las relaciones evolutivas.
- Conexiones con Miembros de las serpientes 17.1, Evolución de las ballenas 17.7.

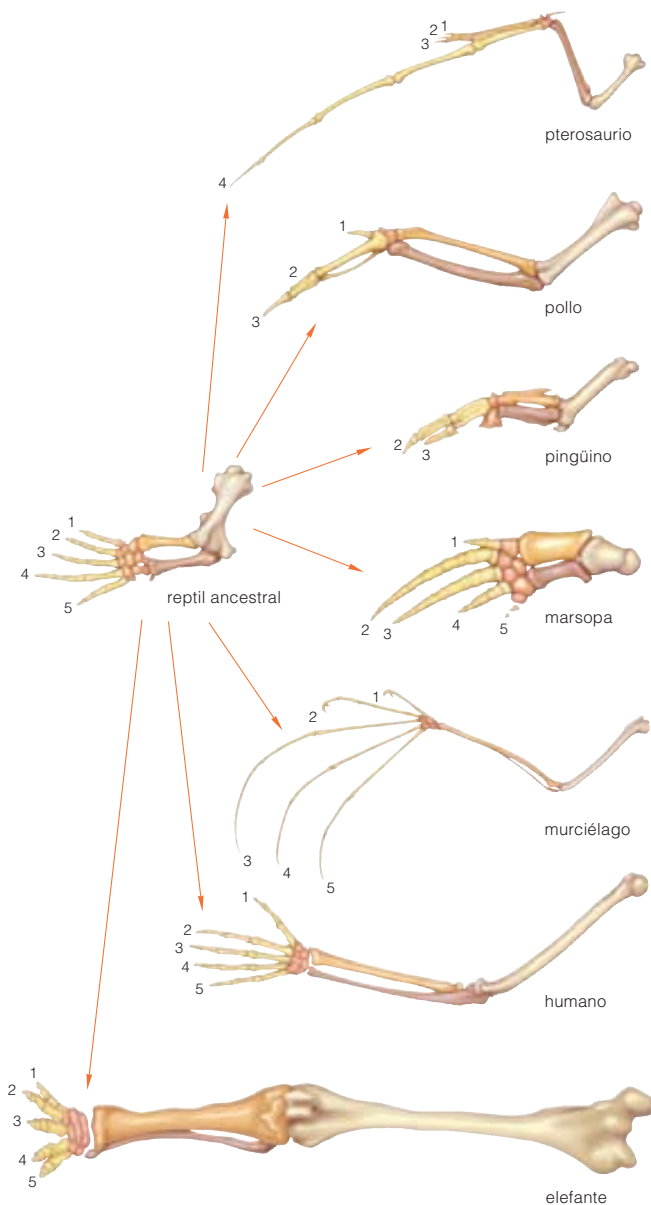


Figura 19.4 Divergencia morfológica en los miembros anteriores de los vertebrados, comenzando por los huesos de un reptil ancestral. La cantidad y posición de muchos elementos del esqueleto se preservaron cuando estas diversas formas evolucionaron; observa los huesos de los antebrazos. Ciertos huesos se perdieron con el transcurso del tiempo en los linajes (comparar los dígitos del número 1 al 5). Los dibujos no están a la misma escala.

La clasificación de las especies a menudo se inicia por morfología comparada, el estudio de las formas y estructuras del organismo (sección 17.1), pues la semejanza en la estructura de una o más partes del cuerpo a menudo es evidencia de un ancestro común. Las partes similares del cuerpo que reflejan ancestros comunes se llaman **estructuras homólogas** (*hom-* significa el mismo). Dichas estructuras pueden emplearse para diferentes fines en los diversos grupos, pero los mismos genes dirigen su desarrollo.

Divergencia morfológica

Las poblaciones de una especie divergen genéticamente cuando termina el flujo genético entre ellas (capítulo 18). Con el transcurso del tiempo, algunos de los rasgos morfológicos que definen a las especies también experimentan divergencia. El cambio de una forma corporal a partir de un ancestro común es un patrón macroevolutivo llamado **divergencia morfológica**.

Aunque la misma parte del cuerpo en dos especies relacionadas haya evolucionado de modo muy distinto en los diferentes linajes, algún aspecto subyacente de forma puede permanecer semejante. Un examen cuidadoso más allá de las modificaciones singulares puede revelar elementos hereditarios.

Por ejemplo, sabemos por huesos de miembros fosilizados que todos los vertebrados terrestres modernos comparten un ancestro que avanzaba a corta distancia del piso sobre cuatro patas. Los descendientes de este “reptil ancestral” se diversificaron en muchos nuevos hábitats terrestres, y dieron lugar a los grupos que llamamos reptiles, aves y mamíferos. Algunos linajes que se adaptaron a caminar sobre la tierra inclusive volvieron a vivir en el océano. El linaje que dio lugar a las ballenas es un ejemplo (sección 17.7).

Las extremidades de cinco dedos del reptil madre eran como barro evolutivo. Con el transcurso de millones de años, fueron moldeados a extremidades con funciones muy distintas en los diversos linajes (figura 19.4). En pingüinos y marsopas, las extremidades son actualmente aletas útiles para nadar. En los caballos modernos son largos y de un solo dedo, adaptados para correr rápido. Entre los elefantes son fuertes, similares a columnas y capaces de soportar muchísimo peso. En reptiles extintos llamados pterosaurios y la mayor parte de las aves y los murciélagos, se modificaron para el vuelo. Por otra parte, degeneraron a protuberancias en pitones y boas constrictoras (sección 17.1), y desaparecieron en todas las demás serpientes.

La extremidad de cinco dedos también se modificó para dar lugar a la mano y al brazo humanos, en los cuales el pulgar evolucionó como oponible a los demás dedos. Este pulgar oponible fue la base de movimientos más precisos y un agarre más firme.

Aunque las extremidades anteriores de los vertebrados no tienen el mismo tamaño, forma o funciones de un grupo a otro, evidentemente son semejantes en la estructura y ubicación de elementos óseos. También son similares en los patrones de nervios, vasos sanguíneos y músculos que se desarrollan en su interior. Además, las comparaciones entre

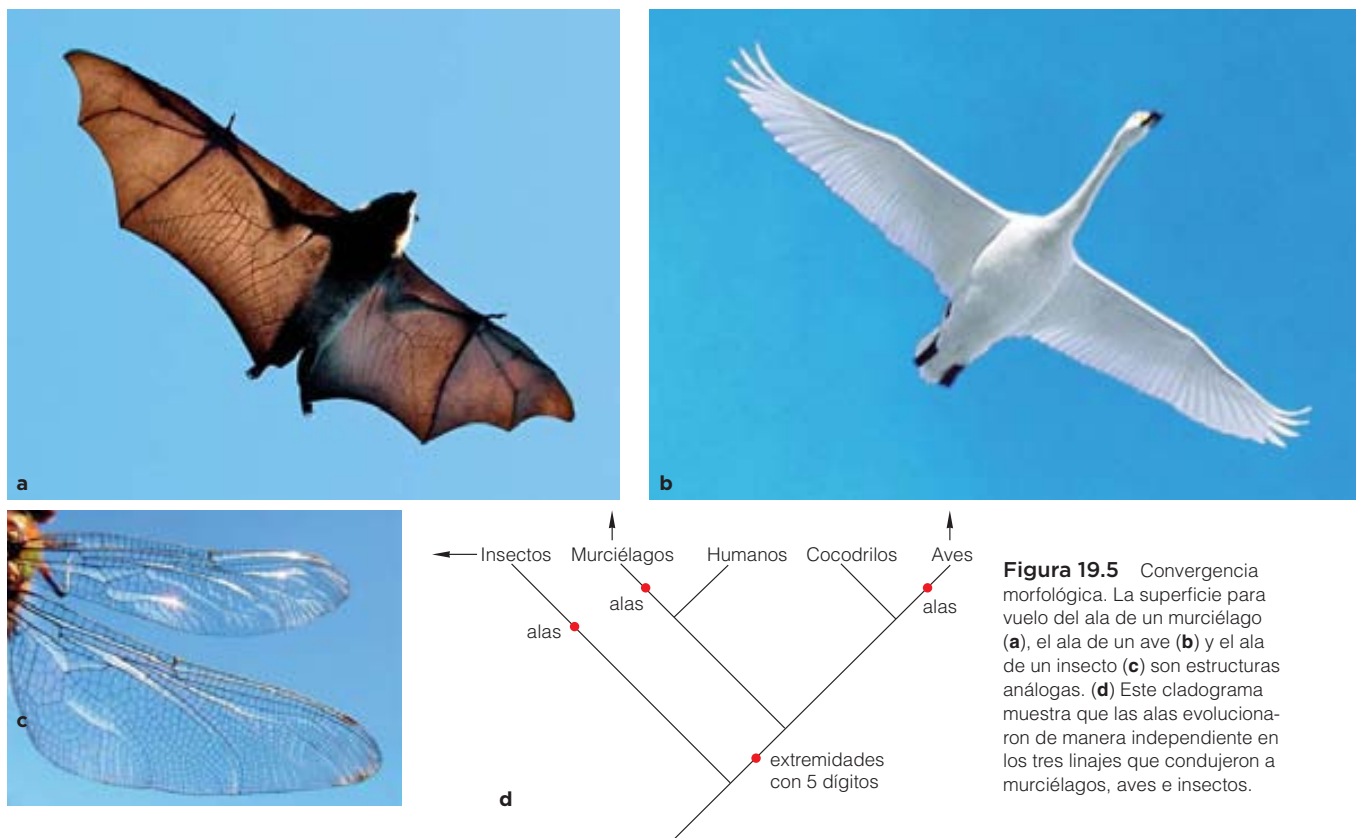


Figura 19.5 Convergencia morfológica. La superficie para vuelo del ala de un murciélago (a), el ala de un ave (b) y el ala de un insecto (c) son estructuras análogas. (d) Este cladograma muestra que las alas evolucionaron de manera independiente en los tres linajes que condujeron a murciélagos, aves e insectos.

embriones de diferentes vertebrados en etapa temprana revelan grandes similitudes en patrones de desarrollo óseo que constituyen evidencias de ancestros comunes.

Convergencia morfológica

Las partes similares del cuerpo no siempre son homólogas; tal vez evolucionaron de manera independiente en los distintos linajes como adaptaciones a las mismas presiones del entorno. En tal caso, esas partes reciben el nombre de **estructuras análogas**, las cuales son similares a los diversos linajes, aunque no evolucionaron en un ancestro compartido, sino independientemente después de que los linajes experimentaron divergencia. La evolución de partes similares del cuerpo en diversos linajes se conoce como **convergencia morfológica**.

En ocasiones podemos identificar estructuras análogas estudiando sus formas subyacentes. Por ejemplo, las alas de aves, murciélagos e insectos realizan la misma función: el vuelo. Sin embargo, varios indicios nos dicen que las superficies de vuelo de estas alas no son homólogas. Están adaptadas a las mismas restricciones físicas que rigen el vuelo, aunque las adaptaciones son distintas.

En el caso de aves y murciélagos, las extremidades son homólogas, pero las adaptaciones que han hecho que puedan volar son muy diferentes. La superficie del ala de un

murciélago es una extensión delgada y membranosa de la piel del animal. En contraste, la superficie del ala de un ave tiene muchas plumas, que son estructuras especializadas derivadas de la piel. Las alas de los insectos son aún más distintas; forman una extensión sacular de la pared del cuerpo. Con excepción de los sitios donde las venas se ramifican, el saco se aplana y se fusiona formando una membrana delgada. Las venas están reforzadas con quitina, que soporta la estructura del ala.

Estas adaptaciones singulares para el vuelo constituyen evidencia de que la superficie de las alas de aves, murciélagos e insectos son estructuras análogas: evolucionaron después de que los ancestros de estos grupos modernos experimentaron divergencia (figura 19.5).

Para repasar en casa

¿Indican las partes similares una relación evolutiva?

■ En la divergencia morfológica, una parte del cuerpo heredada de un ancestro común se modifica de distinto modo en los diversos linajes de descendencia. Estas partes se llaman estructuras homólogas.

■ En la convergencia morfológica, las partes del cuerpo que parecen similares evolucionaron de manera independiente en distintos linajes, no a partir de un ancestro común. Estas partes se llaman estructuras análogas.

- Los patrones similares de desarrollo embrionario podrían ser evidencia de relaciones evolutivas.
- Conexiones con Genes maestros en formación de flores 15.2, Genes homeóticos en el desarrollo 15.3.



El desarrollo de un embrión para dar el cuerpo de una planta o animal es dirigido por capa tras capa de expresión de genes maestros (sección 15.2). Cuando algún gen maestro no participa en esta sinfonía de expresión, el plan corporal puede resultar drásticamente alterado, y por lo regular esto ocasiona consecuencias devastadoras.

Como una mutación en un gen maestro por lo común se refleja en el desarrollo, estos genes suelen estar altamente conservados, lo cual significa que han cambiado muy poco o nada en el transcurso del tiempo evolutivo. De este modo, un gen maestro con secuencia y función similares a través de diferentes linajes constituye evidencia de que éstos se encuentran relacionados.

Genes similares en plantas

Los genes maestros llamados homeóticos dirigen la formación de partes corporales específicas durante el desarrollo (sección 15.3). Una mutación en un gen homeótico puede alterar detalles de la forma del cuerpo. Por ejemplo, cualquier mutación que inactíve un gen de identidad floral, *Apetalal1*, en las plantas

Brassica oleracea (col silvestre) da lugar a flores con mutación.

Dichas flores se forman con estructuras reproductivas masculinas (estambres) en el sitio donde deberían estar los pétalos. Por lo menos en el laboratorio, estas flores de estambres abundantes son excepcionalmente fértiles, pero en general se experimenta selección en contra de modificaciones en la naturaleza. Las mutaciones *Apetalal1* en plantas *Arabidopsis thaliana* (berro trepador común) dan lugar a flores sin pétalos. El gen *Apetalal1* afecta la formación de pétalos en diversos linajes, por tanto, es muy probable que este gen sea el legado del ancestro común.

Comparación del desarrollo en animales

¿Cuántas patas? Los embriones de muchas especies de vertebrados se desarrollan de manera similar. Sus tejidos se forman del mismo modo, a medida que las células embrionicas se dividen, se diferencian e interactúan. Por ejemplo, todos los vertebrados pasan por una etapa en la cual tienen cuatro brotes para extremidades y una cola (figura 19.6). Entonces, ¿por qué las formas adultas de estos linajes son tan distintas? Parte de la respuesta podrían ser los cambios hereditarios en el inicio, la velocidad o la finalización de pasos tempranos cruciales del desarrollo. Con muy poca frecuencia, el plan modificado del cuerpo presenta ventajas.

Por ejemplo, los apéndices corporales tan diversos como patas de cangrejo, patas de escarabajo, brazos de estrella de mar, alas de mariposa, aletas de peces y patas de ratón se inician como grupos de células que forman brotes en la superficie del embrión. Estos brotes se forman en los sitios donde se expresa el gen homeótico *Dlx*, el cual codifica un factor de transcripción que señala que los agrupamientos de células embrionicas “sobresalgan del cuerpo”, dando lugar a un apéndice.

El gen maestro llamado *Hox* ayuda a esculpir detalles de la forma del cuerpo. Suprime la expresión de *Dlx* en todas las partes del embrión que carece de apéndices. En los sitios donde se expresa *Hox* no lo hace *Dlx*, y no se forman apéndices. Por ejemplo, *Hox* se expresa a lo largo de los embriones de pitón, de modo que *Dlx* no se expresa en ningún sitio del cuerpo de una serpiente. Como resultado, los diminutos brotes para extremidades de la pitón jamás maduran para formar patas traseras. En otros organismos se forman apéndices donde no se expresa *Hox*, pero sí *Dlx*.

El sistema de control genético *Dlx/Hox* opera a través de muchos phyla, lo cual constituye fuerte evidencia de que evolucionó hace bastante tiempo. Probablemente primero surgió *Dlx*; en algunos fósiles del Cámbrico, parece que no estaba suprimido (figura 19.7a). Parece que el control genético *Hox* respecto a *Dlx* evolucionó más tarde (figura 19.7b-d).

Por siempre jóvenes Al observar el desarrollo del cráneo en chimpancés y humanos se obtiene evidencia de que ambas especies están relacionadas de manera cercana. En una etapa temprana, el cráneo del chimpancé y el del humano son bastante similares, pero a medida que su

Figura 19.6 Embriología comparativa. Los vertebrados adultos son diversos, sin embargo, sus embriones son similares en las primeras etapas de desarrollo.

Compara la columna vertebral segmentada de los brotes para las cuatro extremidades y la cola de estos embriones tempranos: (a) humano, (b) ratón, (c) murciélago, (d) pollo y (e) lagarto.

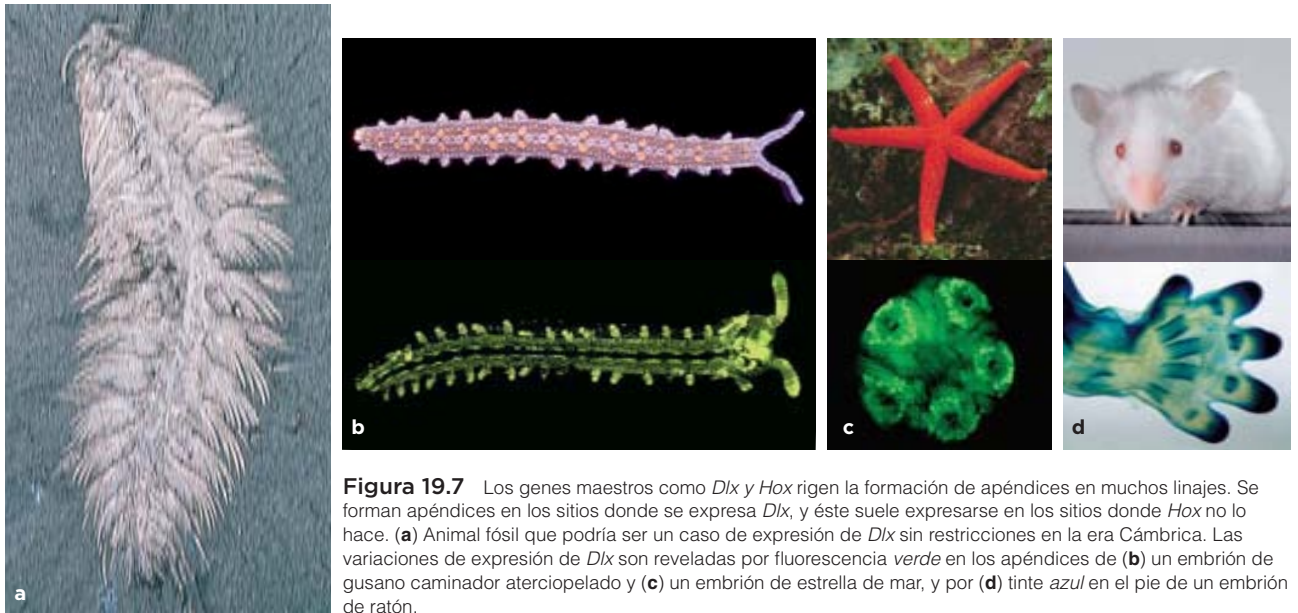


Figura 19.7 Los genes maestros como *Dlx* y *Hox* rigen la formación de apéndices en muchos linajes. Se forman apéndices en los sitios donde se expresa *Dlx*, y éste suele expresarse en los sitios donde *Hox* no lo hace. **(a)** Animal fósil que podría ser un caso de expresión de *Dlx* sin restricciones en la era Cámbrica. Las variaciones de expresión de *Dlx* son reveladas por fluorescencia verde en los apéndices de **(b)** un embrión de gusano caminador aterciopelado y **(c)** un embrión de estrella de mar, y por **(d)** tinte azul en el pie de un embrión de ratón.

desarrollo continúa cambian de forma, pues las diferentes partes crecen a distinta velocidad (figura 19.8). Sin embargo, el cráneo humano experimenta crecimiento diferencial menos pronunciado que el de chimpancé; como resultado, el humano adulto tiene un cráneo más redondo, cara más aplanada y quijada menos sobresaliente en comparación con un chimpancé adulto.

En sus proporciones, el cráneo humano adulto es más similar al de un chimpancé lactante que al de un chimpancé adulto. Esta semejanza sugiere que la evolución humana incluyó cambios que redujeron la velocidad del desarrollo, provocando que rasgos previamente típicos de etapas juveniles persistieran hasta la edad adulta.

Los rasgos juveniles también persisten en otros animales adultos, en particular en las salamandras llamadas ajolotes. Las larvas de la mayor parte de las especies de salamandra viven en el agua y usan branquias externas para respirar. Los pulmones reemplazan a las branquias a medida que el desarrollo continúa, lo cual permite que el adulto respire aire y viva sobre la Tierra. En contraste, los ajolotes nunca dejan su estilo de vida acuático; sus branquias externas y otros rasgos larvarios persisten hasta la etapa adulta.

Los parientes más cercanos de los ajolotes son las salamandras tigre. Como podría esperarse, las larvas de la salamandra tigre se asemejan a los ajolotes, aunque son más pequeñas.

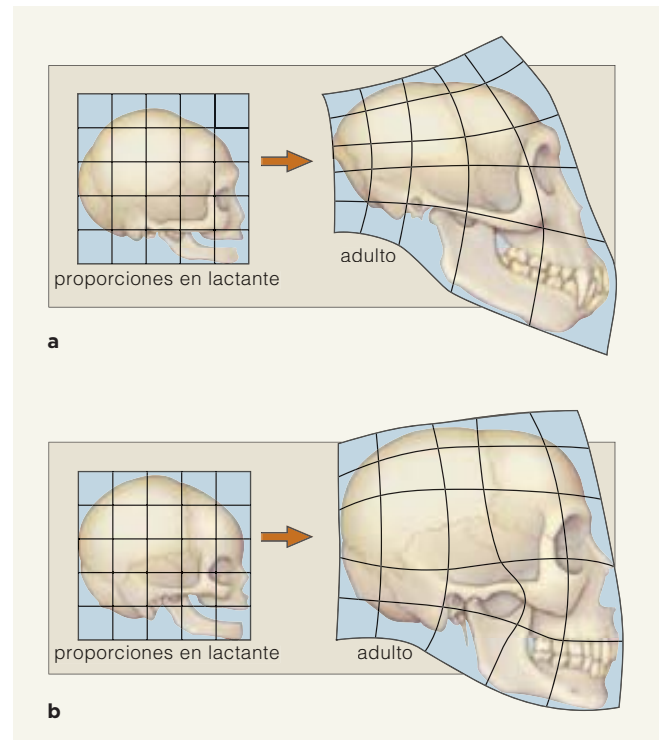


Figura 19.8 Animada Diferencias morfológicas entre dos primates. Estos cráneos están dibujados en una hoja de plástico con cuadrícula. Al alargar la hoja, la cuadrícula se deforma. Las diferencias en los alargamientos son análogas a los distintos patrones de crecimiento.

Aquí se observan cambios proporcionales durante el desarrollo del cráneo en **(a)** el chimpancé y **(b)** el humano. Los cráneos de chimpancé cambian más que los de humano, de modo que las proporciones relativas de huesos en el cráneo de humanos adultos y lactantes son más similares que las que se observan en el cráneo de chimpancés adultos y lactantes.

Para repasar en casa

¿Las semejanzas en el desarrollo son indicios de ancestros comunes?

- Las semejanzas en patrones de desarrollo son resultado de genes maestros que se han conservado a lo largo del tiempo evolutivo.
- Algunas diferencias entre especies cercanas relacionadas surgieron como resultado de cambios en la velocidad de desarrollo.

19.4 Comparación del ADN y las proteínas

- El tipo y número de semejanzas bioquímicas entre especies constituyen indicios de relaciones evolutivas.
- Conexión con Secuencia de nucleótidos 13.2, Código genético 14.3, Secuencia del ADN 16.3, Huellas digitales del ADN 16.4, Genómica 16.5, Equilibrio genético y mutaciones neutras 18.1.

Cada linaje tiene un conjunto singular de caracteres, que es una mezcla de rasgos ancestrales y novedosos, incluyen características bioquímicas, como la secuencia de nucleótidos de su ADN. Mutaciones inevitables modifican esa secuencia con el transcurso del tiempo. Como el proceso de mutación es aleatorio, se pueden producir cambios en cualquier sitio de un cromosoma.

La mayor parte de las mutaciones que se acumulan en un linaje son neutras y producen poco o ningún efecto sobre la supervivencia o capacidad reproductiva del individuo, por eso podemos asumir que se acumulan en el ADN de un linaje a velocidad constante. Las mutaciones neutras alteran el ADN de distintos linajes de manera independiente; así, a medida que los linajes divergieron más recientemente, ha transcurrido menos tiempo para que se acumulen mutaciones singulares en el ADN de cada especie. Por este motivo, las secuencias de ADN de especies relacionadas de manera cercana son más similares que las de aquellas relacionadas de manera distante; esta regla general puede emplearse para estimar los tiempos de divergencia relativos de los distintos linajes.

La acumulación de mutaciones neutras en el ADN de un linaje puede considerarse como el tic tac predecible de un **reloj molecular**. Si regresamos las manecillas de un reloj llegaremos al pasado, y el último tic será el momento en que el linaje inició su propio camino evolutivo.

¿Cómo están calibrados los relojes moleculares? La cantidad de diferencias en secuencias de nucleótidos o de aminoácidos entre linajes puede correlacionarse con el momento en que se produjeron cambios morfológicos en el registro fósil.

Actualmente se pueden identificar las semejanzas y diferencias bioquímicas entre especies de manera rápida y precisa gracias a muchos avances en determinación de la secuencia de ADN y técnicas de huellas digitales (*fingerprinting*) (secciones 16.3 y 16.4). Nuevas secuencias de genes y proteínas de diversos genomas son compiladas de continuo en bases de datos en línea, accesibles a todo el mundo. Los estudios de genómica comparativa con esos datos han demostrado (por ejemplo) que alrededor de 30% de los 6,609 genes de las células de levadura tiene una contraparte en el genoma humano. También 50% de los 30,971 genes de la mosca de la fruta y 40% de los 19,023 genes de los gusanos redondos.

Comparaciones moleculares

Las comparaciones de la estructura primaria de las proteínas (secuencias de aminoácidos) se emplean a menudo para determinar relaciones entre las especies. Dos especies con muchas proteínas idénticas tal vez sean parientes cercanas. Dos especies con muy pocas proteínas similares quizá no hayan tenido un ancestro compartido durante muchísimo tiempo, el suficiente para que se hayan acumulado muchas mutaciones en el ADN de los distintos linajes.

Algunos genes esenciales han evolucionado muy poco, y están muy conservados a través de diversas especies. Un ejemplo es el gen que codifica el citocromo *b*. Esta proteína es un componente importante de las cadenas de transferencia de electrones en las mitocondrias. En los humanos, su estructura primaria consta de 378 aminoácidos. En la figura 19.9 se compara parte de la secuencia de aminoácidos del citocromo *b* de varias especies.

En las comparaciones de secuencia de aminoácidos, la cantidad de diferencias entre las especies nos da una idea de las relaciones evolutivas. Los aminoácidos que difieren también constituyen indicios. Por ejemplo, un cambio de leucina a isoleucina (una sustitución conservadora de

```

liiwi (10)... CRDVQFGWLIRNLHANGASFFFCIYLHIGRGIYYGSYLNK--ETWNIGVILLTLMTAFVGYVLPWGQMSFWG...
gorrión cantor... CRDVQFGWLIRNLHANGASFFFCIYLHIGRGIYYGSYLNK--ETWNVGIILLALMTAFVGYVLPWGQMSFWG...
pinzón de las islas Gough... CRDVQFGWLIRNLHANGASFFFCIYLHIGRGIYYGSYLYK--ETWNVGVILLTLMTAFVGYVLPWGQMSFWG...
ratón ciervo... CRDVNYGWLIRYMHANGASFFFCILFLHVGGRMYGYSYFTT--ETWNIGIVLLFAVMATAFMGYVLPWGQMSFWG...
oso negro asiático... CRDVHYGWIIRYMHANGASFFFCILFMHVGGRLYYGSYLLS--ETWNIGIILLFTVMATAFMGYVLPWGQMSFWG...
bogue (un pez)... CRDVNYGWLIRNLHANGASFFFCIYLHIGRGIYYGSYLYK--ETWNVGVILLLVMTAFVGYVLPWGQMSFWG...
humano... TRDVNYGWIIRYMHANGASFFFCILFLHIGRGIYYGSFLYS--ETWNIGIILLATMTAFMGYVLPWGQMSFWG...
Arabidopsis thaliana (una planta)... MRDVEGGWLLRYMHANGASMFLLIVVYLHIFRGLYHASYSPPREFVWCLGVIFLLMIVTAFIGYVLPWGQMSFWG...
piojo del mandril... ETDVMNGWMVRSIHANGASWFFIMLYSHIFRGLWVSSFTQP--LVWLSGVIILFLSMATAFLGYVLPWGQMSFWG...
levadura pan pan... MRDVHNGYILRYLHANGASFFFVMMFMHMAKGLYYGSYRSRPRVTLWNVGVIIFTLTITATFLGYCCVYGQMSHWG...

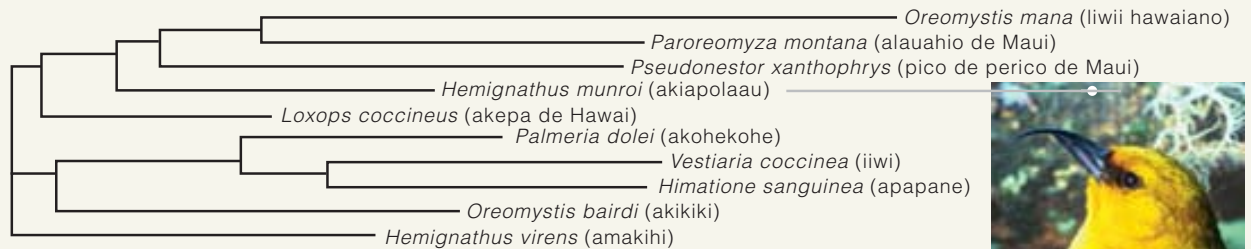
```

Figura 19.9 Alineación de parte de la secuencia de aminoácidos del citocromo *b* mitocondrial de 20 especies. Esta proteína hace un componente crucial de las cadenas de transferencia electrónica mitocondrial. La secuencia del liiwi es idéntica en 10 especies de liiwi; los aminoácidos que difieren en otras especies se muestran en rojo. Las brechas en la alineación se indican con guiones. Las abreviaturas de los aminoácidos pueden encontrarse en el apéndice V. **Investiga:** Con base en esta comparación, ¿qué especie está relacionada de manera más cercana con los liiwi?

Respuesta: El gorrión cantor

... GTAGCCCA **T**ATATGCCGCGACGTACAATTTCGGCTGACTAATCCGCAACCT ... *Vestiaria coccinea* (iiwi)
 ... GTAGCCCA **TG**TATGCCGCGACGTACAATTTCGGCTGACTAATCCGCAACCT ... *Himatione sanguinea* (apapane)
 ... GTAGCCACATATGCCGCGACGTACAATTTCGGCTGACTAATCCGCAACCT ... *Palmeria dolei* (akohekohe)
 ... **GT****TGC****T**CACATATGCCG**T**GACGTACAATTTCGGCTGACTAATCCGCAACCT ... *Oreomystis mana* (Hawaii creeper)
 ... GTAGCCCA **T**ATATGCCGCGACGTACAATTTCGGCTGACTAATCCGCAACCT ... *Hemignathus virens* (amakihi)
 ... GTAGCCACATATGCCGCGACGTACAATTTCGGCTGACTAATCCGCAACCT ... *Hemignathus munroi* (akiapolaau)
 ... GTAGCCACATATGCCG**T**GACGTACA**G**TTTCGGCTGACTAATCCGCAACCT ... *Pseudonestor xanthophrys* (Maui parrotbill)
 ... GTAGCCACATATGCCGCGACGTACAATTTCGGCTGACTAATCCG**A**AACCT ... *Paroreomyza montana* (Maui alauahio)
 ... GTAGCCACATATGCCGCGACGTACAATTTCGGCTGACTAATCCG**TAA****T**CT ... *Oreomystis bairdi* (akikiki)
 ... GTAGCCACATATGCCGCGACGTACAATTTCGGCTGACTAATCCGCAACCT ... *Loxops coccineus* (Hawaii akepa)

A Parte de la secuencia de citocromo *b* mitocondrial de 10 especies de liiwi. Las diferencias se muestran en rojo. Aunque la secuencia de aminoácidos del citocromo *b* sea idéntica en todas estas especies, se han acumulado mutaciones neutras en distintos linajes. Las mutaciones no modificaron la secuencia de aminoácidos de la proteína resultante.



B Comparación de secuencia que se emplea para generar árboles genealógicos evolutivos. Ésta refleja una comparación de 790 bases de la secuencia de citocromo *b* de ADN mitocondrial de 10 especies de liiwi. La longitud de la rama refleja la cantidad de cambios de caracteres (en este caso, diferencias de nucleótidos), lo cual a su vez implica el tiempo relativo en que se produjo divergencia entre las especies. El ordenamiento de ramas en este tipo de árbol podría diferir dependiendo de los datos empleados para generarla.



Figura 19.10 Ejemplo de comparación de secuencia de ADN.

aminoácido) quizá no afecte mucho las funciones de una proteína, porque ambos aminoácidos son no polares y tienen aproximadamente el mismo tamaño. Sin embargo, la sustitución de una lisina (que es básica) por un ácido aspártico (que es ácido) puede modificar en gran medida las características de una proteína. Estas sustituciones no conservadoras suelen afectar rasgos genotípicos. Casi todas las mutaciones que afectan el fenotipo experimentan selección en su contra, pero a veces alguna es adaptativa (sección 18.1). Por tanto, es más probable que encontremos sustituciones no conservadoras en linajes que divergieron hace mucho tiempo. Las sustituciones no conservadoras de aminoácidos, las delecciones y las inserciones a menudo se encuentran en la raíz de las diferencias fenotípicas entre los diversos linajes.

La secuencia de aminoácidos de muchas proteínas es idéntica en linajes que divergieron en etapa relativamente reciente, como los liiwi. Quizá podamos darnos una idea de las relaciones evolutivas entre estos linajes al examinar las diferencias en las secuencias de nucleótidos de su ADN (figura 19.10). Aunque la secuencia de aminoácidos de una proteína sea idéntica entre linajes, la secuencia de nucleótidos del gen que codifica podría diferir debido a redundancia en el código genético. Por ejemplo, una sustitución

de nucleótido que modifique un codón de AAA por AAG en una región codificadora de proteínas tal vez no afectaría el producto proteico, porque los codones especifican a la lisina. Esta sustitución de base es un ejemplo de una mutación neutra.

El ADN de los núcleos, mitocondrias y cloroplastos de diferentes especies puede emplearse para comparar nucleótidos. El ADN mitocondrial también puede aprovecharse para comparar a diferentes individuos de la misma especie animal que se reproduce por vía sexual. Las mitocondrias se heredan inherentemente intactas de un solo padre, por lo general la madre, y contienen su propio ADN; por tanto, cualquier diferencia en las secuencias de ADN mitocondrial entre individuos relacionados por la madre se deberá a mutaciones y no a recombinación genética durante la fertilización.

Para repasar en casa

¿Cómo afecta la bioquímica a la historia evolutiva?

- Las diferencias entre las secuencias de ADN y aminoácidos son mayores entre linajes que experimentaron divergencia hace muchísimo tiempo, y menores entre linajes que la experimentaron recientemente.

■ Los biólogos evolucionistas reconstruyen la filogenia al determinar qué rutas de cambio presentan menor número de pasos entre especies.

Para descubrir relaciones evolutivas, los biólogos evolucionistas recopilan y analizan datos como los descritos en las últimas tres secciones. Buscan diferencias en caracteres específicos: la secuencia de nucleótidos

A Para tener una idea de cómo funciona el análisis por parsimonia, pensemos en algunas cosas que difieren en sus propiedades medibles. Por ejemplo, los tres objetos siguientes difieren en dos caracteres: el color y la forma.



B Si revoltemos estos objetos, hay tres formas distintas de colocarlos uno junto al otro.



o



o



C Ahora pensemos en el número total de diferencias entre cada par de objetos adyacentes. En este ejemplo, el arreglo de en medio tiene un total de dos diferencias y los otros tienen tres.



D Si pudiéramos modificar estos tres arreglos haciendo que un objeto cambiara uno de los otros dos, una diferencia a la vez, el arreglo de en medio requeriría menor número de pasos.

de los genomas, un conjunto de detalles morfológicos o alguna otra característica medible que diferencie a la especie de interés. A menudo emplean una combinación de distintos tipos de datos. Cualquier diferencia de caracteres puede emplearse para el análisis, pero a medida que el conjunto de datos es mayor, los resultados son más sólidos.

El principio fundamental de la cladística es la regla de simplicidad: si hay diferentes maneras de cambiar de un estado a otro, la que tenga menor número de pasos también tendrá más probabilidades de ocurrir. Ahora aplicaremos este concepto a la evolución: cuando existen varias rutas evolutivas posibles, la vía más corta probablemente sea la más correcta.

Por ejemplo, si un cambio evolutivo del estado A al D puede atravesar por dos o cinco estados adicionales, la ruta correcta tal vez sea la que tenga dos estados, es decir, la que conste de menos pasos.

Al determinar todas las conexiones evolutivas posibles entre un conjunto de especies, podemos identificar aquellas que pudieron haberse producido con menos cambios de caracteres. Encontrar la ruta más simple se llama análisis de parsimonia (figura 19.11).

Por ejemplo, si un investigador descubre diferencias de secuencias de ADN entre cinco especies relacionadas, puede construir una matriz de caracteres. Se ordenan las secuencias a manera de cuadrícula y se identifican las posiciones donde los nucleótidos difieren (en rojo).

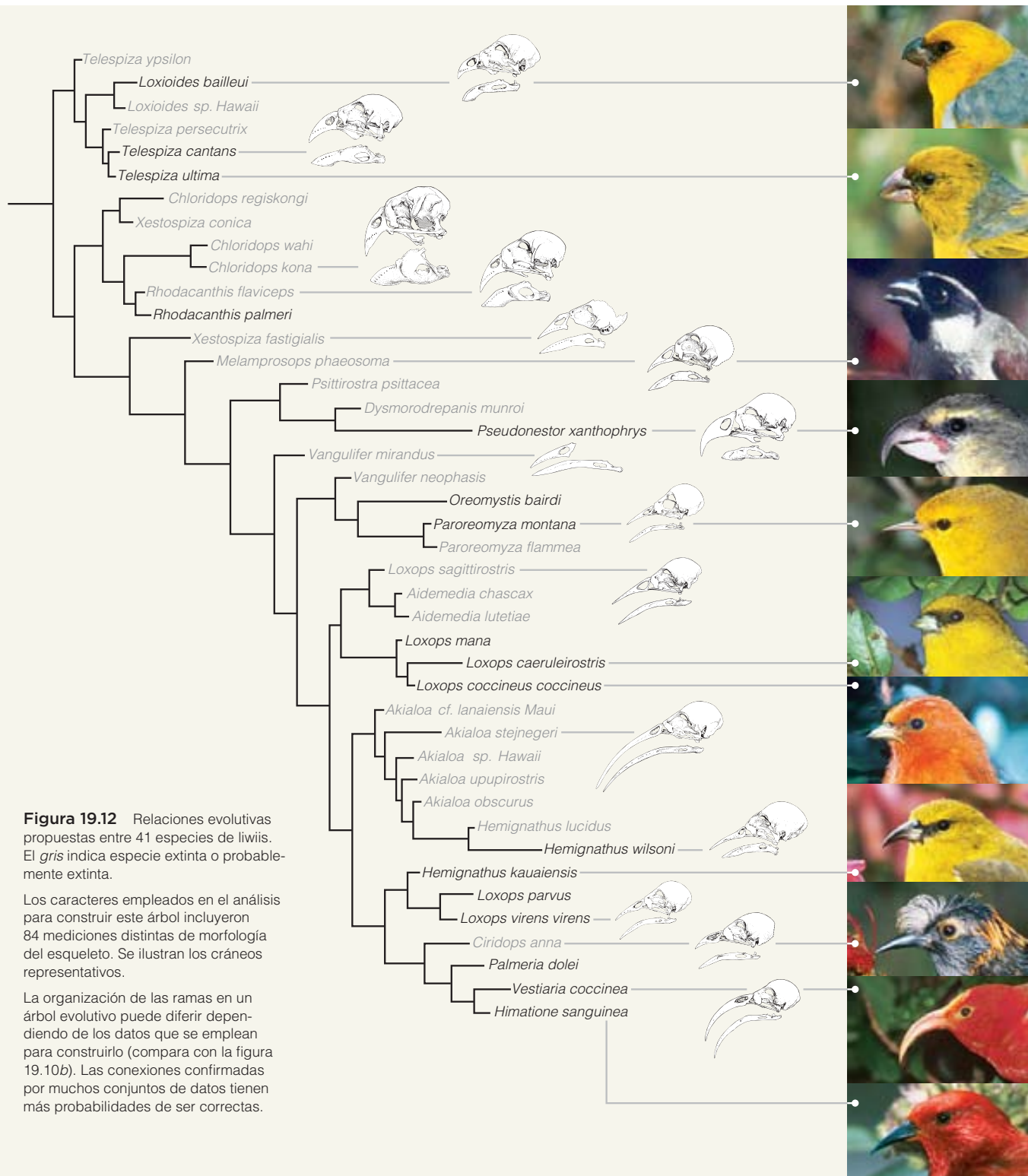
		nucleótido								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
especie a		T	A	G	C	C	A	C	G	A
especie b		T	A	G	C	T	A	A	G	G
especie c		T	C	A	C	T	A	A	G	A
especie d		T	C	A	C	C	A	A	G	A
especie e		T	C	G	C	C	A	A	G	A

		2	3	5	7	9
especie a		A	G	C	C	A
especie b		A	G	T	A	G
especie c		C	A	T	A	A
especie d		C	A	C	A	A
especie e		C	G	C	A	A

A continuación se emplean las diferencias de cada columna de la matriz para el análisis de parsimonia. Las comparaciones apareadas de las cinco secuencias revelan tres diferencias entre las especies a y b; tres entre las especies b y c; cuatro entre las especies a y c, y así sucesivamente. El investigador (o la computadora) construye un árbol evolutivo para todas las maneras posibles en que las cinco especies pueden estar relacionadas, luego añade todos los cambios de nucleótidos que tendrían que ocurrir en cada escenario. El árbol con menor número de cambios en general tiene más probabilidades de ser el correcto.

Este método se empleó para preparar el árbol evolutivo que se muestra en la figura 19.12. Las divergencias entre los esqueletos de liwis vivos y extintos fueron calificadas como diferencias de caracteres. Los datos de un grupo externo (una especie no monofilética con las otras en estudio) se agregó a las comparaciones para “enraizar” el árbol.

Figura 19.11 Un ejemplo simple de análisis de parsimonia. La ruta evolutiva con menor número de pasos entre estados es la que tiene mayor probabilidad de haber ocurrido.



■ Podemos organizar los conocimientos sobre las relaciones entre las especies empleando diagramas como el árbol evolutivo de los seres vivos.

■ Conexiones con Diversidad 1.3, Diversidad genética 18.7.

La historia de los liwii hawaianos es una ilustración dramática de cómo funciona la evolución. También demuestra que encontrar conexiones ancestrales puede ser útil para ayudar a las especies que continúan vivas. A medida que se extinguen cada vez más especies de liwii hawaianos, la reserva de diversidad genética de ese grupo también disminuye. La mengua de diversidad significa que el grupo como un todo es menos resistente a los cambios y tiene más probabilidades de experimentar pérdidas catastróficas de especies. Descifrar su filogenia puede indicarnos qué especies de liwii son más distintas de las otras, y aquellas que son más valiosas en términos de preservación de la diversidad genética. Este tipo de investigaciones permite concentrar los recursos y esfuerzos conservacionistas en las especies con más probabilidades de supervivencia en todo el grupo (figura 19.13). El poouli (figura 19.1c) es un ejemplo de especie fuera de alcance. Por desgracia, esos conocimientos se adquirieron demasiado tarde y esa especie quizá ya esté extinta.

Se están realizando investigaciones sobre la filogenia de muchísimas especies, incluso de las que no corren un riesgo inmediato de extinción. Gracias a ellas continuamos refinando nuestra comprensión de la forma en que las especies están interconectadas por ancestros comunes.

Hay diferentes maneras de considerar el gran cuadro de conexiones evolutivas. Un **sistema de clasificación de seis reinos** asigna los procariontes a los reinos Bacteria y Archaea; el reino de los Protistas incluye a los eucariontes multicelulares más antiguos y a todos los unicelulares. Los hongos, las plantas y los animales pertenecen a reinos distintos. Un **sistema de tres dominios** clasifica a los seres vivos en tres dominios: Bacteria, Archaea y Eucarya (figura 19.14).



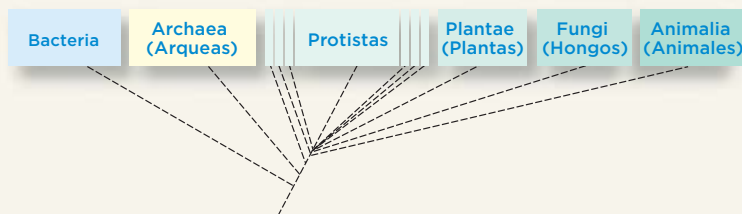
Figura 19.13 El rango de diversidad del liwii hawaiano está disminuyendo debido a sus extinciones continuas. Descifrar las conexiones evolutivas entre las especies contribuye a la preservación de las especies restantes.

En la figura 19.15 se muestra un patrón evolutivo propuesto para el principal grupo de organismos. Este tipo de diagrama evolutivo se llama árbol de la vida. Estudiaremos algunas partes del mismo en la siguiente unidad.

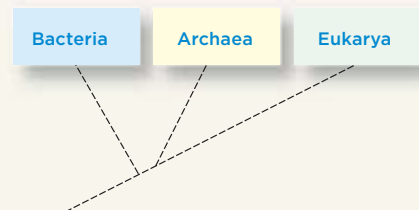
Para repasar en casa

¿Para qué sirven los conocimientos sobre las relaciones entre las especies?

■ Las investigaciones sobre filogenia dan una idea cada vez más específica y exacta de cómo se relacionan todos los seres vivos a través de ancestros comunes. El árbol de la vida ilustra estas conexiones de manera gráfica.



A Este árbol representa a los seres vivos clasificados en seis reinos. Se ha descubierto que el reino de los protistas no es monofilético, por lo que algunos biólogos actualmente lo dividen en varios nuevos reinos.



B Este árbol representa a todos los seres vivos clasificados en tres dominios. Los reinos de los protistas, las plantas, los hongos y los animales se suman al dominio Eukarya (Eucarias). Compáralo con la figura 19.15.

Figura 19.14 Animada Diferentes maneras de organizar el árbol de la vida.

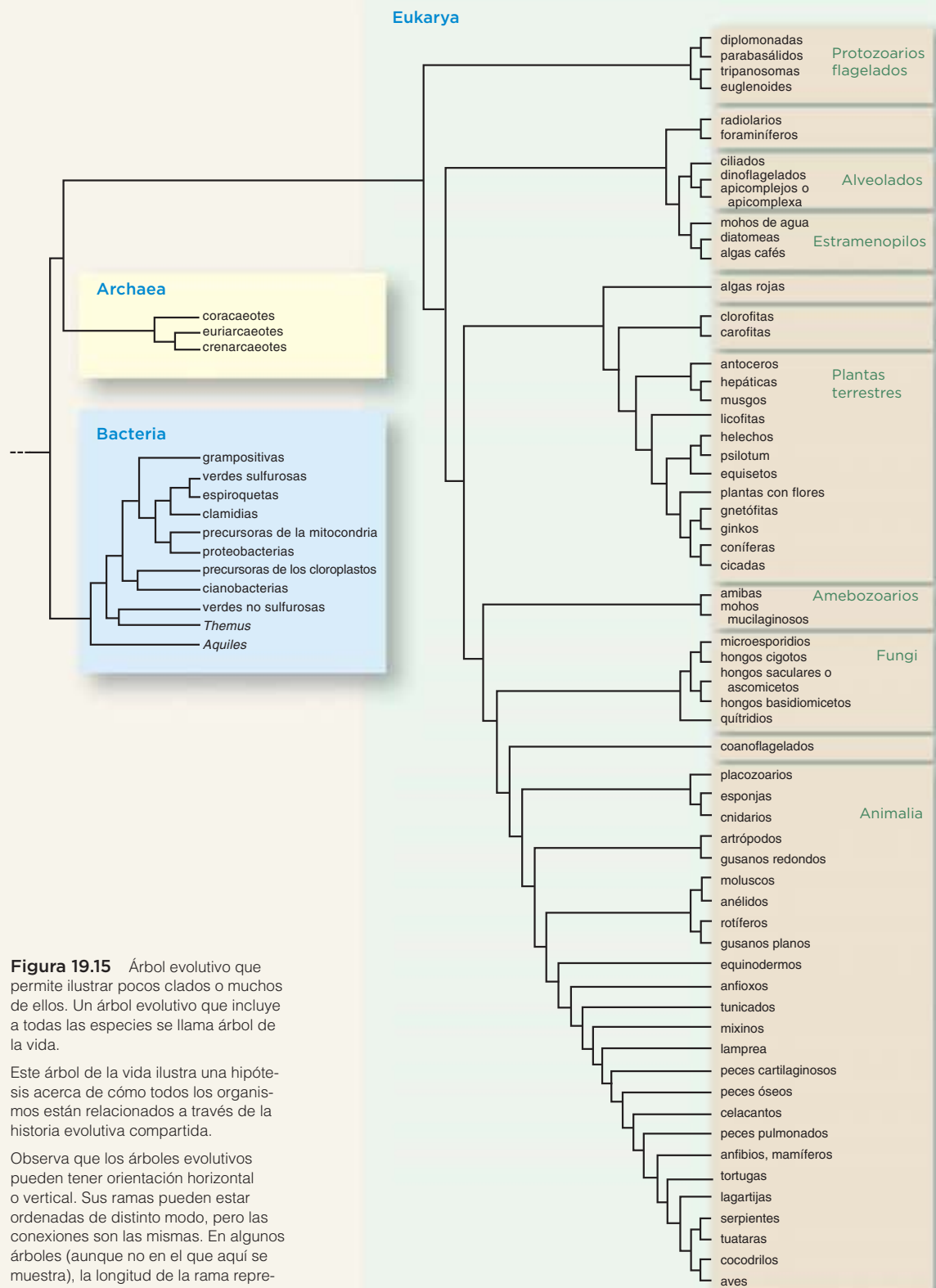


Figura 19.15 Árbol evolutivo que permite ilustrar pocos clados o muchos de ellos. Un árbol evolutivo que incluye a todas las especies se llama árbol de la vida.

Este árbol de la vida ilustra una hipótesis acerca de cómo todos los organismos están relacionados a través de la historia evolutiva compartida.

Observa que los árboles evolutivos pueden tener orientación horizontal o vertical. Sus ramas pueden estar ordenadas de distinto modo, pero las conexiones son las mismas. En algunos árboles (aunque no en el que aquí se muestra), la longitud de la rama representa el tiempo evolutivo o el número de cambios de caracteres.

En 2004 los investigadores capturaron a uno de los tres *pouilis* restantes e intentaron iniciar un programa de reproducción en cautiverio para que esa especie no se extinguiera. Empero, no pudieron capturar una hembra para que se apareara con ese macho antes de que muriera en cautiverio un mes más tarde. Las células de este último macho se congelaron y podrían emplearse en el futuro para clonación. Sin embargo, en ausencia de padres para demostrar a los polluelos el comportamiento natural de su especie, los pájaros clonados quizá nunca lograrían restablecerse como una población natural.

¿Por qué opción votarías?

¿Estás a favor de retirar individuos de una especie en alto riesgo de extinción de su hábitat natural para iniciar programas de reproducción en cautiverio? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea.



Resumen

Sección 19.1 La **taxonomía** es la ciencia que se dedica a nombrar y clasificar las especies. En los sistemas tradicionales taxonómicos, las especies se organizan en una serie de rangos (**taxa**) con base en sus rasgos. Dichos sistemas no necesariamente reflejan las relaciones evolutivas verdaderas o **filogenia**.

La **cladística** es un conjunto de métodos que permite reconstruir la filogenia. Las especies se agrupan en **clados** con base en los **caracteres** compartidos. Idealmente, un clado es un **grupo monofilético**. El resultado de un análisis cladístico es un **árbol evolutivo**, en el cual cada línea representa un linaje. En los árboles evolutivos llamados **cladogramas**, una línea (un linaje) puede ramificarse en dos **grupos hermanos** al llegar a un nodo que representa un ancestro común. En el cladograma se coloca un clado al final de cada línea.

Sección 19.2 La morfología comparada permite determinar las conexiones evolutivas entre los linajes. Las **estructuras homólogas** son partes similares del cuerpo que a través de **divergencia morfológica** se modificaron de distinto modo en los diversos linajes. Las **estructuras homólogas** son evidencia de un ancestro común. Las **estructuras análogas** son partes del cuerpo similares en los distintos linajes, pero que no evolucionaron a partir de un ancestro común. A través de **convergencia morfológica**, evolucionaron por separado después de que los linajes experimentaron divergencia.

Sección 19.3 Las semejanzas entre los patrones de desarrollo embrionario reflejan ancestros comunes. Las mutaciones en los genes que afectan el desarrollo pueden provocar desplazamiento morfológico dentro de un linaje. Las mutaciones que alteran la velocidad de desarrollo pueden permitir que los rasgos juveniles persistan en la etapa adulta.

■ Usa la interacción animada de CengageNOW para explorar los cambios proporcionales en el desarrollo embrionario.

Sección 19.4 Podemos descubrir y aclarar las relaciones evolutivas al comparar las secuencias de ácidos nucleicos y proteínas. Las mutaciones neutras tienden a acumularse en el ADN a una tasa predecible; como el tic tac de un **reloj molecular**, ayudan al investigador a estimar cuánto tiempo hace que los dos linajes experimentaron divergencia. Los linajes que divergieron recientemente comparten más secuencias de nucleótidos o aminoácidos que aquellos que lo hicieron hace mucho tiempo.

■ Usa la interacción de CengageNOW para aprender más acerca de las comparaciones de aminoácidos.

Sección 19.5 El análisis cladístico se basa en la premisa de que la vía evolutiva más probable es la más sencilla. Esta técnica clasifica las relaciones evolutivas al determinar la vía en la cual ocurrieron menos cambios de caracteres a partir de una especie ancestral.

Sección 19.6 La representación de la historia de los seres vivos a manera de un árbol con ramas que parten de tallos ancestrales, permite visualizar cómo están relacionados los organismos por su descendencia. El árbol de la vida resume una mejor comprensión de las relaciones evolutivas entre todos los organismos. Un **sistema de clasificación de seis reinos** y un **sistema de clasificación en tres dominios** son dos maneras de organizar la diversidad de los seres vivos.

■ Usa la animación de CengageNOW para revisar los diferentes sistemas de clasificación.

■ Lee el artículo de InfoTrac "Cómo la taxonomía nos ayuda a darle sentido al mundo natural" (*How Taxonomy Helps Us Make Sense of the Natural World*), Sue Hubbell, *Smithsonian*, mayo de 1996.

Autoevaluación

Respuestas en el apéndice III

- Las estructuras homólogas entre grupos mayores de organismos pueden diferir en _____.
 - tamaño
 - forma
 - función
 - todos los anteriores
- A través de _____, una parte del cuerpo del ancestro se modifica de distinto modo en los diferentes linajes de descendencia.
 - convergencia morfológica
 - divergencia morfológica
 - estructuras análogas
 - estructuras homólogas
- Algunas mutaciones son neutras, porque no afectan _____.
 - la secuencia de aminoácidos
 - la secuencia de nucleótidos
 - las probabilidades de supervivencia
 - todos los anteriores
- Al alterar los pasos del programa por el cual se desarrollan los embriones, una mutación en _____ puede conducir a diferencias mayores entre adultos de linajes relacionados.
 - una característica derivada
 - un gen homeótico
 - una estructura homóloga
 - todos los anteriores
- El ADN mitocondrial puede emplearse para realizar comparaciones cladísticas de _____.
 - diferentes especies
 - individuos de la misma especie
 - diferentes taxa
 - a y b
 - todos los anteriores

Ejercicio de análisis de datos

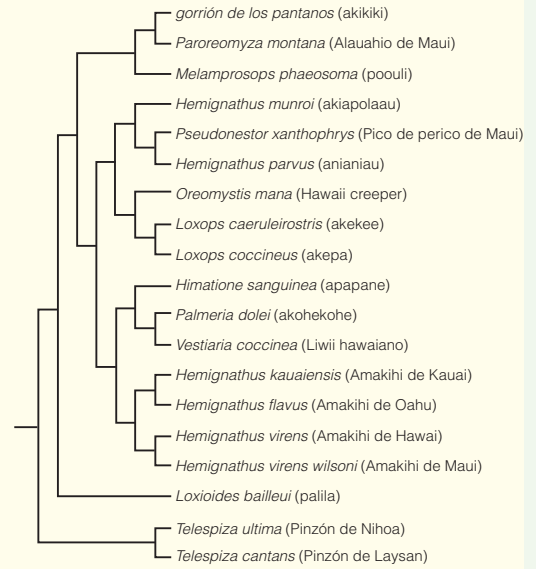
El poouli (*Melamprosops phaeosoma*) fue descubierto en 1973 por un grupo de estudiantes de la universidad de Hawai. Aún existen controversias sobre si es o no miembro del clado de los liwii principalmente debido a que su apariencia, olor y comportamiento son muy distintos de otros liwii. En particular, carece del aroma a “tienda antigua” de otros liwii.

Un estudio publicado en 2001 por Robert Fleischer y colaboradores intentó aclarar las relaciones de *Melamprosops* con otros liwii al comparar la morfología ósea y las secuencias de ADN. En la figura 19.16 se muestran algunos de los datos que obtuvieron y el cladograma resultante.

1. Según el cladograma, ¿qué especies están relacionadas de manera más cercana con el poouli? ¿Cuáles son las relacionadas de manera más cercana con el ancestro de los liwii?
2. ¿Alguna especie de liwii está relacionada de manera más cercana con la especie ancestral que el poouli?
3. Sin contar las bases, ¿cuántas diferencias encuentras entre las secuencias del poouli y la *Himatione sanguinea*? ¿Y entre las secuencias del poouli y la *Himatione sanguinea*?

Figura 19.16 Comparación de la secuencia de ADN de una parte de la secuencia de control del citocromo *b* en distintas especies de liwii (*abajo*) y cladograma resultante de la filogenia del liwii (*derecha*). La secuencia de la parte superior es de una especie fuera del grupo; N indica un nucleótido no resuelto. Las diferencias respecto a la secuencia de *Melamprosops* se indican en rojo; las brechas en la alineación se cubrieron con guiones.

<i>Melospiza georgiana</i> (swamp sparrow)	TAGCCACGACACCTTATTATGAA-CCACTAGTGA-A-AACACTCCCGTAGGTATATTCAAATAGATAG
<i>Paroreomyza montana</i>	TCACCAAGACGATCTATTACGCTACACCAAGGAGGATGGCACTCCCACTGGTATATCCACTTGACAG
<i>Loxioides bailleui</i>	TCACCAAGACGCTTACTACGCCAACCTACCGCGAGAGAGCACTCCCGGTGGTATATCTCACTTGATAG
<i>Telespiza cantans</i>	TCACCAAGACGGTTCACATACCAACCAAGTGAGAGAGCACTCANNNNNGGTATATCTCACTTTACAG
<i>Hemignathus parvus</i>	TCACCAAGACGACTTATTGTATCAA-CCAAGAGAGANNNGCACTCCCACTGGTATAGATCTCTTGACAG
<i>Hemignathus kawaiensis</i>	TCACCAAGACGACTTATTATACCAACCAAGAGAAAGAGCACTCCCACTGGTATAGATCTCTTGACAG
<i>Himatione sanguinea</i>	TGCTTAGACGCTTATTACGCTAAACCATCACAGANNNGCACTACTGTTGGTCTCTCTTGACAG
<i>Melamprosops phaeosoma</i>	TCACCAAGACACCTTCTTATGTTCCATCAAGAGAGANNNGCACNNNNNNNGGTATAGCTTCTTGACAG



6. Los relojes moleculares se basan en comparaciones del número de _____ entre especies.
7. La cladística se basa en _____.
 - a. reconstruir la filogenia
 - b. realizar un análisis de parsimonia en varios cladogramas
 - c. diferentes caracteres entre especies
 - d. todos los anteriores
8. En los árboles evolutivos, cada punto de ramificación representa _____.
 - a. un linaje único
 - b. una extinción
 - c. una divergencia
 - d. una radiación adaptativa
9. En los cladogramas, los grupos hermanos _____.
 - a. realizan endogamia
 - b. son de la misma edad
 - c. están representados por nodos
 - d. son miembros de la misma familia
10. Relaciona los términos de la columna de la izquierda con la descripción más adecuada.

_____ filogenia	a. conjuntos dentro de conjuntos
_____ cladograma	b. historia evolutiva
_____ genes homeóticos	c. brazo humano y ala de ave
_____ estructuras homólogas	d. similares a través de diversos taxa
_____ reloj molecular	e. medida de mutación neutra
_____ estructuras análogas	f. alas de insecto y de ave

■ Visita [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.



Figura 19.17 Polidactilia. Algunos tipos de mutaciones ocasionan la presencia de dedos adicionales en las manos o en los pies. Con frecuencia, el dígito adicional es un duplicado de otro dígito.

Pensamiento crítico

1. Algunas personas aún se refieren a las especies como “primitivas” o “avanzadas”. Por ejemplo, dicen que los musgos son primitivos y las plantas con flores son avanzadas, o que los cocodrilos son primitivos y que los mamíferos son avanzados. ¿Por qué es incorrecto referirse a un taxón moderno como primitivo?
2. La polidactilia es un trastorno hereditario caracterizado por la presencia de dígitos adicionales en manos o pies (sección 12.7 y figura 19.17). Este trastorno es provocado por mutaciones de ciertos genes. ¿En qué familia de genes ocurren estas mutaciones?
3. Construye un cladograma a partir de los siguientes objetos:



El origen de la vida y la evolución temprana

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Buscando seres vivos en sitios extraños

En la década de 1960, el microbiólogo Thomas Brock comenzó a buscar señales de vida en manantiales cálidos y fríos en el Parque Nacional de Yellowstone (figura 20.1). Encontró células microscópicas, incluyendo *Thermus aquaticus*. Este procarionte vive en aguas extremadamente calientes a temperaturas de alrededor de 80 °C (176 °F).

Los trabajos de Brock produjeron resultados inesperados: primero, condujeron a los investigadores a temas que permitieron el descubrimiento de un gran dominio de seres vivos: Archaea. Segundo, condujeron a una manera más rápida de copiar el ADN y obtener cantidades útiles. Las *T. aquaticus* tienen polimerasa de ADN resistente al calor que les permite replicar su ADN a temperaturas tan altas que desnaturalizarían a la mayor parte de las enzimas. Los investigadores actualmente emplean una versión sintética de polimerasa de ADN de *T. aquaticus* en la reacción en cadena de polimerasa o PCR. Como se explicó en la sección 16.2, los biotecnólogos emplean la PCR para fabricar muchas copias de una porción específica de ADN.

Alentados por el descubrimiento de Brock, los científicos comenzaron a explorar entornos agrestes en busca de nuevas formas de vida y encontraron especies que toleran niveles extraordinarios de temperatura, pH, salinidad y presión. Por ejemplo, algunos procariontes están adaptados a vivir en aguas sobrecalentadas cerca de manantiales hidrotérmicos del fondo del mar. ¡Una de esas especies puede desarrollarse a ¡121 °C (249 °F)! Otros procariontes pueden vivir en hielo glacial que nunca se descongela. Otros más habitan en arroyos ácidos donde el pH es cercano a cero, o en lagos muy alcalinos.

Los seres vivos también se encuentran por debajo de la superficie de la Tierra. El *Bacillus infernus* vive a 75 °C (167 °F) sobre rocas, a 3 km de profundidad en la región de Virginia, Estados Unidos. El nombre de esta especie significa "bacteria del infierno". Se han descubierto otras especies de procariontes a profundidad similar sobre rocas en las minas de Sudáfrica y Canadá.

Algunas células eucariontes también sobreviven en condiciones extremas. Las células de algas pueden colorear de rojo el hielo glacial o crecer en manantiales ácidos calientes. Las células fotosintéticas llamadas diatomeas habitan en lagos salinos, en condiciones en las que la mayor parte de los seres vivos se secarían y morirían. Los protistas flagelados llamados euglenoides nadan en las aguas del lago Berkeley Pit. Este lago contaminado con metales ácidos en Montana es uno de los sitios más tóxicos en Estados Unidos.

¿Para qué mencionamos todos estos ejemplos extremos? Simplemente porque los seres vivos pueden adaptarse a casi cualquier entorno que tenga fuentes de carbono y energía.

En este capítulo te introduciremos a la formación de la Tierra y los orígenes químicos de los seres vivos. El cuadro que dibujaremos servirá de marco a la siguiente unidad, donde te llevaremos a lo largo de las líneas de descendientes hasta el rango actual de biodiversidad.

La ciencia no puede comprobar cómo surgieron los seres vivos, pero sí probar hipótesis sobre lo que podría haber ocurrido. Como verás, la vida es una continuación de la historia física y química del Universo y del planeta Tierra.



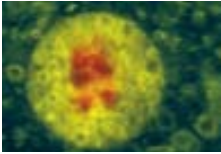
¡Mira el video! **Figura 20.1** Thomas Brock buscando seres vivos en un manantial caliente del Parque Nacional de Yellowstone. La micrografía insertada muestra una de las especies de bacterias residentes llamada *Thermus aquaticus*. Para los investigadores del ADN recombinante, sus enzimas resistentes al calor son de suma utilidad.

Conceptos básicos



Origen de los compuestos orgánicos

Cuando la Tierra se formó por primera vez hace más de cuatro mil millones de años, las condiciones eran demasiado difíciles para soportar la vida. Con el transcurso del tiempo, la corteza se enfrió y se formaron los mares. Los compuestos orgánicos del tipo que se encuentran en las células vivas quizá se hayan autoensamblado en los mares o llegado a la Tierra en meteoritos. [Sección 20.1](#)



Origen de las células

En todas las células vivas, las proteínas catalizan reacciones metabólicas, una membrana plasmática recubre a la célula y el ADN es la molécula de la herencia. Los experimentos de laboratorio permiten comprender cómo pudieron haber evolucionado los componentes celulares y los procesos de la célula. [Sección 20.2](#)



Evolución temprana

Las primeras células eran procariontes. Los eucariontes surgieron tras la evolución de la vía no cíclica de la fotosíntesis en algunos procariontes, la cual emitió oxígeno a la atmósfera. Las mitocondrias y cloroplastos son descendientes de las bacterias que vivían en otras células. [Secciones 20.3-20.5](#)



Vida extraterrestre

Los astrobiólogos estudian el origen y la evolución de la vida sobre la Tierra y en otros sitios en el Universo. [Sección 20.6](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo aplicarás tus conocimientos sobre los elementos (2.1) y los compuestos orgánicos (3.1), haciendo particular énfasis en los ácidos nucleicos (3.7) y la síntesis de proteínas (14.1-14.4).
- Consideraremos el origen de los procariontes y eucariontes (4.4, 4.6) y características como la membrana celular (5.1), el núcleo y otros organelos (4.8-4.11). Recordarás los mecanismos de la fotosíntesis (7.3).
- Al revisar la línea de tiempo de la historia de la Tierra (17.7), será de utilidad tener conocimiento sobre la formación de fósiles (17.5, 17.6) y los relojes moleculares (19.4).

¿Por qué opción votarías? La abundancia de vida en entornos extremos de la Tierra sugiere que tal vez haya vida en Marte por debajo de la superficie. Esto podría investigarse muestreando el suelo marciano y trayéndolo a la Tierra para estudiarlo. ¿Representa algún riesgo este plan? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

■ El conocimiento de la química y de la física modernas forman la base de las hipótesis científicas acerca de eventos tempranos en la historia de la Tierra.

■ Conexiones con Elementos 2.1, Compuestos orgánicos 3.1.

El origen del Universo y nuestro sistema solar

Según el **modelo del big bang** o gran estallido, el Universo se inició en un instante en el cual toda la materia y la energía comenzó a distribuirse repentinamente hacia fuera, partiendo de un solo punto. La evidencia de que todas las galaxias conocidas (grupos de estrellas) se desplazan alejándose unas de otras apoya este modelo. Es como si el Universo estuviera inflándose como un globo. Al medir el desplazamiento de las galaxias y trabajar hacia atrás, los científicos han estimado que el gran estallido y la expansión se iniciaron de 13 a 15 mil millones de años atrás.

El modelo del big bang propone que los elementos simples como hidrógeno y helio se formaron a los pocos minutos del nacimiento del Universo. Después, con el transcurso de millones de años, la gravedad unió estos gases y se condensaron para formar las estrellas (figura 20.2). Las reacciones nucleares en el interior de las estrellas produjeron elementos más pesados. La abundancia de helio e hidrógeno en el Universo, aunada a la escasez relativa de ele-

mentos más pesados, es congruente con las predicciones del modelo del big bang.

Las explosiones de las primeras estrellas gigantes dispersaron materiales, a partir de los cuales se formaron galaxias. Según cierta hipótesis, nuestra galaxia se inició como una nube de desechos de billones de kilómetros de ancho. Parte de esos desechos sirvieron como material para las estrellas de la galaxia. Las observaciones de las estrellas y las mediciones de la brillantez y tamaño del Sol de nuestra Vía Láctea sugieren que comenzó a existir hace alrededor de cinco mil millones de años.

De primera instancia, una nube de polvo y desechos rodeaba el Sol (figura 20.3a). Los planetas se iniciaron cuando se produjeron choques entre las rocas que orbitaban alrededor del Sol (asteroides), dando lugar a objetos rocosos de mayor tamaño. A medida que estos objetos preplanetarios se hicieron más pesados, ejercieron mayor fuerza de gravedad y atrajeron más material. Con el tiempo, hace alrededor de 4,600 millones de años, este proceso dio lugar a la Tierra y demás planetas de nuestro sistema solar.

Condiciones de la Tierra temprana

La formación de planetas no limpió todos los desechos que giraban en torno al Sol, de modo que la Tierra temprana recibía una lluvia constante de meteoritos sobre su superficie fundida. Además, brotaba roca fundida y gases de sus volcanes. Los gases liberados por estos volcanes fueron la principal fuente de la atmósfera temprana.

¿Cómo era la atmósfera primitiva de la Tierra? Los estudios de erupciones volcánicas, meteoritos, rocas antiguas y otros planetas nos dan indicios, y sugieren que el aire contenía vapor de agua, dióxido de carbono y nitrógeno e hidrógeno gaseosos. Sin embargo, es muy probable que la primera atmósfera de la Tierra no tuviera oxígeno gaseoso, ya que el registro geológico muestra que el hierro de las rocas no comenzó a combinarse con oxígeno y formar óxidos sino mucho después en la historia de la Tierra.

Si hubiera habido oxígeno libre en abundancia, los compuestos orgánicos necesarios para la vida no se hubieran formado y persistido. Si hubiera habido oxígeno gaseoso, hubiera reaccionado con los compuestos orgánicos inactivándolos tan pronto se formaran.

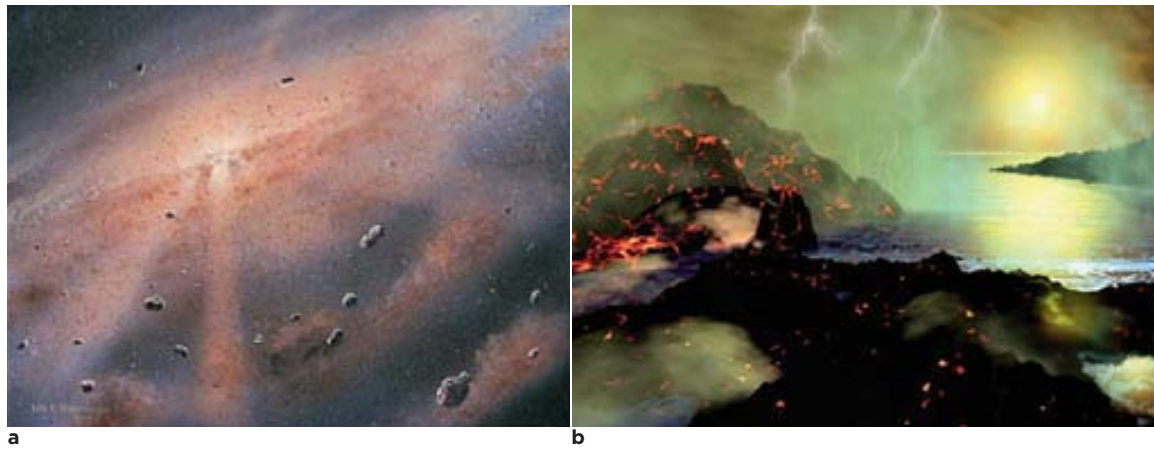
De primera instancia, el agua que caía sobre la superficie fundida de la Tierra se evaporaba de inmediato; pero a medida que esta superficie se enfrió, se formaron rocas. Posteriormente, las lluvias lavaron las sales minerales de esas rocas y sales lixiviadas se acumularon en los primeros mares. En este sitio se inició la vida (figura 20.3b).



Figura 20.2 Sitio donde se están formando estrellas: columnas de polvo y gases de la nebulosa Águila, fotografiadas por el telescopio espacial Hubble en 1995. Este telescopio fue nombrado así en honor al astrónomo Edwin Hubble. Su descubrimiento del Universo en expansión suministró la primera evidencia en apoyo al modelo del big bang.

Figura 20.3

(a) Posible apariencia de la nube de polvo, gases, roca y hielo en torno al Sol en los primeros tiempos. (b) Ilustración de un artista de la apariencia de la Tierra en etapa temprana.



Origen de los bloques constitutivos de la vida

Hasta comienzos de la década de 1800, los químicos creían que las moléculas orgánicas poseían una “fuerza vital” especial que sólo podía provenir de organismos vivos. Entonces, en 1825, un químico alemán sintetizó la urea, una molécula que se encuentra en la orina. Más adelante, otro químico sintetizó la alanina, un aminoácido. Estas reacciones sintéticas comprobaron que era posible obtener moléculas orgánicas a partir de mecanismos inertes.

¿Sería posible que los aminoácidos y otros bloques constitutivos de los seres vivos se hubieran formado espontáneamente en la Tierra temprana? En la década de 1950, un estudiante llamado Stanley Miller realizó un experimento para probar esta hipótesis. Colocó los gases que se creía estuvieron presentes en la atmósfera primitiva de la Tierra en una cámara de reacción (figura 20.4). Mantuvo la mezcla circulando y le lanzó chispas para simular rayos. En menos de una semana, había aminoácidos, azúcares y otros compuestos orgánicos presentes en la mezcla.

Desde el experimento de Miller, los investigadores han revisado sus conceptos sobre los gases presentes en la atmósfera primitiva de la Tierra. Miller y otros han repetido su experimento empleando diferentes gases y agregando distintos ingredientes a la mezcla. En ciertas condiciones se forman aminoácidos con facilidad. También se ha demostrado que la adenina, una base nucleotídica, se forma espontáneamente bajo ciertas condiciones.

Los científicos continúan el debate respecto a cómo eran las condiciones en la Tierra temprana. Nunca podremos afirmar con certeza que los bloques constitutivos de la vida se formaron espontáneamente en este planeta. Sólo podemos decir que dicho escenario es plausible, dados nuestros conocimientos de química.

Según otra hipótesis, los compuestos orgánicos simples que servían como bloques constitutivos para la primera vida se formaron en el espacio exterior. Esta hipótesis se fundamenta en la presencia de aminoácidos en las nubes interestelares y meteoritos ricos en carbono que descienden sobre la Tierra.

Sin importar que los primeros compuestos orgánicos pequeños se hayan formado sobre la Tierra o llegado a ella

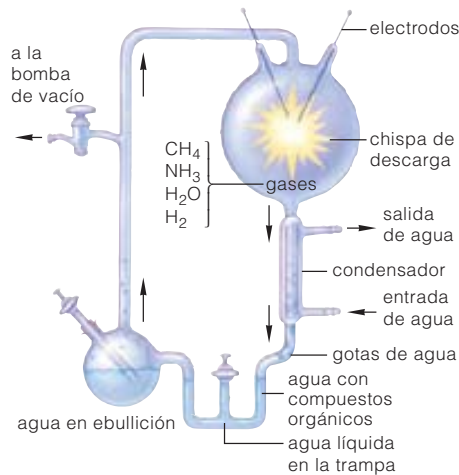


Figura 20.4

Animada Diagrama del aparato que Stanley Miller empleó para probar la posibilidad de que se hubieran formado compuestos orgánicos espontáneamente en los inicios de la Tierra. Miller hizo circular vapor de agua, hidrógeno gaseoso (H_2), metano (CH_4) y amoníaco (NH_3) en una cámara de gas para simular la atmósfera primitiva. Las chispas de un electrodo simulaban rayos.

en meteoritos, aún existen preguntas. ¿Dónde y cómo se ensamblaron las pequeñas unidades orgánicas para producir proteínas, fosfolípidos y carbohidratos complejos? Dichos polímeros no pueden formarse a partir de bajas concentraciones de subunidades. ¿De qué manera se concentraron estas subunidades? Consideremos algunas posibles respuestas en la siguiente sección.

Para repasar en casa

¿Qué hipótesis respecto al origen del Universo, de nuestro planeta y de los bloques constitutivos de la vida consideran los científicos que cuenta con más apoyo?

- El Universo se inició en un instante con una gran explosión (big bang) hace aproximadamente 13 a 15 mil millones de años. Aún continúa en expansión.
- La Tierra se formó a partir de material que orbitaba en torno al Sol. La atmósfera primitiva de la Tierra provino de gases liberados por los volcanes. Tenía bajo contenido de oxígeno.
- Las pequeñas moléculas orgánicas que sirvieron como bloques constitutivos para los seres vivos pueden formarse a partir de mecanismos inertes. Los aminoácidos se forman en cámaras de reacción diseñadas para simular las condiciones de la Tierra temprana y también están presentes en algunos meteoritos.

20.2 ¿Cómo surgieron las células?

- Nunca sabremos con certeza cómo surgieron las primeras células, pero podemos investigar los posibles pasos del curso hacia los seres vivos.
- Enlaces con Ácidos nucleicos 3.7, Membranas 5.1, Cofactores 6.3, Modificaciones de la transcripción 14.3, Traducción 14.4.

Origen de las proteínas y el metabolismo

El metabolismo y la replicación genética se limitan a lo siguiente: un grupo de moléculas que interaccionan fabrican copias de sí mismas una y otra vez empleando diferentes moléculas como “materia prima” para las reacciones.

En la actualidad, las proteínas llamadas enzimas son las más importantes en el metabolismo. Según cierta hipótesis, las primeras proteínas se ensamblaron sobre planicies ricas en arcilla que se encontraban al borde del mar (figura 20.5a). Las partículas de arcilla poseen una carga ligeramente negativa, de modo que los aminoácidos con carga positiva disueltos en el agua de mar tienden a pegarse a ellas. Si la arcilla queda expuesta durante la marea baja, la evaporación podría haber concentrado los aminoácidos aún más. La energía solar podría haber ocasionado que los aminoácidos se unieran entre sí. Algunos experimentos apoyan esta hipótesis de la matriz de arcilla. Al exponerse a condiciones diseñadas para simular las planicies costeras junto al mar, los aminoácidos se unen entre sí formando cadenas similares a las de las proteínas.

Según otra hipótesis, vías metabólicas simples evolucionaron en **ventilas hidrotermales**. El agua supercaliente rica en minerales sale por la fuerza de estas fisuras en el fondo marino a alta presión. Los sulfuros tanto de hierro como de hidrógeno y otros minerales se asientan fuera del agua y se acumulan como depósitos cerca de estas ventilas (figura

20.5b). Quizá estos minerales fomentaron la formación de compuestos orgánicos a partir de dióxido de carbono y otras moléculas disueltas en agua. Los cofactores de sulfuro de hierro actúan de este modo ayudando a las enzimas que se encuentran en las células modernas (sección 6.3).

Los investigadores han simulado las condiciones de las rocas en ventilas hidrotermales. Estas rocas están recubiertas por diminutas cámaras aproximadamente del tamaño de una célula (figura 20.5c). El sulfuro de hierro en las paredes de estas cámaras experimentales se comporta como cofactor, al donar hidrógeno y electrones al dióxido de carbono disuelto, y formar moléculas orgánicas que se concentran en el interior de cámaras.

Origen de la membrana plasmática

Todas las células modernas tienen una membrana plasmática formada por lípidos y proteínas (sección 5.1). Desconocemos si los primeros agentes del metabolismo estaban recubiertos de membrana. Según cierta hipótesis, una membrana se transformó en el límite exterior de las protocélulas. Una **protocélula** se define como cualquier saco recubierto de membrana que contiene moléculas que captan la energía, concentra materiales, realiza metabolismo y se replica a sí misma.

Las formaciones espontáneas de estructuras saculares en condiciones experimentales demuestran la posible formación de las protocélulas. En simulaciones de planicies costeras bañadas de sol, los aminoácidos forman largas cadenas. Al humedecerse, estas cadenas se ensamblan como estructuras similares a vesículas con líquido en el interior (figura 20.6a). Una mezcla de ácidos grasos y alcoholes se autoensambla en sáculos alrededor de pedacitos de arcilla (figura

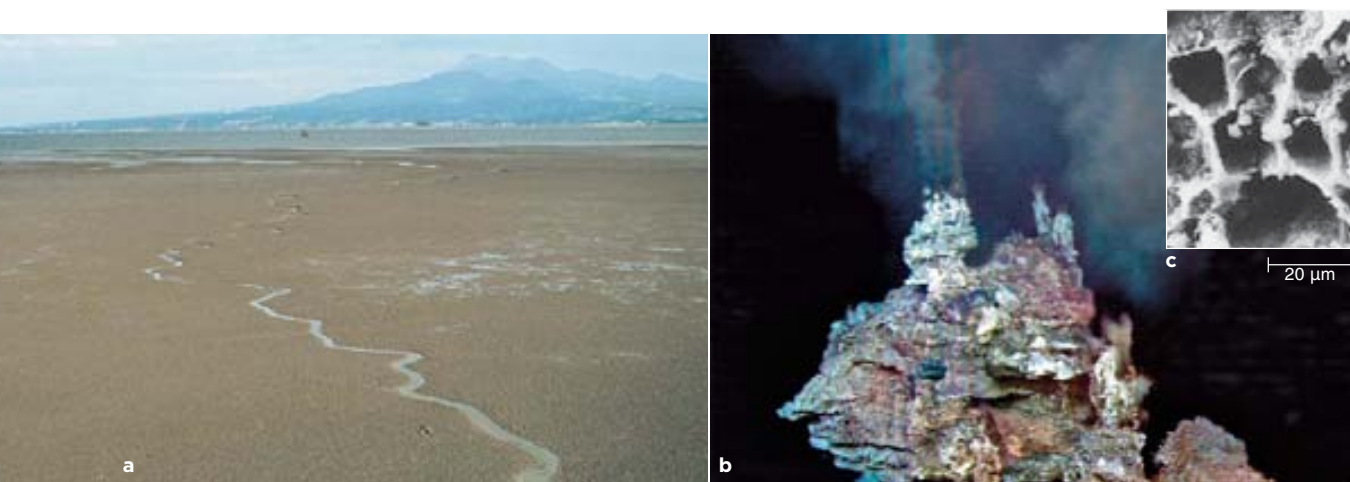
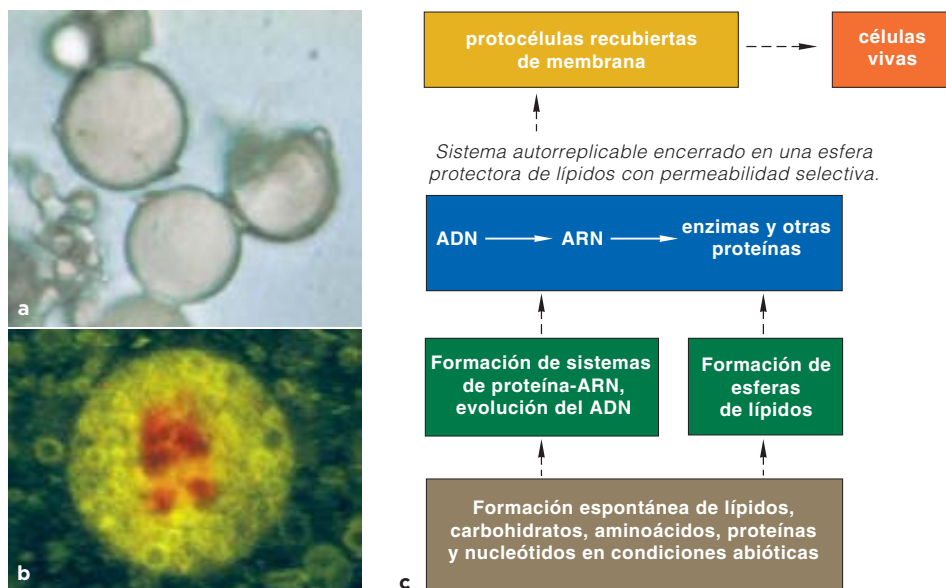


Figura 20.5 ¿De dónde provinieron los primeros compuestos orgánicos complejos? Dos posibilidades son: (a) planicies de arcilla en la zona costera, y (b) rocas de sulfuro de hierro en ventilas hidrotermales en las profundidades del océano. (c) Simulaciones de laboratorio en condiciones similares a las ventilas del fondo del océano producen rocas recubiertas con cámaras del tamaño de una célula. Según cierta hipótesis, dichas cámaras podrían haber servido como entornos protegidos, en los cuales se acumularon compuestos orgánicos y se efectuaron reacciones. Los cofactores de sulfuro de hierro en células vivas podrían ser un legado de tales eventos.

Figura 20.6 Modelos formados en el laboratorio de protocélulas que tal vez hayan precedido el surgimiento de las células. **(a)** Vesículas con permeabilidad selectiva y membrana externa de proteínas fueron formadas calentando aminoácidos, después humectando las cadenas protéicas resultantes. **(b)** Partícula de arcilla recubierta de ARN (teñido de rojo) encerrado en una membrana simple compuesta por ácidos grasos y alcoholes (verdes). La arcilla rica en minerales promueve la unión de formas vesiculares de este tipo y cataliza la formación de cadenas de ARN a partir de nucleótidos libres. **(c)** Una hipótesis del paso de productos químicos inertes a células vivas.



20.6b). Finalmente, recuerda que cuando se mezclan fosfolípidos con agua se forma una bicapa de lípidos. Esta bicapa es la base estructural de todas las membranas celulares.

Origen del material genético

En todas las células modernas, el ADN es el material genético. Las células transmiten copias de su ADN a los descendientes, que emplean las instrucciones codificadas en ese ADN para construir proteínas. Algunas de éstas ayudan a la síntesis del nuevo ADN, el cual es transmitido a las células descendientes, y así sucesivamente. La síntesis de proteínas depende del ADN, que a su vez está constituido por proteínas. ¿Cómo se inició este ciclo?

En la década de 1960, Francis Crick y Leslie Orgel se dedicaron a resolver este dilema y sugirieron que tal vez el ARN haya sido la primera molécula informativa. Desde entonces, la evidencia a favor de un **mundo primitivo de ARN** (momento en que el ARN almacenaba información genética y funcionaba como enzima en la síntesis de proteínas) se ha acumulado.

Algunos ARN aún sirven como enzimas en las células vivas. Un ARNr (ARN ribosomal) en los ribosomas cataliza la formación de enlaces peptídicos durante la síntesis de proteínas (sección 14.4). Sabemos, por la determinación de la secuencia del ADN, que los ARN ribosomales de los eucariotes se asemejan a los de los procariontes; los ribosomas no han cambiado mucho a lo largo del tiempo evolutivo. Esto sugiere que la función catalítica del ARN evolucionó en una etapa temprana de la historia de la vida.

El descubrimiento de otros ARN catalíticos, conocidos como **ribozimas**, también apoya la hipótesis del mundo del ARN. Las ribozimas naturales cortan y empalman ARN como parte del procesamiento de la transcripción (sección 14.3). En el laboratorio, los investigadores fabricaron ripo-

zimas sintéticas autorreplicables que se copian a sí mismas al ensamblar nucleótidos libres. No se sabe con certeza si ese tipo de ribozimas pudo haberse formado espontáneamente en la Tierra primitiva.

Otro aspecto se refiere a la desaparición del mundo del ARN. Si los primeros sistemas genéticos autorreplicables se basaban en el ARN, ¿por qué todas las células modernas emplean ADN? Quizá esto se deba a la estructura del ADN. En comparación con el ARN de cadena única, el ADN de doble cadena es menos susceptible a rupturas. Un cambio de ARN a ADN habría hecho posibles genomas más estables y de mayor tamaño.

Según otra hipótesis, el cambio de ARN a ADN tal vez haya protegido algunos sistemas de replicación temprana contra virus que se insertaban en su ARN. Estos virus no podrían atacar el genoma basado en ADN sin evolucionar con nuevas enzimas. Hasta que esta evolución viral tuviera lugar, los sistemas con base en ADN tendrían una ventaja.

Para repasar en casa

¿Será posible que las características de las células se hubieran originado a partir de procesos inertes?

- Todas las células vivas efectúan reacciones metabólicas, cuentan con una membrana plasmática y pueden autorreplicarse.
- La concentración de moléculas en partículas de arcilla o diminutas cámaras rocosas cerca de ventilas hidrotermales quizá haya ayudado a iniciar reacciones metabólicas.
- Estructuras similares a vesículas con membrana externa se forman espontáneamente cuando algunas moléculas orgánicas se mezclan con agua.
- Un sistema para la herencia basado en ARN tal vez haya precedido a los sistemas basados en ADN.

20.3 Evolución temprana de los seres vivos

- Los fósiles y las comparaciones moleculares entre los organismos modernos nos informan sobre la historia temprana de los seres vivos.
- Conexiones con Células procariontes y eucariontes 4.4, 4.6, Fotosíntesis 7.3, Fósiles 17.5, 17.6, Relojes moleculares 19.4.

La edad de oro de los procariontes

¿Qué antigüedad tiene la vida en la Tierra? Diferentes métodos dan distintas respuestas. Si usamos las mutaciones acumuladas como reloj molecular (sección 19.4) obtenemos indicios de que el último ancestro común universal vivió hace unos 4,300 millones de años. Filamentos microscópicos de Australia, que podrían ser células fósiles, datan de hace 3,500 millones de años (figura 20.7a). Los microfósiles de otro lugar de Australia indican que algunas células vivían en torno a ventilas hidrotermales en el fondo del mar 3,200 millones de años antes.

El tamaño y la estructura de las primeras células fósiles sugieren que eran procariontes (sección 4.4). Además, las comparaciones de secuencia genética entre organismos vivos ubican a los procariontes cerca de la base del árbol de la vida. Había poco oxígeno en el aire y en el mar hace 3 mil millones de años, de modo que los primeros procariontes sin duda eran anaerobios. Probablemente usaban dióxido de carbono disuelto como fuente de carbono y los iones minerales como fuente de energía.

Los procariontes modernos pertenecen a dos dominios: Archaea y Bacteria (sección 4.4). Por las diferencias genéticas entre los miembros de estos grupos que hoy existen, los investigadores estiman que se ramificaron a partir de un ancestro común hace alrededor de 3,500 millones de años.

Después de esta divergencia, en un linaje bacteriano evolucionó un nuevo modo de nutrición: la fotosíntesis. ¿Cómo surgió dicha maquinaria? Una hipótesis sugiere que algunas bacterias antiguas tenían un pigmento que detectaba la energía calorífica y les ayudaba a ubicar ventilas hidrotermales ricas en minerales de los cuales dependían. Posteriormente, las mutaciones permitieron que el pigmento captara energía luminosa en vez de detectar calor. Las ventilas hidrotermales emiten un poco de energía luminosa, que los primeros fotosintetizadores emplearon para suplementar su metabolismo anaerobio. Después, los descendientes de las células fotosintéticas que vivían en ventilas colonizaron las aguas iluminadas por el Sol. Allí emplearon la fotosíntesis y se ramificaron en muchos linajes.

¿Con qué datos se cuenta para apoyar esta hipótesis? Algunas bacterias modernas realizan la fotosíntesis empleando la luz de ventilas hidrotermales. Como la mayor parte de las bacterias fotosintéticas modernas, las que viven en las ventilas forman ATP mediante la vía cíclica, en la cual no se produce oxígeno.

La vía no cíclica de la fotosíntesis, en la que sí se produce oxígeno, evolucionó a partir de un solo linaje bacteriano: las cianobacterias (figura 20.7b,c), que constituyen una ramificación relativamente reciente del árbol de la familia de las bacterias, de modo que la fotosíntesis no cíclica presumiblemente surgió a través de mutaciones que modificaron la vía cíclica.

Cuando se inició la era Proterozoica hace 2,500 millones de años, las cianobacterias y otras bacterias fotosintéticas crecieron en forma de densos tapices en el mar que atrapaban minerales y sedimentos. Con el transcurso de muchos años, el crecimiento continuo de las células y los depósitos minerales formaron estructuras en capas con forma de domo

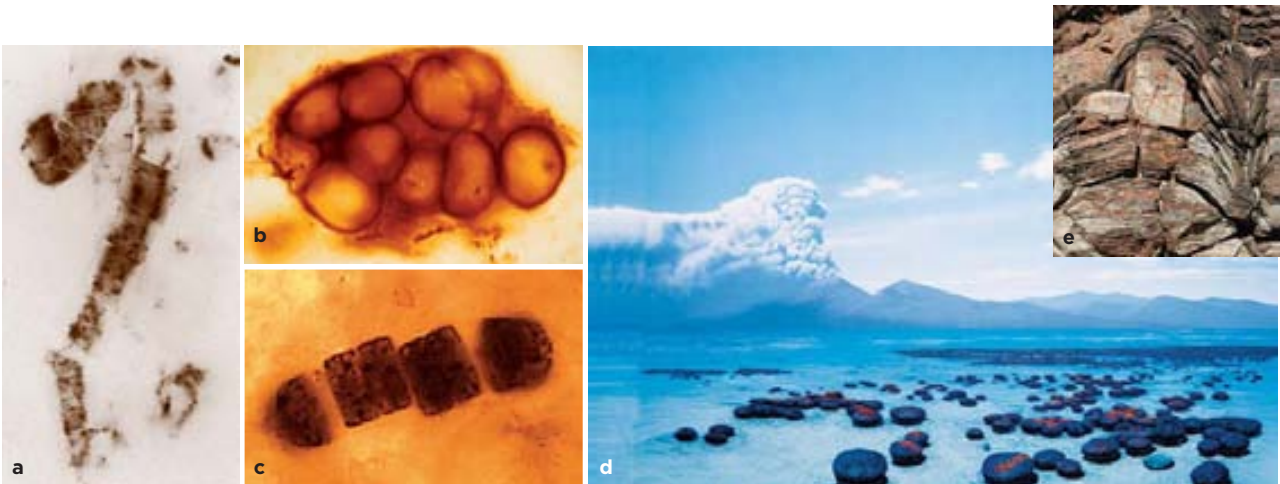
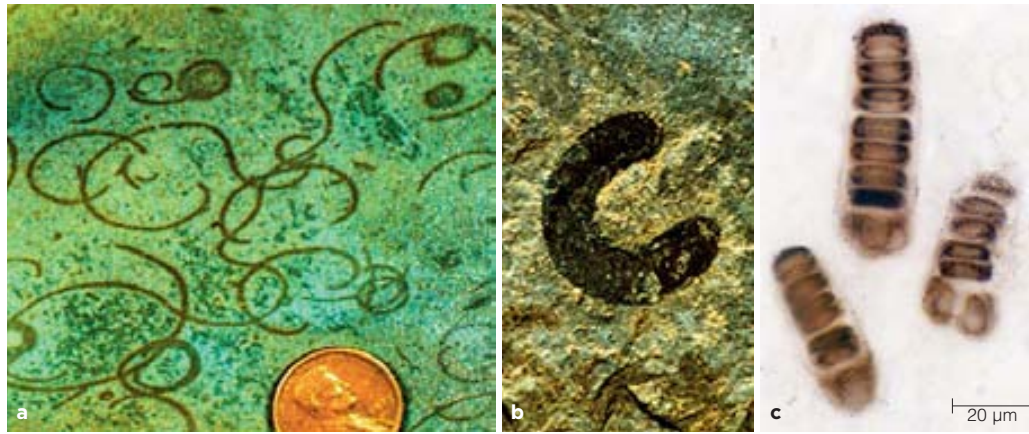


Figura 20.7 Células procariontes fósiles. (a) Una rama de lo que podrían ser células procariontes data de hace 3,500 millones de años. (b,c) Fósiles de dos tipos de cianobacterias que vivieron hace 850 millones de años en Bitter Springs, Australia. (d) Ilustración de un artista de los estromatolitos en un mar antiguo. (e) Corte transversal en un estromatolito fosilizado muestra las capas de materiales. Cada capa se formó cuando un tapete de células procariontes vivas atrapó sedimentos. Las células descendientes crecieron sobre la capa de sedimentos, después atraparon más sedimentos y formaron la siguiente capa.

Figura 20.8 Fósiles de algunos eucariontes primitivos.

(a) Una de las especies eucariontes más antiguas que se conocen, *Grypania spiralis*, la cual vivió hace unos 2,100 millones de años. Esas colonias fósiles son suficientemente grandes para verse a simple vista. (b) *Tawuia* quizá era un alga primitiva. (c) Fósiles de un alga roja, *Bangiomorpha pubescens*. Esta especie multicelular vivió hace 1,200 millones de años. Las células estaban especializadas; algunas formaban una base para anclar el cuerpo, mientras que otras producían esporas sexuales.



llamadas **estromatolitos** (figura 20.7d,e). Dichas estructuras aún se forman en mares poco profundos en la actualidad. La abundancia de estromatolitos aumentó en gran medida durante la era Proterozoica. Las poblaciones de cianobacterias aumentaron y también su producto de desecho: el oxígeno gaseoso, el cual comenzó a acumularse en las aguas y la atmósfera de la Tierra. ¿Te suena conocido? Así continuaremos con la historia iniciada en el capítulo 8.

La atmósfera rica en oxígeno tuvo tres consecuencias importantes:

Primero, el oxígeno impidió el autoensamblaje de compuestos orgánicos complejos, de modo que ya no se pudo formar vida espontáneamente a partir de materia inerte.

Segundo, la respiración aerobia evolucionó y se transformó en la principal ruta para liberación de energía, que requiere de oxígeno y produce ATP (sección 8.1). En comparación con otras vías para liberación de energía, la respiración aerobia es mucho más eficiente. Más tarde cumplió con las altas necesidades energéticas de los eucariontes multicelulares.

Tercero, a medida que el oxígeno enriqueció la atmósfera, se formó una capa de ozono, que impide que las radiaciones UV del Sol lleguen a la superficie de la Tierra. La radiación UV puede provocar daños en el ADN. Sin una capa de ozono para protegerla, los seres vivos no hubieran podido comenzar a vivir sobre la Tierra.

El surgimiento de los eucariontes

En la era Proterozoica, los precursores de las células eucariontes se dividieron a partir de los linajes de arqueas. Las rocas de 2,800 millones de años de antigüedad presentan trazas de lípidos, como los que sintetizan los eucariontes modernos. Los fósiles eucariontes más antiguos descubiertos hasta la fecha datan de hace 2,100 millones de años (figura 20.8a,b).

Como sabes, los organelos son características que definen a las células eucariontes (sección 4.6). ¿Cuál fue su origen? En la siguiente sección presentamos algunas hipótesis. Otra pregunta: ¿cómo se adaptan los eucariontes primitivos a los árboles evolutivos? La primera especie que podemos asignar a cualquier grupo moderno es *Bangiomorpha*

pubescens, un alga roja que vivió hace unos 1,200 millones de años (figura 20.8c). Esta alga multicelular tenía estructuras especializadas. Algunas de las células ayudaban a su anclaje, mientras que otras producían dos tipos de esporas sexuales. Apparently, *B. pubescens* fue uno de los primeros organismos que se reprodujeron por vía sexual.

Tras dominar los océanos del mundo por miles de millones de años, los estromatolitos comenzaron a declinar hace alrededor de 750 millones de años. El surgimiento de algas competidoras y los cambios en la composición mineral en el agua de mar probablemente desempeñaron cierto papel. Los nuevos organismos evolucionados que consumían bacterias tal vez también hayan contribuido a la declinación de los estromatolitos.

Hasta el momento, los primeros fósiles animales conocidos datan de hace 570 millones de años. Estos animales tempranos medían menos de 1 mm de ancho y compartían el océano con bacterias, arqueas, hongos y protistas, incluyendo el linaje de algas verdes que más tarde darían lugar a las plantas terrestres.

La diversidad animal aumentó en gran medida durante una gran radiación adaptativa en el Cámbrico, hace 543 millones de años. Cuando ese periodo terminó, todos los principales linajes animales, incluyendo los vertebrados (especies con columna vertebral) ya estaban representados en los mares.

Para repasar en casa

¿Cómo era la vida primitiva y cómo modificó la Tierra?

- La vida surgió hace unos tres o cuatro mil millones de años: probablemente era anaerobia y procarionte.
- Una divergencia temprana separó a los ancestros de las bacterias modernas del linaje que conduciría a las arqueas y a las células eucariontes.
- Las primeras células fotosintéticas eran bacterias que empleaban la vía cíclica. Posteriormente, evolucionó la vía no cíclica que produce oxígeno en las cianobacterias.
- La acumulación de oxígeno en el mar y la atmósfera detuvieron la formación espontánea de moléculas de la vida, se formó una capa protectora de ozono y alentó la evolución de organismos que desarrollaron con enorme eficiencia la respiración aerobia.

20.4 ¿De dónde provienen los organelos?

- Las células eucariontes tienen ancestros compuestos, y sus diversos componentes derivaron de diferentes ancestros procariontes.
- Conexiones con Núcleo 4.8, Sistema endomembranal 4.9, Mitocondria y cloroplastos 4.11.

Origen del núcleo, retículo endoplásmico y el aparato de Golgi

El ADN procarionte se encuentra en una región del citoplasma, pero el ADN de toda célula eucarionte reside dentro del núcleo (sección 4.8). El límite externo del núcleo, llamado cubierta nuclear, tiene una membrana continua con la del retículo endoplásmico (RE). ¿Cómo surgieron las membranas internas de las células eucariontes? Algunos procariontes podrían darnos indicios; su membrana plasmática se repliega en el citoplasma e incluye enzimas embebidas, proteínas de transporte y otras estructuras que ocupan un lugar en las reacciones del metabolismo (figura 20.9a). Repliegues similares quizá se hayan desarrollado en el ancestro de células eucariontes y se hayan hecho más elaboradas con el transcurso del tiempo.

¿Qué ventajas podría ofrecer el plegamiento interno de la membrana? Como los repliegues aumentan el área de la superficie de la membrana, queda más espacio para cualquier mecanismo metabólico incrustado en ella. Las membranas internas permiten especialización y división de trabajo. Una membrana plasmática procarionte típica tiene que realizar todas las funciones de membrana. Gracias a los repliegues, las diversas partes de la membrana se especializan estructural y funcionalmente. Otra ventaja es que estos repliegues forman regiones localizadas donde la célula puede concentrar una sustancia específica.

Los repliegues que se extendían en torno al ADN quizá hayan evolucionado para dar lugar a la cubierta nuclear (figura 20.9b). Según una hipótesis, la cubierta nuclear fue favorecida porque mantuvo los genes seguros del ADN extraño. Las bacterias modernas captan ADN de sus alrededores y reciben inyecciones de ADN de virus. Otra

alternativa es que la cubierta nuclear haya evolucionado después de la fusión de dos células procariontes. Tal vez esta membrana mantuvo separados los genomas incompatibles de las dos células.

Evolución de la mitocondria y los cloroplastos

A comienzos de la historia de la vida, las células se alimentaban mutuamente unas de otras. Algunas células tragaban otras y las digerían. Los parásitos penetraban a sus huéspedes y se alimentaban dentro de ellos. En algunos casos la presa o el parásito engullido lograba sobrevivir dentro del depredador o huésped. En el interior de esa célula de mayor tamaño se sentía protegido y contaba con un amplio suministro de nutrientes del citoplasma del huésped. Igual que él, continuaba dividiéndose y reproduciéndose.

Este tipo de interacciones constituyen la premisa en que se basa la hipótesis de la **endosimbiosis**, propuesta por Lynn Margulis y colaboradores. (*Endo-* significa dentro y *simbiosis* significa vivir juntos.) El simbiote vive toda su vida dentro del huésped, interacción que es mutuamente benéfica para ambos.

Es muy probable que la mitocondria haya evolucionado después de que una bacteria aerobia entró a una célula huésped y sobrevivió dentro de ella (figura 20.10a). La célula huésped pudo haber sido un eucarionte primitivo o una arquea. En caso de haber sido de este último tipo, tal vez después de que las dos células se fusionaron, evolucionó una membrana nuclear para proteger las enzimas y los genes de la bacteria sin interferir con la expresión de los genes de la arquea huésped.

En cualquier caso, el huésped empezó a emplear el ATP producido por su simbiote aerobio y a su vez el simbiote empezó a tomar materia prima del huésped. Con el transcurso del tiempo, los genes que especificaban proteínas iguales o similares tanto en el huésped como en el simbiote tuvieron libertad para mutar. Cuando un gen perdía sus funciones en un miembro de esta sociedad, el gen del otro las realizaba. Con el tiempo, el huésped y el simbiote fueron incapaces de vivir de manera independiente.

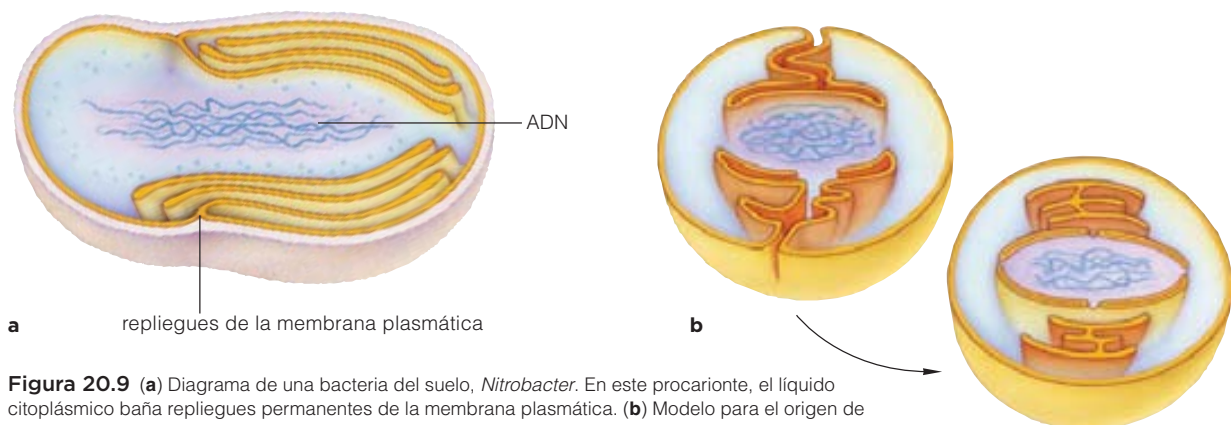


Figura 20.9 (a) Diagrama de una bacteria del suelo, *Nitrobacter*. En este procarionte, el líquido citoplásmico baña repliegues permanentes de la membrana plasmática. (b) Modelo para el origen de la cubierta nuclear y el retículo endoplásmico. En los ancestros procariontes de las células eucariontes, los repliegues de la membrana plasmática tal vez hayan evolucionado formando estos organelos.

Evidencia de endosimbiosis

Un descubrimiento fortuito realizado por el microbiólogo Kwang Jeon apoya la hipótesis de que las bacterias pueden evolucionar para formar organelos. En 1966, Jeon estudiaba la *Amoeba proteus*, una especie de protista unicelular, y por accidente, uno de esos cultivos se infectó con una bacteria en forma de bastón. Algunas amibas infectadas murieron de inmediato; otras sobrevivieron, aunque se desarrollaron con más lentitud. Intrigado, Jeon mantuvo estos cultivos infectados para ver lo que ocurría; cinco años más tarde, las amibas descendientes eran huéspedes de muchas células bacterianas, sin embargo, continuaban saludables. Al recibir fármacos para matar bacterias que por lo general no les resultaban dañinos, estas amibas murieron.

Los experimentos demostraron que las amibas ya eran endosimbióticas con las bacterias en su interior. Cuando a las amibas de cultivos no infectados se les quitaba el núcleo y se les daba el núcleo de una amiba infectada, morían, pues algo les faltaba. Cuando se incluían bacterias en el trasplante nuclear, las células receptoras sobrevivían. Estudios posteriores demostraron que las amibas infectadas habían perdido la capacidad de sintetizar una enzima esencial y dependían de las bacterias invasoras para fabricarla! Las células bacterianas se habían transformado en endosimbiontes vitales.

Las mitocondrias de las células vivas se parecen a las bacterias en tamaño y estructura (sección 4.11). La membrana interna de la mitocondria es como la membrana plasmática bacteriana. Igual que el cromosoma bacteriano, el ADN mitocondrial es un círculo con pocas regiones no codificadoras entre genes, y poco o ningún intrón. La mitocondria no replica su ADN ni se divide al mismo tiempo que la célula.

¿Será posible que los cloroplastos también se hayan originado por endosimbiosis? En un escenario, un eucarionte depredador primitivo englobó células fotosintéticas que continuaron funcionando al absorber nutrientes del citoplasma del huésped. A su vez liberaron oxígeno y azúcares a los huéspedes que respiraban de manera aeróbica y se beneficiaron como resultado.

En apoyo de esta hipótesis, los genes y las estructuras de los cloroplastos modernos se asemejan a los de las cianobacterias. Además, un cloroplasto no replica su ADN ni experimenta división al mismo tiempo que la célula.

Los protistas de agua dulce llamados glaucófitos ofrecen más indicios. *Glauco* significa verde pálido, y el nombre se refiere al color de los organelos fotosintéticos de los protistas que se parecen a las cianobacterias (figura 20.10b,c). Igual que las cianobacterias, estos organelos tienen una pared celular.

Sin importar cómo hayan surgido, las células eucariontes primitivas tenían un núcleo, un sistema endomembranal, mitocondria y —en ciertos linajes— cloroplastos. Estas células fueron los primeros protistas y, con el transcurso del tiempo, sus abundantes descendientes llegaron a incluir los linajes de protistas modernos y también las plantas, los hongos y los animales. En la siguiente sección incluimos un marco de tiempo para estos eventos evolutivos cruciales.

Para repasar en casa

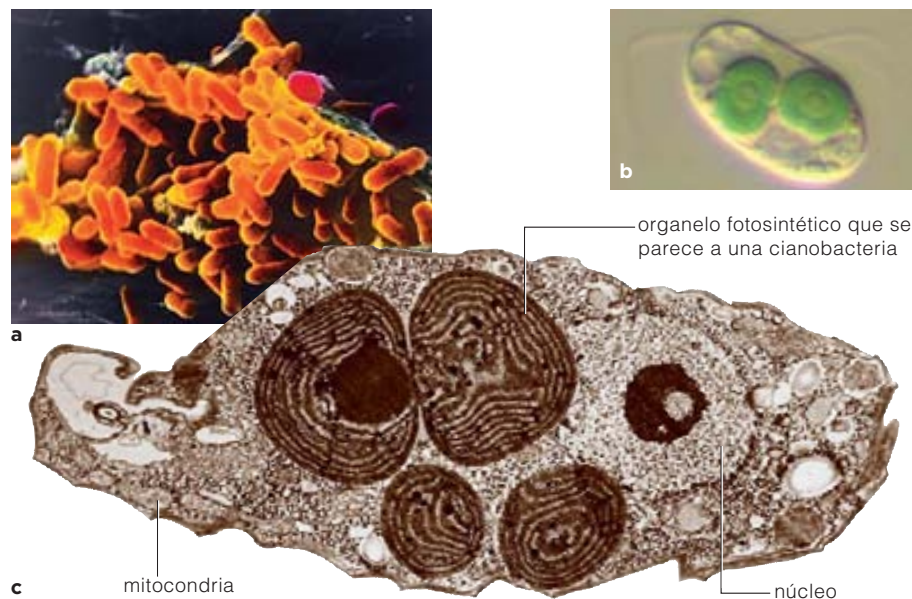
¿Cómo podrían haber evolucionado el núcleo y otros organelos eucariontes?

- El núcleo y otros organelos constituyen caracteres definitorios de las células eucariontes.
- El núcleo y el retículo endoplásmico podrían haber surgido por modificación de repliegues de la membrana plasmática.
- Las mitocondrias y los cloroplastos descendieron de bacterias que fueron presa o parásitos de células eucariontes primitivas.

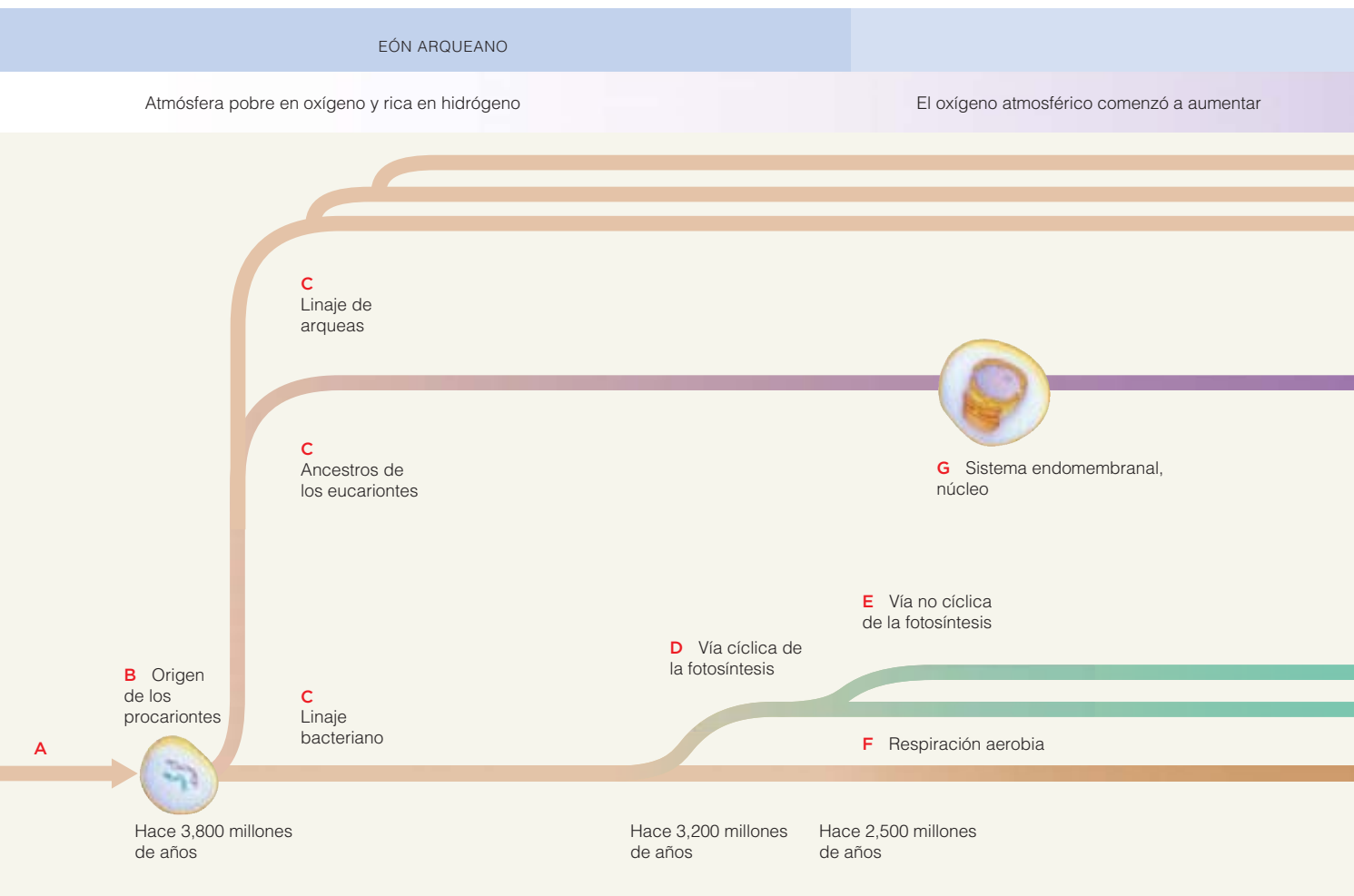
Figura 20.10 Ejemplos de diversos indicios sobre interacciones endosimbióticas antiguas.

(a) Posible apariencia de los ancestros de las mitocondrias. Genes de las mitocondrias estructuralmente más sencillas que conocemos son similares a los genes de *Rickettsia prowazekii*, una bacteria parásita que provoca el tifo. Igual que las mitocondrias, *R. prowazekii* se divide sólo dentro del citoplasma de células eucariontes. Las enzimas en el citoplasma del huésped catalizan la descomposición parcial de compuestos orgánicos, tarea que se termina dentro de la mitocondria que respira de manera aeróbica.

(b,c) *Cyanophora paradoxa*, una glaucófita. Su mitocondria se asemeja a una bacteria aerobia en tamaño y estructura. Sus estructuras fotosintéticas se parecen a las cianobacterias, e incluso tienen una pared similar en composición a la que rodea a la célula de las cianobacterias.



Línea de tiempo para el origen y la evolución de los seres vivos



Evolución química y molecular

A Hace entre 5 mil y 3,800 millones de años, los lípidos, las proteínas, los ácidos nucleicos y los carbohidratos complejos se formaron a partir de compuestos orgánicos simples presentes en la Tierra primitiva.

Origen de las células procariontes

B Las primeras células evolucionaron hace unos 3,800 millones de años. Eran procariontes, no tenían núcleo ni organelos. El oxígeno era escaso, y las primeras células fabricaban ATP por vías anaerobias.

Los tres dominios de la vida

C La principal divergencia dio lugar a bacterias y un ancestro común de las arqueas y las células eucariontes. Poco después de eso, las arqueas y las células eucariontes evolucionaron de manera distinta.

Evolución de la fotosíntesis y la respiración aerobia

D La vía cíclica de la fotosíntesis evolucionó en un linaje bacteriano.

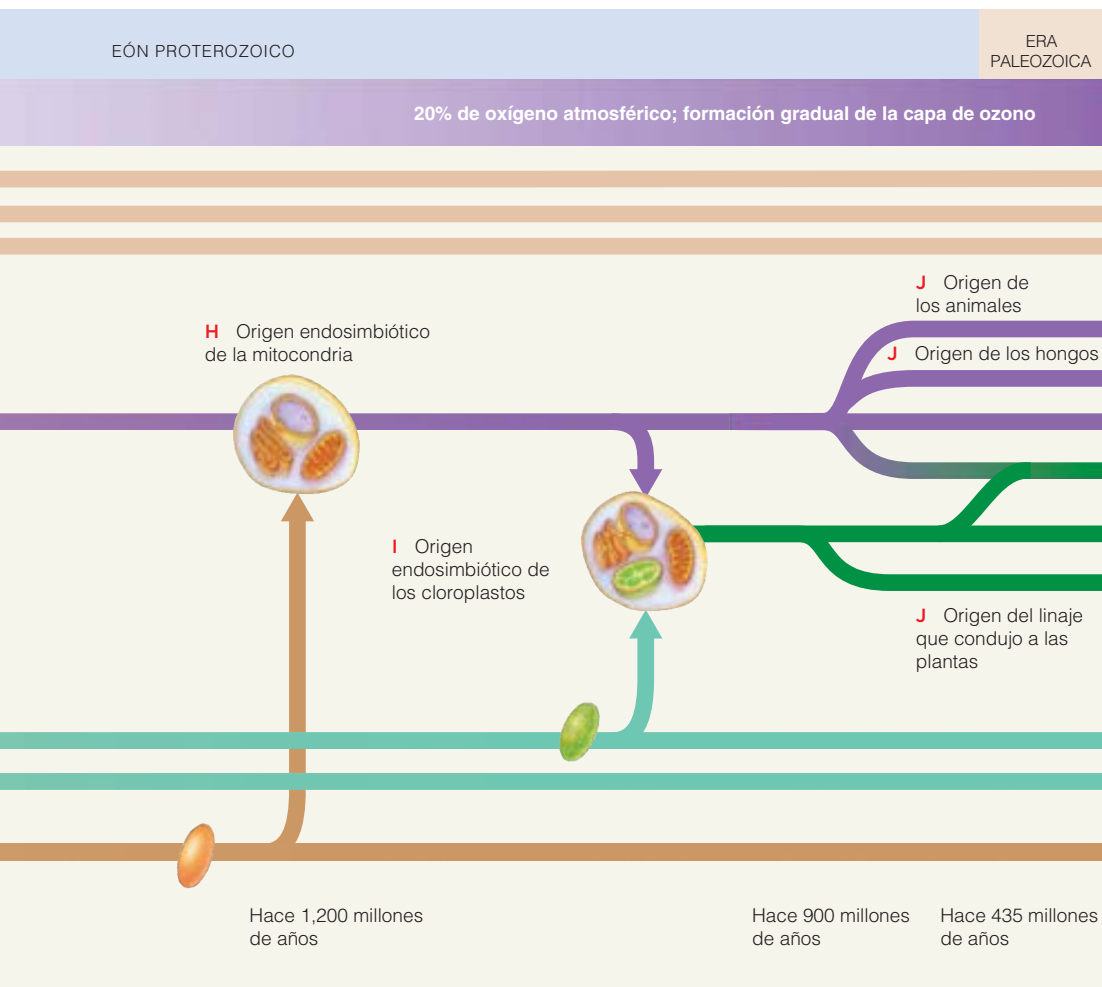
E La fotosíntesis no cíclica evolucionó en una rama de este linaje (las cianobacterias) y se comenzó a acumular oxígeno.

F La respiración aerobia evolucionó de manera independiente en algunos grupos bacterianos y de arqueas.

Origen del sistema endomembranal y el núcleo

G El tamaño de las células y la cantidad de información genética continuó expandiéndose en ancestros que llegarían a transformarse en células eucariontes. El sistema endomembranal, incluida la cubierta nuclear, surgió a través de modificación de las membranas celulares hace entre tres y dos mil millones de años.

Figura 20.11 Animada Grandes eventos en la historia de los seres vivos, con base en las hipótesis de más amplia aceptación. Conforme leas la siguiente unidad sobre la diversidad pasada y actual de los seres vivos, consulta este diagrama general que puede servirte como recordatorio de las relaciones evolutivas entre todos los grupos de organismos. La línea de tiempo no está a escala.



- K**
- Archaea**
- Los termófilos extremos y otros se adaptaron a las temperaturas moderadas
- Halófilos y metanógenos
- Eukarya**
- Animales
- Hongos
- Protistas heterotróficos
- Evolución de protistas y cloroplastos a partir de simbiontes cianobacterianos
- Evolución de protistas y cloroplastos a partir de algas simbiontes
- Plantas
- Bacteria**
- Bacterias fotosintéticas liberadoras de oxígeno (cianobacterias)
- Otras bacterias fotosintéticas
- Bacterias heterótrofas, incluyendo quimioheterótrofos

Origen endosimbiótico de la mitocondria

H Hace unos 1,200 millones de años, una bacteria aerobia entró a una célula eucarionte anaerobia. Con el transcurso de generaciones, ambas especies establecieron una relación simbiótica. Los descendientes de la célula bacteriana se transformaron en la mitocondria.

Origen endosimbiótico de los cloroplastos

I Hace unos 1,500 millones de años, una cianobacteria penetró a un protista, y con el transcurso de generaciones, los descendientes bacterianos evolucionaron a cloroplastos. Más tarde, algunos protistas fotosintéticos evolucionaron como cloroplastos dentro de otros huéspedes protistas.

Evolución de plantas, hongos y animales

J Hace alrededor de 900 millones de años, los representantes de todos los linajes principales, incluyendo hongos, animales y las algas que darían lugar a las plantas, ya habían evolucionado en los mares.

Linajes que han sobrevivido hasta el presente

K En la actualidad, los organismos viven en casi todas las regiones de aguas, en la corteza y en la atmósfera de la Tierra. Están relacionados por descendencia y comparten ciertos caracteres. Sin embargo, cada linaje encontró diferentes presiones selectivas, por lo que evolucionaron caracteres singulares en cada uno de ellos.

Investiga: ¿De qué linaje procarionte descendieron las mitocondrias, de las bacterias o de las arqueas?

Respuesta: de las bacterias

20.6 Acerca de la astrobiología

■ El estudio de las condiciones en otros planetas aporta indicios de cómo surgió la vida sobre la Tierra. De manera similar, lo que aprendemos sobre la vida en la Tierra nos permite formular hipótesis sobre la posibilidad de vida en otros planetas.

¿Qué condiciones permitieron que surgiera la vida en la Tierra? ¿Qué es necesario para que la vida persista? ¿Será posible que exista vida en otros sitios del Universo? El campo multidisciplinario llamado **astrobiología** toma en cuenta éstas y otras preguntas profundas.

Entre los temas más emocionantes de la astrobiología, se encuentra la posibilidad de que haya vida en Marte. Recordemos que el agua es esencial para la vida y Marte tiene hielo en sus polos y es probable que el agua líquida haya fluido en su superficie en el pasado. Como Marte carece de capa de ozono, la radiación UV actualmente esteriliza su superficie. Sin embargo, es posible que las condiciones sean más hospitalarias por debajo del suelo.

Para practicar las técnicas de muestreo del suelo que se emplearán durante expediciones futuras a Marte, en las cuales no irán hombres, los científicos han examinado hábitats extremos de la Tierra. En 2004, un equipo de la Universidad de Arizona visitó el desierto de Atacama en Chile, y muestreó áreas que se consideraban demasiado secas para albergar seres vivos (figura 20.12). Al excavar aproximadamente 30 cm por debajo de la superficie, los científicos encontraron bacterias antes no detectadas. Su recomendación para quienes planean el siguiente muestreo de suelo marciano es que no se limiten a estudiar sólo la superficie.

Este consejo lo seguirá una misión a Marte en la cual no irán hombres, programada para el año 2013. Un nuevo instrumento obtendrá muestras del suelo por perforación y las someterá a pruebas para encontrar trazas de aminoácidos, nucleótidos y otras moléculas biológicas que podrían indicar vida.

Además de explorar Marte, los astrobiólogos están emocionados por explorar Europa, una de las lunas de Júpiter. La superficie de Europa está cubierta de hielo y es sorprendentemente fría, pero la energía geotérmica podría estar fundiendo el hielo en zonas más profundas. La NASA planea enviar una misión sin tripulantes a Europa en 20 o 30 años. La meta será perforar a través de la superficie del hielo y emplear un robot para explorar cualquier océano subyacente. Ya se ha construido un prototipo de este robot y se ha empleado para explorar un pozo profundo en México. El robot elaboró un mapa de este ámbito subyacente y recopiló muestras de bacterias de las profundidades.

Un campo adicional se refiere a telescopios sobre la Tierra y espaciales que buscan planetas distantes con las condiciones para soportar la vida. El objetivo es encontrar un planeta con una masa similar a la de la Tierra y que orbite alrededor de un Sol similar al nuestro. Un candidato posible llamado Gliese 581 se encuentra aproximadamente a 20 años luz. Su tamaño, su órbita y el tipo de sol sugieren que podría tener agua líquida.

Supongamos que los científicos encontraran evidencia de vida microbiana en otro planeta en el pasado o en la actualidad. ¿Sería importante esto? Este descubrimiento apoyaría la hipótesis de que la vida puede surgir de manera espontánea como consecuencia de reacciones químicas. Además, haría más probable la posibilidad de que hubiera vida inteligente en otros sitios del Universo. Si se encuentra vida en otros sitios, hay más probabilidades de que la evolución haya producido formas de vida inteligentes y complejas en otra parte. También, igual que el descubrimiento de que el Sol no gira en torno a la Tierra, y de que toda la vida compleja evolucionó a partir de formas más sencillas, el descubrimiento de vida extraterrestre nos haría reevaluar el sitio que ocupamos en el Universo.



Figura 20.12 Desierto de Atacama en Chile, que sirvió como modelo y campo de prueba para científicos interesados en estudiar el suelo de Marte. Jay Quade, un científico de la Universidad de Arizona, se ve en la distancia a la derecha. Él fue parte de un equipo que detectó bacterias que vivían en el subsuelo en una parte del desierto que antes se consideraba demasiado seca para soportar la vida.

En ocasiones, cuando los investigadores buscan seres vivos, no están muy seguros de haberlos encontrado. Consideremos a los nanobios: burbujas y filamentos que se hallan en capas rocosas profundas que se muestran en la figura. Los nanobios tienen ADN y aparentemente crecen, pero miden sólo la décima parte del tamaño de una célula bacteriana. Algunos investigadores consideran que los nanobios están vivos, mientras que otros piensan que son demasiado pequeños para tener los mecanismos necesarios para la vida y que se



¿Por qué opción votarías?

Es posible que el suelo marciano contenga microbios. ¿Será conveniente traer muestras de Marte a la Tierra para estudiarlas más de cerca? Ve CengageNOW para más detalles y después vota en línea.

formaron por procesos no biológicos. Quizá los nanobios sean como las sencillas protocélulas que precedieron a los seres vivos.

Resumen

Sección 20.1 De acuerdo con el **modelo del big bang**, el Universo se formó hace 13 a 15 mil millones de años y aún se encuentra en expansión (tabla 20.1). La Tierra se formó hace más de cuatro mil millones de años a partir de desechos rocosos que giraban en torno al Sol. Su atmósfera temprana consistía principalmente en gases volcánicos y contenía un mínimo de oxígeno.

Las simulaciones de laboratorio suministran evidencia indirecta de que los compuestos orgánicos como aminoácidos y nucleótidos se autoensamblan de manera espontánea en condiciones como las que se cree prevalecían en la Tierra primitiva. De manera alterna, los bloques constitutivos de la vida podrían haberse formado en las profundidades del espacio y llegado a la Tierra en meteoritos.

■ Usa la animación de CengageNOW para ver cómo Miller demostró la formación espontánea de compuestos orgánicos.

Sección 20.2 Las proteínas que aceleran reacciones metabólicas podrían haberse formado por primera vez cuando se pegaron aminoácidos al barro, y después se enlazaron gracias al calor del Sol. O bien, los reactivos podrían haber comenzado a interactuar dentro de diminutos huecos en rocas cercanas a las **ventilas hidrotermales** de las profundidades marinas, que emiten agua sumamente caliente y rica en minerales.

Se forman estructuras similares a la membrana cuando se mezclan proteínas o lípidos con agua. Esto sirve de modelo para **protocélulas**, que quizá hayan precedido a las células.

El **mundo del ARN**, en una época en que el ARN era el material genético, tal vez precedió a los sistemas basados en ADN. El ARN sigue siendo parte de los ribosomas que efectúan la síntesis proteica en todos los organismos. El descubrimiento de las **ribozimas**, que son ARN que actúan como enzimas, apoya la hipótesis del mundo del ARN. En comparación con el ADN, el ARN se descompone con relativa facilidad. El cambio de ARN a ADN habría hecho aún más estable el genoma y también habría constituido una defensa contra virus que atacaban a las células basadas en ARN.

Sección 20.3 Los fósiles y la determinación de la secuencia genética sugieren que la primera vida evolucionó hace alrededor de 3 a 4 mil millones de años. Fue procariótica y, como los niveles de oxígeno eran bajos, probablemente anaerobia. Antes de eso, una divergencia separó a los ancestros de las bacterias del ancestro común de arqueas y eucariontes.

La fotosíntesis evolucionó en un linaje bacteriano, y la primera vía que evolucionó fue la cíclica. Esta vía de fotosíntesis fue modificada en las cianobacterias, donde se hizo no cíclica y se liberó oxígeno como subproducto.

Tapetes de bacterias fotosintéticas dominaron los mares durante miles de millones de años. Con el transcurso de generaciones estos tapetes formaron capas con los sedimentos y dieron lugar a los **estromatolitos**, estructuras con forma de

domo que más tarde se fosilizaron. El oxígeno liberado por las abundantes cianobacterias se acumuló y modificó la atmósfera de la Tierra. El aumento de los niveles de oxígeno favoreció la evolución de la respiración aerobia.

Los protistas fueron las primeras células eucariontes, y sus fósiles datan de hace aproximadamente más de dos mil millones de años. Al comenzar el Cámbrico, hace 570 millones de años, todos los principales linajes eucariontes ya vivían en los mares.

Sección 20.4 Las membranas internas de las células eucariontes, como la membrana nuclear y el retículo endoplásmico, podrían haber evolucionado por modificación de repliegues de la membrana plasmática. Es muy probable que las mitocondrias y los cloroplastos hayan evolucionado por **endosimbiosis**, proceso evolutivo por el cual una célula entra dentro de otra y habita allí. Más tarde, con el transcurso de varias generaciones, las células huésped y parásita llegan a depender una de otra para procesos metabólicos esenciales.

Sección 20.5 La evidencia de muchas fuentes nos permite reconstruir el orden de eventos y construye una línea de tiempo hipotética para la historia de los seres vivos.

■ Usa la interacción animada de CengageNOW para investigar la historia de la vida sobre la Tierra.

Sección 20.6 La **astrobiología** es un campo de estudio de los orígenes, la evolución y la persistencia de la vida sobre la Tierra en relación con la vida en el Universo. Los astrobiólogos estudian la vida en hábitats extremos sobre la Tierra como modelo para lo que podría sobrevivir en otros planetas. En nuestro propio sistema solar, Marte y Europa (una luna de Júpiter) tienen agua y se consideran posibles cunas de la vida. Algunos planetas distantes que tienen condiciones similares a las de la Tierra también podrían albergar vida.

Tabla 20.1 Principales eventos en la historia de la vida

Evento	Tiempo estimado
Formación del Universo	Hace 13 a 15 mil millones de años
Formación de nuestro Sol	Hace 5 mil millones de años
Formación de la Tierra	Hace 4,600 millones de años
Primeras células procariontes	Hace 3,200 a 4,300 millones de años
Primeras células eucariontes	Hace 2,800 a 2,000 millones de años

Ejercicio de análisis de datos

Los estudios de antiguas rocas y fósiles revelan cambios que pueden haberse producido durante la existencia de la Tierra. En la figura 20.13 se muestra cómo los impactos de asteroides y la composición de la atmósfera pudieron haber cambiado con el transcurso del tiempo. Emplea esta figura y la información del capítulo para responder las siguientes preguntas.

1. ¿Qué ocurrió primero, una declinación de impactos de asteroides o un aumento del nivel atmosférico de oxígeno?
2. ¿Cómo se comparan los niveles modernos de dióxido de carbono y oxígeno con los que existían en el tiempo en que surgieron las primeras células?
3. ¿Qué es más abundante en la actualidad, el oxígeno o el dióxido de carbono?

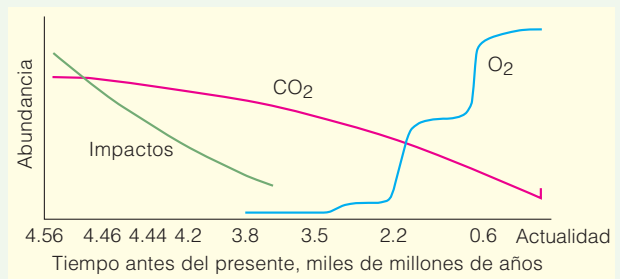


Figura 20.13 Manera en que el impacto de los asteroides (verde) y la concentración de dióxido de carbono (rosa) y de oxígeno (azul) en la atmósfera han cambiado con el transcurso del tiempo geológico.

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

1. De acuerdo con el modelo del big bang, _____.
a. la Tierra se formó hace unos 14 mil millones de años
b. el Universo continúa expandiéndose
c. el carbono y el oxígeno fueron los primeros elementos que se formaron
d. todos los anteriores
2. La abundancia de _____ en la atmósfera habría impedido el ensamblaje espontáneo de los compuestos orgánicos.
3. El experimento de Stanley Miller demostró _____.
a. la gran antigüedad de la Tierra
b. que los aminoácidos pueden ensamblarse de manera espontánea
c. que el oxígeno es necesario para la vida
d. todos los anteriores
4. La prevalencia de cofactores de sulfuro de hierro en los organismos vivos podría ser evidencia de que la vida surgió _____.
a. en el espacio exterior
b. sobre las planicies intermareales
c. cerca de las ventilas hidrotermales de las profundidades del mar
d. en la atmósfera superior
5. Según una hipótesis, las partículas de arcilla con carga negativa desempeñaron un papel en _____.
a. la formación temprana de proteínas
b. la replicación temprana de ADN
c. la fotosíntesis temprana
d. la declinación temprana de oxígeno
6. El ARN que actúa como enzima es _____.
7. Ciertos pigmentos que evolucionaron y más tarde fueron empleados para la fotosíntesis quizás hayan ayudado a las primeras células a detectar _____.
a. calor en las ventilas hidrotermales
b. las rocas ricas en sulfuro de hierro
c. los barros ricos en minerales
d. los depredadores potenciales
8. La evolución de _____ dio lugar a un aumento en los niveles de oxígeno atmosférico.
a. reproducción sexual
b. respiración aerobia
c. vía no cíclica de la fotosíntesis
d. vía cíclica de la fotosíntesis
9. Las mitocondrias probablemente son descendientes de _____.
a. arqueas
b. bacterias aerobias
c. cianobacterias
d. bacterias anaerobias

10. Los repliegues de la membrana plasmática en el citoplasma de algunos procariontes tal vez hayan dado lugar a _____.
a. la cubierta nuclear
b. las membranas del retículo endoplásmico
c. la pared celular primaria
d. tanto a como b
11. Por el proceso de _____, una célula vive dentro de otra y las dos se vuelven interdependientes.
12. Una _____ es una estructura con forma de domo constituida por tapetes de células fotosintéticas y sedimentos.
13. Los primeros eucariontes fueron _____.
a. los hongos
b. las plantas
c. los protistas
d. los animales
14. Marte y Europa, la luna de Júpiter, se consideran posibles candidatos para albergar vida porque ambos _____.
a. tienen una capa de ozono
b. tienen hielo y podrían tener agua
c. tienen aproximadamente la misma temperatura que la Tierra
d. todos los anteriores
15. Ordena de manera cronológica los eventos evolutivos, considerando 1 lo más temprano y 6 lo más reciente.
____ 1 a. surgimiento de la vía no cíclica de la fotosíntesis
____ 2 b. origen de la mitocondria
____ 3 c. origen de las protocélulas
____ 4 d. surgimiento de la vía cíclica de la fotosíntesis
____ 5 e. origen de los cloroplastos
____ 6 f. el big bang

■ Visita [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Los investigadores que buscan fósiles de formas de vida primitiva afrontan muchos problemas. Por ejemplo, pocas rocas sedimentarias datan de más de tres mil millones de años. Repasa lo que aprendiste acerca de la tectónica de placas (sección 17.9) y explica por qué quedan tan pocas muestras de estas rocas tempranas.
2. Craig Venter y Claire Fraser están trabajando para crear un "organismo minimalista". Comenzaron con *Mycoplasma genitalium*, una bacteria que tiene 517 genes. Al hacer que sus genes dejen de funcionar uno por uno, descubrieron que de 265 a 350 de ellos codifican proteínas esenciales. Los científicos están sintetizando los genes esenciales e insertándolos, uno a uno, en una célula obtenida por ingeniería genética que consta únicamente de membrana plasmática y citoplasma. Desean ver con qué mínimo de genes pueden construir una nueva forma de vida. ¿Qué propiedades debería evidenciar este tipo de célula para concluir que está viva?

IV EVOLUCIÓN Y BIODIVERSIDAD

Tomados de la Formación Green River cerca de Lincoln, Wyoming, Estados Unidos, los sorprendentes restos fosilizados de un ave atrapada en el tiempo. Durante el Eoceno, hace aproximadamente cincuenta millones de años, los sedimentos que gradualmente se depositaron tierra adentro en las capas del fondo de un antiguo lago de gran tamaño, se transformaron en su tumba. En esta misma formación, los restos fosilizados de colas de gato, palmas y otras plantas sugieren que el clima era tibio y húmedo cuando el ave vivió. Los fósiles de sitios ubicados en distintas partes del mundo nos dan indicios sobre la historia temprana de la vida.



Los virus y los procariontes

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Los efectos del SIDA

Cuando Chedo Gowero (figura 21.1) tenía trece años sus padres ya habían muerto de SIDA, por lo que tuvo que dejar la escuela y trabajar para mantenerse a sí mismo y a su hermano de diez años. Tristemente, historias como la de Chedo son comunes en Zimbabue, un país donde la quinta parte de la población padece SIDA.

La siglas del SIDA se refieren al Síndrome de Inmunodeficiencia Adquirida (en inglés se denomina AIDS y corresponden a *Acquired Immune Deficiency Syndrome*), y el virus que lo ocasiona se llama VIH, siglas que corresponden a Virus de Inmunodeficiencia Humana. A nivel mundial, más de veinte millones de personas han muerto de SIDA y alrededor de 39 millones están actualmente infectadas por VIH. Salvo raras excepciones, todos los infectados de VIH tienen SIDA o lo contraerán. En los países desarrollados, los fármacos antivirales contribuyen a retardar la progresión de la enfermedad. Sin embargo, en los países subdesarrollados sólo un porcentaje mínimo de la población tiene acceso a ese tipo de fármacos.

En las regiones más afectadas, que incluyen el Sub-Sahara africano, el SIDA está alterando las culturas. Los huérfanos a menudo abandonan la escuela, poniendo en peligro el futuro de la nación, y algunos se dedican a la prostitución y cometen otros crímenes para sobrevivir. Las personas debilitadas por el SIDA no pueden plantar cosechas y cuidar de ellas, de modo que la

escasez de alimentos, un problema crónico en las regiones del Sub-Sahara, continúa empeorando.

El virus que provoca toda esta miseria fue aislado por primera vez a comienzos de la década de 1980. A partir de entonces, los investigadores han determinado que hay dos cepas: el VIH-1 y el VIH-2. La primera provoca SIDA con mayor frecuencia. La determinación de la secuencia del genoma del VIH reveló que se asemeja mucho al Virus de Inmunodeficiencia de Simio (VIS), el cual infecta a los chimpancés salvajes de África, de modo que es probable que el primer humano infectado haya sido alguien que mató a un chimpancé infectado por VIS o consumió su carne. Sabemos que el VIH ha afectado a los humanos por lo menos desde 1959. Recientemente, los científicos detectaron VIH-1 en sangre almacenada de un hombre africano obtenida en 1959.

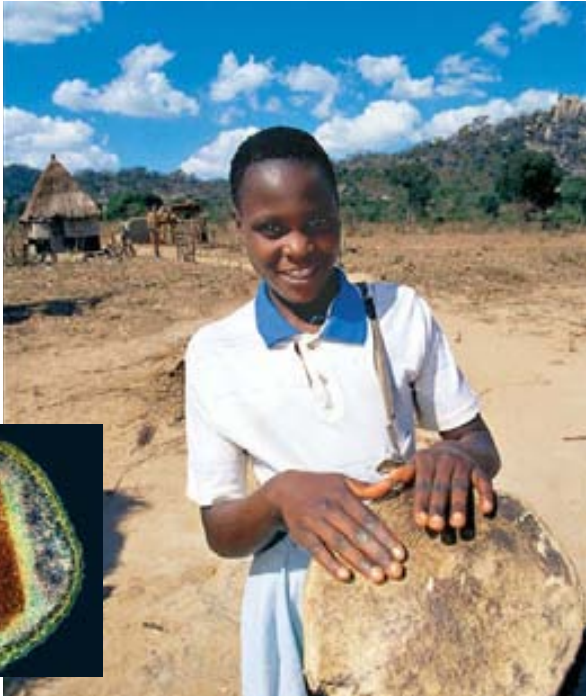
La mayoría de las personas hoy infectadas por VIH contrajeron el virus mediante relaciones sexuales con un compañero infectado. Las relaciones anales, vaginales y orales pueden permitir la entrada del VIH al cuerpo. Una barrera de látex, como un condón, ayuda a minimizar la probabilidad de dicha transferencia viral. Las madres infectadas pueden transmitir el VIH a sus hijos durante el parto o a través de la leche. La exposición a sangre infectada por VIH al compartir agujas o por transfusión, también promueve la infección.

Una vez dentro del cuerpo humano, el VIH infecta los leucocitos que desempeñan un papel fundamental en la respuesta inmune (proceso que discutiremos en el capítulo 38). El virus monopoliza los mecanismos metabólicos de las células y los emplea para fabricar más partículas virales; con el tiempo, el leucocito infectado muere. La muerte de esos leucocitos, resultado de la infección por VIH, destruye la capacidad del cuerpo para defenderse; como resultado, otros virus y organismos oportunistas, causantes de enfermedades, originan estragos, provocando los síntomas del SIDA y los problemas que llevan a la muerte.

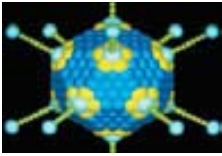
A pesar de esfuerzos internacionales, los científicos aún no han logrado producir una vacuna contra el SIDA. Los fármacos que retardan la replicación viral ayudan a las personas infectadas por VIH a permanecer saludables, pero el virus permanece en su cuerpo. Por lo tanto, deben tomar estos fármacos el resto de su vida, aunque a menudo tienen efectos secundarios desagradables.

El VIH y otros patógenos que ponen en peligro la salud del hombre son el tema principal del capítulo, pero sólo son una parte de la historia. La mayor parte de los virus y bacterias no son nocivos. Algunos, como las bacterias que habitan en el intestino y sintetizan vitaminas esenciales, nos benefician directamente. Otros lo hacen de manera indirecta; por ejemplo, las bacterias que expulsan oxígeno a la atmósfera y ayudan a las plantas de cultivo a desarrollarse al enriquecer la tierra con nitrógeno. Algunos virus pueden matar bacterias nocivas causantes de enfermedades.

Figura 21.1 ¡Mira el video! Chedo Gowero es uno de aproximadamente once millones de niños africanos huérfanos a causa del SIDA. El VIH, retrovirus causal de esa enfermedad (figura de la extrema izquierda), infectó por primera vez a humanos en África y continúa devastando ese continente.



Conceptos básicos



Virus y otras partículas infecciosas no celulares

Los virus son partículas no celulares constituidas por proteínas y ácido nucleico. Se replican aprovechando los mecanismos metabólicos de la célula huésped. Los viroides son secuencias cortas de ARN infeccioso. Los priones son versiones infecciosas de proteínas normales mal plegadas. **Secciones 21.1-21.3**



Características de las células procariotas

Los procariotes son organismos unicelulares que carecen de núcleo y de los diversos organelos citoplásmicos que se encuentran en la mayoría de las células eucariotas. Colectivamente, presentan amplia diversidad metabólica. Se dividen más rápido e intercambian ADN por diversos mecanismos. **Secciones 21.4, 21.5**



Las bacterias

Las bacterias son las células procariotas más abundantes sobre la Tierra. Brindan servicios importantes, como degradar desechos, agregar oxígeno a la atmósfera y suministrar nutrientes esenciales a las plantas. Casi todos los procariotes causales de enfermedades son bacterias. **Sección 21.6**



Las arqueas

Las arqueas son el grupo de procariotes descubierto más recientemente y menos estudiado. Algunos muestran notable capacidad para sobrevivir en hábitats extremos, aunque otros viven en sitios más comunes. Desempeñan papeles importantes en los ecosistemas. **Sección 21.7**



La evolución y las enfermedades

Una variedad inmensa de patógenos, o agentes causales de enfermedades, infectan a los huéspedes humanos. Los patógenos y sus huéspedes coevolucionan y cada uno actúa como agente selectivo para el otro. **Sección 21.8**

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo expandiremos la descripción inicial de los procariotes en la sección 4.4. Reconsideraremos la clasificación de estas células (19.6), y los métodos empleados para determinar sus relaciones mutuas (16.5, 19.4). Discutiremos su papel en la historia temprana de la Tierra (20.3) y describiremos otra vez cómo realizan la fotosíntesis (7.8).
Leerás de nuevo sobre hipótesis que proponen que la vida surgió cerca de los ventilas hidrotermales (20.2) y que los cloroplastos y las mitocondrias evolucionaron a partir de bacterias (20.4).
- La estructura de las proteínas (3.5, 3.6) y su síntesis (14.1-14.4) se discuten en el contexto de los agentes causales de enfermedad.
- La estructura de los cromosomas (9.1) y algunos de los experimentos que condujeron a nuestra comprensión acerca de las funciones del ADN (13.1) se repasarán de nuevo, así como las herramientas de biotecnología (16.1, 16.2).
- La discusión de las enfermedades suministrará nuevos ejemplos de selección direccional (18.4) y coevolución (18.12).

¿Por qué opción votarías? Los fármacos antivirales prolongan la vida de personas infectadas por VIH, pero están patentados y son costosos. Los fármacos genéricos de tipo económico infringen esas patentes. ¿Es correcto pasar por alto las patentes? ¿O bien eso desalentaría investigaciones futuras en el campo de los fármacos? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- Un virus consta de ácido nucleico y proteínas. Es más pequeño que cualquier célula y carece de maquinaria metabólica propia.
- Conexión con Descubrimiento de las funciones del ADN 13.1.

Descubrimiento de los virus y sus características

A fines de la década de 1800, los investigadores que estudiaban las plantas de tabaco descubrieron un nuevo agente causal de enfermedad o **patógeno**. Era tan pequeño que atravesaba las mallas para filtrar bacterias y no podía ser detectado con el microscopio simple. Los científicos dieron a esa entidad infecciosa invisible el nombre de virus, término que significa “veneno” en latín.

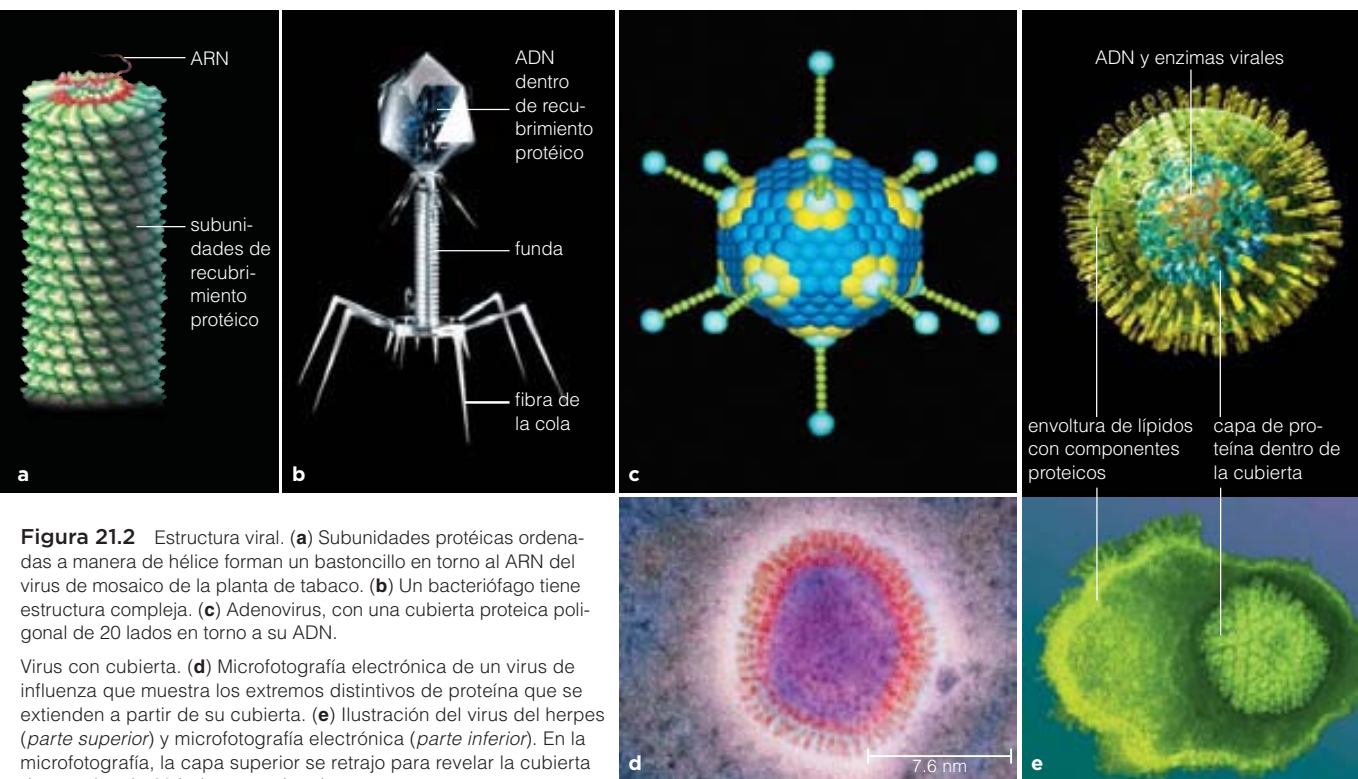
En la actualidad, los **virus** se definen como partículas infecciosas no celulares impedidas para replicarse por sí solas. Un virus tiene una cubierta de proteína en torno a su material genético, que puede ser ADN o ARN. Algunos virus también tienen una cubierta de lípidos a su alrededor. El virus carece de ribosomas y de maquinaria metabólica propia. Para replicarse, debe insertar su material genético en una célula de un organismo específico llamado huésped. Una infección viral es como un secuestro celular; los genes virales se apropian de la maquinaria de la célula huésped y la dirigen para sintetizar las proteínas y los ácidos nucleicos virales. A continuación, esos componentes se autoensamblan como partículas virales. En la tabla 21.1 se resumen las características de los virus.

Ejemplos de virus

La estructura de un virus es variable, pero su cubierta siempre consta de moléculas de proteína ordenadas en un patrón repetitivo. Por ejemplo, el virus del mosaico de la planta de tabaco, el primero que se descubrió, tiene forma de bastoncillo con una cubierta de proteínas ordenadas en hélice en torno a una hebra de ARN (figura 21.2a). Además de infectar el tabaco, este virus contamina tomates, pimientos, petunias y otras plantas debilitándolas y produciendo parches amarillentos o de color verde claro en sus hojas. De manera semejante, los parches color marrón en las hojas de las orquídeas suelen ser síntoma de una infección viral (figura 21.3a). En los tulipanes, cierta infección viral produce tiras de color en las flores (figura 21.3b). Como las

Tabla 21.1 Características de un virus

1. No celular; carece de citoplasma, ribosomas y otros componentes típicos de la célula.
2. Su material genético puede ser ADN o ARN.
3. Sólo puede replicarse dentro de una célula huésped viva.
4. Es pequeño (mide de 25 a 300 nanómetros); y casi todos son visibles únicamente con un microscopio electrónico.



células vegetales tienen una pared gruesa, los virus vegetales por lo general infectan a la planta sólo después de que los insectos o cortes ocasionan heridas que permiten su entrada.

Los **bacteriófagos** son virus que infectan a bacterias o arqueas. Un grupo de bacteriófagos bien estudiado tiene estructura compleja (figura 21.2b). Su ADN se encuentra en una “cabeza” poligonal de 20 superficies triangulares, una forma de cubierta común en los virus. Unida a la cabeza se encuentra una “cola” similar a un bastón, con fibras que ayudan al virus a unirse al huésped. Los estudios de estos bacteriófagos revelaron el funcionamiento del ADN como material genético (sección 13.1).

Los adenovirus son virus desnudos o sin cubierta que infectan a los animales. Su cubierta proteica poligonal de 20 lados tiene un segmento protéico distintivo en cada vértice (figura 21.2c). Los adenovirus a menudo provocan infecciones oculares a los humanos y enfermedades de vías respiratorias superiores. Otros virus desnudos provocan hepatitis, polio, catarro común y verrugas.

Con frecuencia, los virus animales tienen una cubierta formada de membrana derivada de la célula huésped en la cual se autoensambló el virus. Por ejemplo, los virus de influenza que provocan gripe a humanos y animales, son virus de ARN que tienen proyecciones de proteínas que irradian por toda su cubierta (figura 21.2d). Otros virus de ARN con cubierta ocasionan el SIDA, la rabia, la rubéola (sarampión alemán), la bronquitis, las paperas, el sarampión, la fiebre amarilla y la encefalitis del oeste del Nilo. Los virus de ADN con cubierta también originan enfermedades. Por ejemplo, los virus de herpes son virus de ADN con una cubierta de 20 lados por debajo de la cubierta externa (figura 21.2e). Diversos virus de herpes provocan varicela, fuego labial, herpes genital o mononucleosis. Cierta virus de ADN con cubierta también causa la mortal viruela.

Impacto de los virus

Los virus inducen muchos problemas para la salud humana. A menudo es difícil tratarlos, porque penetran a las células, donde las medicinas no los alcanzan. Contamos con muchos fármacos que destruyen las bacterias, pero muy pocos que eliminan los virus. La mejor defensa médica es una vacuna que alerta al sistema inmune contra virus específicos para prevenir la infección por los mismos. Sin embargo, aún carecemos de vacuna para muchos tipos de virus.

Los virus pueden ocasionar efectos económicos devastadores al infectar plantas de cultivo o animales domésticos. Por ejemplo, la enfermedad de la fiebre aftosa es una afección viral altamente contagiosa del ganado, las ovejas, los cerdos y las cabras. Es común en Asia, África, Medio Oriente y América del Sur. Un brote en Inglaterra en el año 2001 hizo obligatorio el sacrificio de cientos de miles de animales. En Estados Unidos no se han producido casos de fiebre aftosa desde 1929, pero las importaciones de carne y los viajeros que han visitado granjas en el extranjero tienen el potencial para reintroducir este virus.



Figura 21.3 Efectos producidos por virus en las plantas. (a) El virus moteado de las orquídeas provoca la formación de manchas color marrón en las hojas. (b) Otro virus provoca rayas de color en los pétalos de este tulipán.

Algunos virus nos benefician de manera indirecta a través de sus efectos sobre otras especies. Los virus infectan organismos en los tres dominios de los seres vivos. En general, la infección viral reduce la capacidad del huésped para sobrevivir y reproducirse. Nos beneficiamos cuando los virus atacan los insectos que consumen las cosechas, o a las bacterias causales de enfermedades. Por ejemplo, las carnes pueden ser tratadas con un aerosol que contiene bacteriófagos para eliminar a las bacterias que provocan su descomposición y el botulismo.

Orígenes y evolución de los virus

¿Cómo se originaron los virus y cómo están relacionados con los organismos celulares? Existen tres hipótesis principales. La primera dice que los virus son descendientes de células que eran parásitos dentro de otras células. Con el transcurso del tiempo, la totalidad de las funciones de estas células parasitarias fueron delegadas al huésped, por lo que el virus fue incapaz de sobrevivir de manera aislada. Una segunda hipótesis dice que los virus son elementos genéticos que escaparon de las células. El hecho de que algunos genes virales tengan contraparte en organismos celulares apoya estas dos hipótesis.

La tercera hipótesis propone que los virus representan una rama distinta de la evolución, surgida independientemente de las moléculas replicantes que precedieron a las células. Esta hipótesis explicaría por qué la mayor parte de las proteínas virales son diferentes de las que se encuentran en los organismos celulares.

Para repasar en casa

¿Qué son los virus y cómo nos afectan?

- Los virus son partículas infecciosas no celulares que sólo se multiplican dentro de células vivas. Algunos de ellos infectan a los humanos y los dañan al provocarles enfermedades. Otros son benéficos y controlan organismos causales de enfermedades o plagas.
- Quizá los virus evolucionaron a partir de organismos celulares o de una parte de su genoma. Otra alternativa es que los virus constituyen una rama distinta de la evolución.

21.2 Replicación viral

■ Todos los virus se replican sólo dentro de células huésped, pero los detalles del proceso varían entre los distintos grupos de virus.

■ Conexiones con Transcripción 14.2, Traducción 14.4.

Pasos en la replicación

Los ciclos de multiplicación viral son diversos, pero casi todos tienen los cinco pasos que se mencionan en la tabla 21.2. Primero, el virus se une con una célula huésped adecuada enlazándose con una o varias proteínas de tipo específico en la membrana plasmática del huésped. El virus, o simplemente su material genético, penetra en la célula y los genes virales dirigen la maquinaria celular para replicar su ADN o ARN y sintetizar proteínas virales. Estos componentes se autoensamblan para formar nuevas partículas virales. Los nuevos virus brotan de la célula huésped infectada o son liberados cuando ésta estalla. Ilustraremos este proceso con algunos ejemplos.

Replicación por bacteriófago

Hay dos vías de multiplicación por bacteriófago (figura 21.4). En la **vía lítica**, el virus se une con la célula huésped y le inyecta su ADN. Los genes virales dirigen al huésped para sintetizar ADN y proteínas virales, que se ensamblan como partículas virales. Pronto la célula llena de virus experimenta lisis. En este caso, la lisis se refiere a la desintegración de la membrana plasmática de la célula huésped, de su pared o de ambas cosas, lo cual permite que el citoplasma, que contiene las nuevas partículas virales, escape. Bajo la dirección de los genes virales, el huésped fabrica una enzima viral que da inicio a la lisis y provoca su propia muerte.

En la **vía lisogénica**, el virus entra a un estado de latencia que prolonga el ciclo de multiplicación. Los genes virales se integran a los cromosomas del huésped. El ADN viral es copiado a la par que el ADN del huésped, y transmitido a todos los descendientes de la célula huésped. Como bombas de tiempo en miniatura, el ADN viral dentro de estos descendientes aguarda una señal para iniciar la ruta lítica.

Tabla 21.2 Pasos en la generalidad de los ciclos de multiplicación viral

- 1. Unión** Las proteínas de la partícula viral reconocen químicamente algunos receptores específicos en la superficie de la célula huésped y se enlazan con ellos.
- 2. Penetración** La partícula viral o su material genético atraviesa la membrana plasmática de la célula huésped y entra al citoplasma.
- 3. Replicación y síntesis** El ADN o ARN del virus dirige al huésped para fabricar ácidos nucleicos y proteínas virales.
- 4. Ensamblaje** Los componentes virales se ensamblan como nuevas partículas virales.
- 5. Liberación** Las nuevas partículas virales son liberadas de la célula.

Algunos bacteriófagos sólo pueden replicarse por vía lítica. Mueren con rapidez y no son transmitidos de una generación bacteriana a otra. Otros entran a la vía lítica o lisogénica, según las condiciones de la célula huésped.

Replicación del herpes, un virus de ADN con cubierta

Como algunos bacteriófagos, los virus de herpes pueden entrar en estado de latencia. Por ejemplo, la mayoría de las personas están infectadas por el virus de herpes simple tipo 1 (HSV-1). Tras una infección inicial, el virus permanece en latencia en las células nerviosas hasta que la exposición solar u otro tipo de estrés lo despierta. Los dolorosos fuegos labiales que se forman sobre o cerca de los labios son señal de la replicación de virus. Una cepa relacionada de herpes, el HSV-2, provoca el herpes genital, que discutiremos en el capítulo 42.

Los del herpes son virus de ADN con cubierta. La infección se inicia cuando el virus se une con la membrana plasmática de la célula huésped. Cuando la membrana se fusiona con la cubierta del virus, introduce el ADN y las proteínas del virus al citoplasma del huésped. El ADN viral penetra al núcleo y dirige la síntesis del nuevo ADN viral y proteínas. Cada nueva partícula viral se autoensambla y después utiliza un poco de la membrana nuclear interna de la célula huésped como cubierta. Las nuevas partículas virales salen de la célula por exocitosis.

Replicación del VIH, un retrovirus

El VIH es un retrovirus, es decir, un virus con cubierta que tiene ARN como material genético. Se enlaza con receptores sobre ciertos leucocitos. La cubierta viral se fusiona con la membrana plasmática de la célula huésped y a continuación penetra en esta célula las proteínas y el ARN virales (figura 21.5a).

Para que el VIH controle a la célula huésped, ARN viral debe emplearse para fabricar ADN viral. El virus tiene la enzima reversotranscriptasa, que cataliza la producción de ADN (figura 21.5b). Después de formarse el ADN viral, se integra al cromosoma del huésped con ayuda de otra enzima viral (figura 21.5c).

Una vez integrados al cromosoma del huésped, los genes virales dirigen la producción de ARN y proteínas virales (figura 21.5d,e), éstas se ensamblan después formando nuevas partículas virales que brotan de la célula huésped dentro de una cubierta derivada de su membrana plasmática (figura 21.5f).

Los fármacos diseñados para luchar contra el VIH se dirigen contra pasos de la replicación viral. Algunos interfieren con el enlace de VIH a la célula huésped. Otros como el AZT retardan la reversotranscripción del ARN. Los inhibidores de integrasa impiden que el ADN viral se integre a un cromosoma humano. Los inhibidores de proteasa impiden el procesamiento de polipéptidos recién traducidos a proteínas virales maduras.

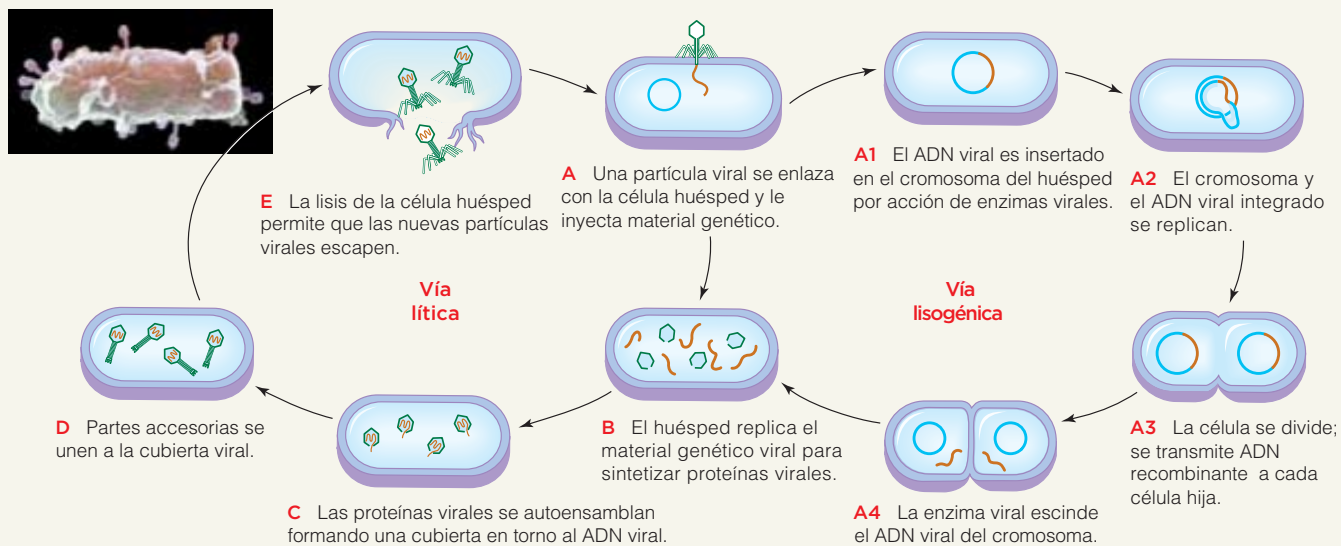


Figura 21.4 Animada Vías del ciclo de multiplicación de un bacteriófago.

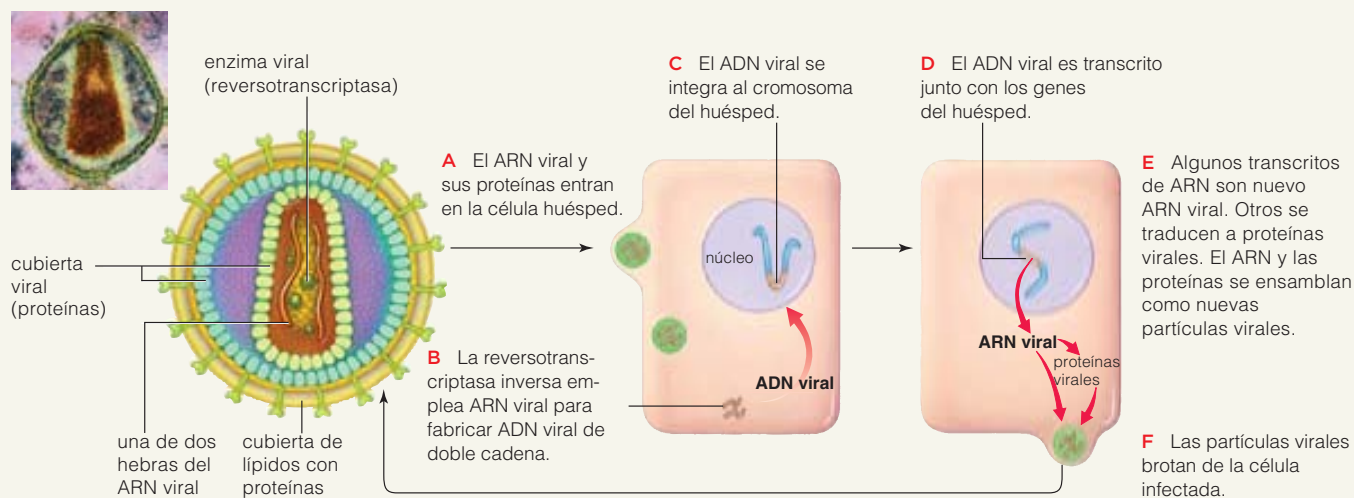


Figura 21.5 Animada Ciclo de multiplicación del VIH, retrovirus causante del SIDA.

Los fármacos reducen la cantidad de partículas de VIH, de modo que la persona conserva más tiempo la salud. Menos cantidad de VIH en los fluidos corporales, también reduce el riesgo de que el virus sea transmitido a otros. Sin embargo, ningún fármaco elimina el virus, todos tienen efectos secundarios desagradables y deben tomarse durante toda la vida. Además, como veremos dentro de poco, el VIH puede adquirir resistencia al fármaco.

Para repasar en casa

¿Cómo se replican los virus?

■ Un virus se enlaza con una célula de su huésped específico, y penetra en su interior el virus o su material genético. Los genes virales dirigen la producción de componentes virales que se autoensamblan como nuevas partículas virales.

21.3 Viroides y priones

- Los viroides y priones son partículas infecciosas aun más simples que los virus.
- Conexiones con Estructura de las proteínas 3.5, 3.6.

Los patógenos más pequeños En 1971, el patólogo vegetal Theodor Diener anunció el descubrimiento de un nuevo tipo de patógeno. Era un pequeño círculo de ARN sin capa protectora de proteínas, al cual dio el nombre de **viroide** porque parecía la versión de virus sin cubierta.

Diener había estado investigando la enfermedad del tubérculo ahusado de la papa. Las plantas de papa afectadas por esta enfermedad crecen poco y producen sólo algunos tubérculos pequeños y deformados (figura 21.6). Diener propuso en un principio la hipótesis de que un virus es causante de la enfermedad, aunque lo reconsideró al darse cuenta de que el agente infeccioso atravesaba los filtros demasiado pequeños para permitir el paso de incluso los virus de menor tamaño. Para determinar con exactitud la constitución de ese diminuto patógeno, formó extractos de plantas infectadas y los trató con enzimas para ver cómo destruir su capacidad para infectar las plantas. Los extractos tratados con enzimas que digerían el ADN o las proteínas aún eran infecciosos para las plantas. Sólo las enzimas que digerían el ARN hacían desaparecer la característica infecciosa de los extractos.

Los patólogos de plantas han descrito en la actualidad alrededor de treinta viroides, muchos de los cuales provocan enfermedades en plantas con valor comercial. Sólo se ha encontrado un viroide que afecta la salud humana e interacciona con un virus en las células hepáticas humanas, y en unión con ellas causa la enfermedad llamada hepatitis D.

Plegamientos erróneos y mortales El neurólogo Stanley Prusiner inició sus investigaciones después de haber observado impotente que uno de sus pacientes moría por la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob (ECJ). Esta enfermedad cerebral poco común provoca demencia y muerte. Prusiner sabía que la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob era similar a otra también rara llamada kuru, que ocurría entre miembros de cierta tribu de Nueva Guinea, quienes practicaban el canibalismo ritual de sus muertos. ¿Cuál sería el agente causal de estas enfermedades? Prusiner intentó resolver el problema estudiando la tembladera (encefalopatía espongiforme transmisible) que afecta a las ovejas. Igual que las enfermedades humanas, la tembladera provoca síntomas

neurológicos y el cerebro queda tan lleno de huecos que parece esponja (figura 21.7a).

Con base en sus estudios de la scrapie (una ecefalopatía espongiforme transmisible) y su conocimiento sobre enfermedades relacionadas, Prusiner propuso que las proteínas llamadas **priones** están presentes en el sistema nervioso normal, donde se repliegan de manera característica. La enfermedad se desarrolla cuando algunos priones se repliegan de manera incorrecta. Se desconoce cómo su forma alterada induce a los priones normales a plegarse erróneamente también. Depósitos de priones con pliegues erróneos se acumulan en el cerebro, matando las células, lo cual provoca la apariencia similar a una esponja.

La hipótesis de los priones de Prusiner generó gran interés a mediados de la década de 1980, cuando una epidemia llamada enfermedad de las vacas locas, o encefalopatía espongiforme bovina (BSE por sus siglas en inglés), azotó a Gran Bretaña. Un aumento en casos humanos de la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob (ECJ) siguió a la epidemia del ganado (figura 21.7b). Prusiner demostró que un prion similar al de las ovejas infectadas con tembladera podría aislarse de las vacas con encefalopatía espongiforme bovina y de los humanos afectados por la nueva variedad de enfermedad de Creutzfeldt-Jakob (vCJD).

¿Cómo se transmite un prion de las ovejas al ganado y a los humanos? El ganado comía alimentos que incluían residuos de ovejas infectadas, luego su carne infectada afectaba a los humanos. El uso de partes de animales para alimentación del ganado está prohibido en la actualidad, con la consecuente declinación del número de casos de encefalopatía espongiforme bovina y de la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob. Aún aparece ganado afectado por encefalopatía espongiforme bovina, incluso en Estados Unidos, pero no constituye una amenaza mayor para los humanos. En el 2007 se produjeron tres muertes por vCJD, todas en Gran Bretaña. Esto dio lugar a una tasa de mortalidad por la enfermedad de 161 desde 1990.

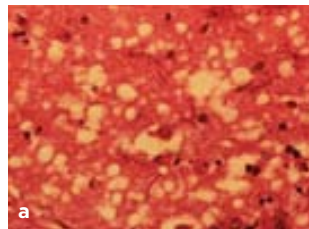
Prusiner recibió el Premio Nobel por su descubrimiento de los priones. Continuó estudiando las enfermedades causadas por priones, y espera desarrollar tratamientos preventivos y curas. Sus investigaciones también toman en cuenta problemas señalados por los escépticos. Algunos científicos sospechan que un virus aún no identificado o algún ácido nucleico pequeño desempeña un papel en estas enfermedades.



a



b



a



b

Figura 21.7 (a) Perforaciones en tejido cerebral dañado por encefalopatía espongiforme bovina. *Derecha*, modelo de un prion normal. La versión que provoca la vCJD tiene plegamientos erróneos que le permiten asumir una forma tridimensional distinta e inducen a las versiones normales a plegarse del mismo modo.

(b) Madre de Charlene Singh cuidando de ella. Esta persona es una de las tres que desarrollaron síntomas de vCJD mientras vivían en Estados Unidos. Igual que las demás, es muy probable que Charlene haya contraído la enfermedad en otro sitio. Pasó su niñez en Gran Bretaña. La pérdida de la memoria y del sentido de equilibrio la condujeron a su diagnóstico en el 2001. Ella murió en el 2004.



Figura 21.6 (a) Papa producida por una planta infectada por el viroide que produce la enfermedad del tubérculo ahusado de la papa. (b) Yan Zhao y Rosemarie Hammond estudian las plantas infectadas por este viroide, con la esperanza de entender cómo penetra al núcleo de la célula vegetal infectada.

■ Los procariontes evolucionaron antes que los eucariontes. Aún persisten en enormes cantidades y muestran una amplia diversidad metabólica.

■ Conexiones con Procariontes 4.4, Vida temprana 20.3, Clasificación 19.6, Secuencia de genes 16.3, Bioquímica comparativa 19.4.

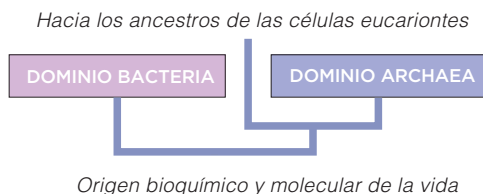
Historia evolutiva y clasificación

Recordemos que las células más tempranas carecían de núcleo y fueron los primeros **procariontes**. (Pro- significa antes, *karyon* quiere decir núcleo). Los procariontes modernos también carecen de núcleo y en sentido estructural son simples. Ten presente que la simplicidad estructural no implica inferioridad. Procariontes y eucariontes han coexistido durante más de mil millones de años, y los procariontes aún abundan. Algunos viven en sus vecinos eucariontes más complejos y se alimentan de ellos. Desde un punto de vista evolutivo, procariontes y eucariontes son exitosos.

Tradicionalmente, las células procariontes han sido clasificadas por taxonomía numérica. Una célula procarionte no identificada se compara contra un grupo conocido, dependiendo de su forma, las propiedades de su pared celular, su metabolismo y otros caracteres. A medida que la célula comparte más caracteres con el grupo conocido, se infiere que está más relacionado con él.

Estos métodos favorecieron estudios de procariontes que se cultivan con facilidad en el laboratorio. Estas células se tiñeron y examinaron en el microscopio y se cultivaron sobre diferentes nutrientes para caracterizar sus rasgos metabólicos. Sin embargo, es imposible cultivar a la mayoría de los procariontes.

La secuenciación génica automatizada y otros métodos de bioquímica comparativa revolucionaron el proceso de clasificación de los procariontes. Permitieron a los investigadores obtener muestras de células de la naturaleza y comparar sus genes con los de especies conocidas. Estas comparaciones evidenciaron una divergencia ocurrida poco después del inicio de la vida. Una ramificación condujo al reino Bacteria, la otra dio lugar al Archaea y los ancestros de los eucariontes.



A pesar de las nuevas técnicas, se ha dado nombre a relativamente pocas especies procariontes. Se cuenta con 1.4 millones de eucariontes con nombre, pero menos de 5,000 procariontes con nombre. El análisis de ADN de muestras de suelo y agua sugieren que quizás existan millones de especies procariontes.

Además de descubrir especies, los microbiólogos identifican **cepas**, subgrupos dentro de una especie que pueden caracterizarse por alguno o varios rasgos definidos; por

Tabla 21.3 Modos nutricionales de los procariontes

Modo de nutrición	Fuente de carbono	Fuente de energía
Fotoautótrofo	CO ₂	Luz
Quimioautótrofo	CO ₂	Sustancias inorgánicas
Fotoheterótrofo	Compuestos orgánicos	Luz
Quimioheterótrofo	Compuestos orgánicos	Compuestos orgánicos

ejemplo, la mayoría de las bacterias *Escherichia coli* son ino-cuas. Sin embargo, una cepa *E. coli* O157:H7, fabrica una toxina que provoca la mortal intoxicación alimenticia.

Abundancia y diversidad metabólica

En términos de éxito reproductivo, los procariontes no tienen paralelo. En cierta ocasión, los biólogos de la Universidad de Georgia estimaron que en ese momento había vivas 5,000,000,000,000,000,000,000,000,000,000,000,000,000,000 de células bacterianas sobre la Tierra.

La diversidad metabólica es importante para el éxito de los procariontes. Tienen cuatro tipos de nutrición y, como grupo, los procariontes utilizan todos ellos (tabla 21.3).

Los fotoautótrofos son fotosintéticos; emplean la energía luminosa para sintetizar compuestos orgánicos a partir de dióxido de carbono y agua. Este grupo incluye a casi todas las plantas y algunos protistas, así como a muchos procariontes.

Los quimioautótrofos obtienen energía retirando electrones de moléculas inorgánicas, como sulfuros o amoniacos. Emplean esta energía para sintetizar compuestos orgánicos a partir de dióxido de carbono y agua. Todos son procariontes.

Los fotoheterótrofos son procariontes que emplean energía luminosa y obtienen carbono al descomponer compuestos orgánicos del entorno. Este modo nutricional también ocurre únicamente en los procariontes.

Los quimioheterótrofos descomponen compuestos orgánicos para obtener carbono y energía. Muchos procariontes pertenecen a este grupo, igual que algunos protistas y todos los animales y hongos. Algunos quimioheterótrofos se alimentan de organismos vivos y otros son **saprófitos**: organismos que descomponen desechos o residuos. Los saprófitos desempeñan un papel importante como descomponedores.

Para repasar en casa

¿Por qué los biólogos consideran que los linajes procariontes son exitosos?

■ A pesar de su simplicidad estructural, las células procariontes han persistido durante miles de millones de años. Los procariontes dieron lugar a los eucariontes en etapas tempranas de la historia de la vida, y estos grupos continúan coexistiendo.

■ Los procariontes son los organismos más abundantes de la Tierra. La diversidad metabólica de este grupo ha contribuido en gran medida a su éxito.

- Las células procariontes tienen muchas características estructurales que les permiten adaptarse a su entorno.
- Conexiones con Funciones del ADN 13.1, Herramientas moleculares 16.1.

Estructura y tamaño de las células

Los procariontes modernos son las bacterias y las arqueas, organismos unicelulares que no tienen su ADN encerrado en un núcleo. En vez de ello, el cromosoma único de los procariontes se encuentra en una región del citoplasma conocida como **nucleoide** (figura 21.8 y tabla 21.4).

Todas las células procariontes tienen ribosomas, y algunas poseen repliegues en la membrana plasmática. Sin embargo, ninguna tiene un sistema endomembranal como el de los eucariontes.

La célula procarionte típica no puede observarse sin un microscopio de luz. Es mucho más pequeña que una célula eucarionte, aproximadamente del tamaño de una mitocondria. De hecho, se tiene evidencia de que ciertas bacterias eran ancestros de la mitocondria (sección 20.4).

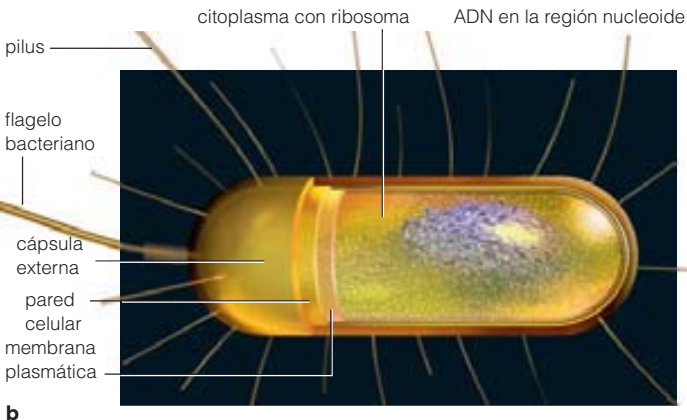
Los procariontes a menudo pueden describirse por su forma. Los cocos son esféricos, los bacilos tienen forma de bastón y los espirilos de espiral (figura 21.8a).



a

Tabla 21.4 Características de las células procariontes

1. Carecen de núcleo; el cromosoma está en el nucleoide.
2. En general tienen un cromosoma único (una molécula de ADN circular); muchas especies también contienen plásmidos.
3. La mayor parte de las especies presentan pared celular.
4. Los ribosomas están distribuidos en el citoplasma.



b

Figura 21.8 (a) Las tres formas más comunes de células procariontes: esferas, bacilos y espirilo. (b) Estructura de una célula procarionte típica.

Figura 21.9 Una célula de *Escherichia coli* en el proceso de dividirse por fisión procarionte.

Investigalo: ¿Qué son las abundantes y finas estructuras similares a hilos que se extienden a partir de esta célula?
Respuesta: pili



Casi todos los procariontes tienen una **pared celular** porosa y semirrígida en torno a la membrana plasmática. La pared de la célula bacteriana suele estar compuesta de peptidoglicano, una glucoproteína. Las paredes de las células arqueas están formadas por otras proteínas.

Muchos procariontes tienen una capa que secreta mucosidad o una cápsula por fuera de la pared celular. Esta mucosidad ayuda a la célula a adherirse a la superficie. La cápsula es más resistente y ayuda a que algunas bacterias invadan las defensas inmunes de sus huéspedes.

Muchas células procariontes tienen uno o más **flagelos**. A diferencia de los flagelos eucariontes, los de los procariontes no contienen microtúbulos ni se doblan de un lado a otro. En vez de ello, giran como un propulsor.

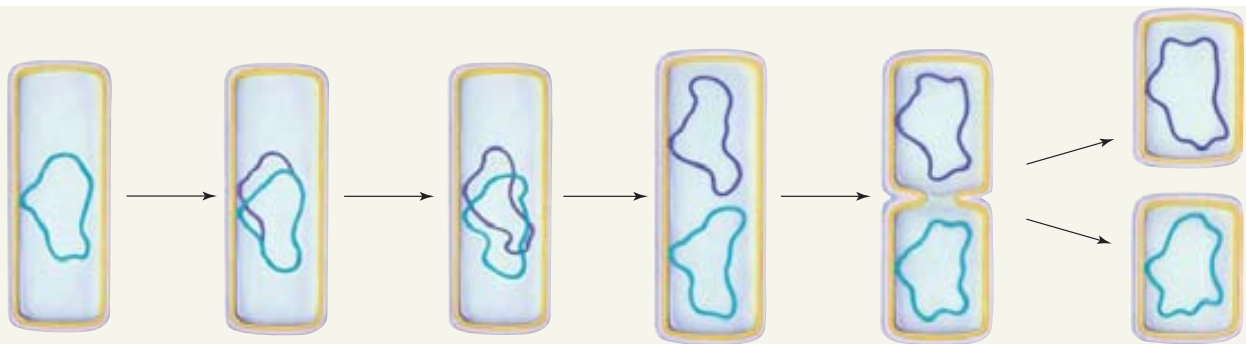
Filamentos similares a vellosidades llamados **pili** (singular, pilus) a menudo se extienden desde la superficie de la célula. Algunos pili ayudan a la célula a pegarse a una superficie, como las rocas de los ríos o los dientes. Otras células se deslizan de un sitio a otro usando sus pili como ganchos para sujetarse. El pilus se extiende hacia la superficie, se pega a ella y después se acorta, impulsando la célula hacia delante. Otros pili retraíbles contribuyen a que las células se agrupen antes del intercambio de material genético, como se describe a continuación.

Reproducción y transferencia de genes

Los procariontes tienen un potencial reproductivo sorprendente. Algunos tipos se dividen cada veinte minutos. Una célula da lugar a dos, que a su vez se transforman en cuatro, y esas cuatro se transforman en ocho, y así sucesivamente. Una célula casi duplica su tamaño antes de dividirse. Después de la división, cada célula descendiente tiene un **cromosoma procarionte**: una molécula de ADN circular de doble cadena con algunas proteínas.

En algunas especies, el descendiente brota de la célula madre. Con frecuencia, una célula se reproduce por **fisión procarionte** (figuras 21.9, 21.10). Una célula madre replica su cromosoma único, y la réplica de ADN se une a la membrana plasmática adyacente a la molécula madre. La adición de más membranas permite que las dos moléculas de ADN se separen. Con el tiempo, la membrana y la pared de la célula se extienden por la parte media de ésta, dividiéndola en dos células hijas.

Además de heredar el ADN “verticalmente” de una célula madre, los procariontes experimentan **transferencia horizontal de genes**: recogen genes de células de la misma especie o de otra. Un mecanismo de transferencia horizontal



- A** El cromosoma bacteriano se une a la membrana plasmática antes de la replicación de su ADN.
- B** La replicación se inicia y procede en dos sentidos a partir de cierto sitio del cromosoma bacteriano.
- C** La copia de ADN se une en un sitio de la membrana cercano al sitio de unión de la molécula de ADN original.
- D** Las dos moléculas de ADN son separadas por un crecimiento de membrana entre los dos sitios de unión.
- E** Se sintetizan lípidos, proteínas y carbohidratos para formar membrana y material de pared celular nuevos. Ambos se insertan a través de la parte media de la célula.
- F** El depósito ordenado y continuo de membrana y material de la pared en la sección media, corta la célula en dos.

Figura 21.10 Animada Fisión procariota, modo de reproducción de bacterias y arqueas.

de genes, llamado **conjugación**, incluye transferencia de un plásmido entre células procariotas (figura 21.11). Un **plásmido** es un segmento pequeño de ADN circular que se separa del cromosoma bacteriano (sección 16.1).

En el curso de la conjugación, un pilus sexual especial atrae a dos células juntándolas. Luego, una célula coloca una copia de un plásmido y quizá algunos genes cromosomales en la otra. Las bacterias y las arqueas tienen plásmidos que pueden realizar conjugación. Los miembros de estos dos grupos en ocasiones intercambian genes por este proceso.

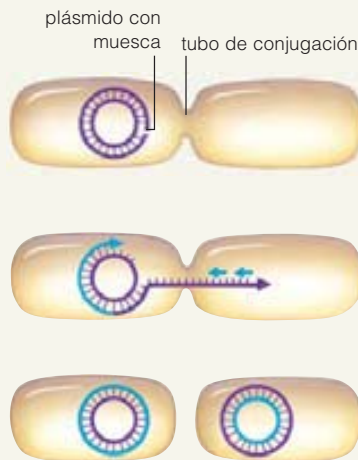
Los bacteriófagos también desplazan genes de manera horizontal entre los procariotas por el proceso llamado **transducción**. El virus recoge el ADN de una célula a la cual infecta, y después lo transfiere a su siguiente huésped.

Los procariotas también adquieren ADN al captarlo del entorno por el proceso llamado **transformación**. Por ejemplo, en la sección 13.1 se describió cómo Frederick Griffith preparó bacterias mortales inocuas al mezclarlas con células muertas de una cepa mortal. Las bacterias inocuas recogieron el ADN que las transformó.

Como era de esperarse, la transferencia horizontal de genes puede complicar los intentos para reconstruir la historia evolutiva de los procariotas por comparación de secuencias de genes. Una historia de transferencia genética también dificulta definir los límites entre las especies de procariotas modernos.



- A** La conjugación se inicia en *E. coli* cuando una célula con un tipo específico de plásmido extiende un pilus sexual hacia otra célula de *E. coli* que carece de este plásmido. El pilus une las células entre sí al acortarse.



- B** Se forma un tubo de conjugación que conecta el citoplasma de las células. Una enzima produce una muesca en el plásmido de la célula donadora.
- C** A medida que una sola hebra de ADN del plásmido se desplaza hacia la célula receptora, cada célula fabrica una cadena complementaria de ADN.
- D** La célula se separa y el plásmido recupera su forma circular.

Para repasar en casa

¿Cómo es un procarionte típico?

■ Un procarionte típico es una célula con pared que tiene ribosomas, pero carece de núcleo. Puede pegarse a una superficie o ser móvil. Se replica dividiéndose en dos, y puede intercambiar genes con otros procariotas.

Figura 21.11 Animada Conjugación. (a) Un pilus sexual se extiende desde una célula bacteriana (*E. coli*) a otra. El pilus se retrae acercando a las células y permitiendo la formación de un tubo de conjugación entre ellas.

(b-d) Pasos en la conjugación. Para mayor claridad, el tamaño del plásmido se exageró y no se muestra el cromosoma bacteriano. Para la conjugación se requieren dos células: es un mecanismo de transferencia de genes, no un modo de reproducción.

- Las bacterias son el linaje procarionte más diverso y más antiguo.
- Conexiones con Fotosíntesis 7.4, PCR 16.2, Ventilales hidrotermales 20.2, Evolución de cloroplastos y mitocondrias 20.4.

Las relaciones entre los diversos linajes bacterianos aún se encuentran en investigación. A continuación consideraremos algunos de los principales grupos para darte una idea de su diversidad. En el apéndice I se incluye más información sobre los grupos de bacterias y sus caracteres diagnósticos.

Amantes del calor

Las bacterias del género *Aquifex* son miembros de uno de los linajes procariontes más antiguos. Les agrada el calor y se llaman termófilos. Algunas habitan en arroyos volcánicos y otras cerca de ventilales hidrotermales en las profundidades del mar. Sus antiguas raíces se toman como fundamento para la hipótesis de que la vida surgió por primera vez cerca de dichas ventilales (sección 20.2). *Thermus aquaticus*, que ya se mostró en la figura 20.1, es otro habitante de estas ventilales calientes. La ADN polimerasa estable al calor que se aisló de esta especie se empleó como la primera de las reacciones en cadena de polimerasa. Los biólogos emplean este tipo de reacciones para fabricar muchas copias de un fragmento específico de ADN (sección 16.2).

Las cianobacterias

La fotosíntesis evolucionó en muchos linajes bacterianos. Sin embargo, únicamente las **cianobacterias** tienen las mismas clorofilas capaces de captar la luz y liberar oxígeno como las plantas. Esto se debe a que los cloroplastos evolucionaron de las antiguas cianobacterias (sección 20.4). Las cianobacterias y sus cloroplastos parientes en plantas y protistas son responsables de casi todo el oxígeno en la atmósfera de la Tierra.

Cuando las cianobacterias incorporan el carbono del dióxido de carbono en algún compuesto orgánico, se dice que fijan el carbono. Algunas cianobacterias también efectúan **fijación de nitrógeno**, es decir, incorporan el nitrógeno de la atmósfera a amoníaco (NH_3). *Anabaena* es un ejemplo (figura 21.12). Esta cianobacteria acuática forma largas cadenas de células que se unen entre sí. En condi-

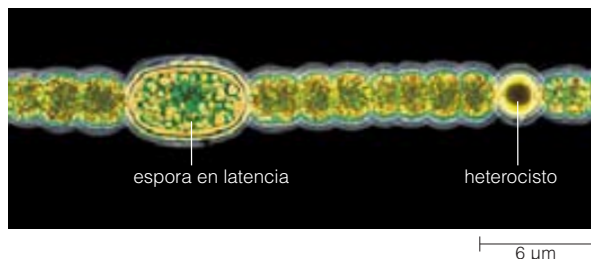


Figura 21.12 Cadena de cianobacterias acuáticas (*Anabaena*), con una espora en etapa de latencia y un heterocisto que puede fijar nitrógeno.

ciones de nitrógeno bajo, algunas células de la cadena se transforman en heterocistos que fijan el nitrógeno. Otras bacterias fijadoras de nitrógeno se encuentran en los líquenes, que son una asociación entre un hongo y una célula fotosintética.

La fijación del nitrógeno es un servicio ecológico importante. Las plantas requieren nitrógeno, pero no pueden usarlo en forma gaseosa ($\text{N}\equiv\text{N}$) porque carecen de las enzimas necesarias para romper el triple enlace de la molécula. Sin embargo, pueden captar el amoníaco disuelto en el suelo.

La diversidad metabólica de las proteobacterias

Las proteobacterias son el grupo de bacterias más amplio. Algunas son fotoautótrofas ya que efectúan la fotosíntesis, pero no liberan oxígeno. Otras son quimioautótrofas. Una de ellas, *Thiomargarita namibiensis*, habita en los sedimentos marinos y es el procarionte de mayor tamaño que se conoce (figura 21.13a). Obtiene energía de los electrones del azufre almacenado en una vacuola que constituye casi todo su volumen.

Algunas otras proteobacterias son quimioheterótrofas que habitan en los cuerpos de plantas o animales. El *Rhizobium* vive dentro de las raíces de las plantas y fija el nitrógeno. Ayuda a la planta y obtiene en reciprocidad abrigo y azúcares. *Escherichia coli* (figuras 21.9 y 21.11) reside en el intestino de los mamíferos, igual que *Helicobacter pylori* (figura 21.13b), la causa más común de úlcera estomacal, y *Vibrio cholerae*, que causa el cólera. Las rickettsias son proteobacterias que provocan el tifo y la fiebre maculada de las montañas rocallosas. Las rickettsias también son los parientes más cercanos y vivos de células que evolucionaron para formar mitocondrias (sección 20.4).

Algunas proteobacterias quimioautótrofas que viven en libertad tienen comportamiento complejo. Por ejemplo, las bacterias magnetotácticas contienen partículas del mineral magnetita compuesto por hierro y pueden detectar el campo magnético de la Tierra (figura 21.13c). Las bacterias son acuáticas y emplean esta información para navegar corriente abajo hacia aguas más profundas.

Las mixobacterias son proteobacterias que se desplazan como grupo cohesivo y se alimentan de otras bacterias del suelo. Cuando el alimento escasea, cientos de miles de células forman un cuerpo fructífero multicelular. En *Chondromyces crocatus*, el cuerpo fructífero es una estructura ramificada y elaborada de algunos décimos de milímetros de altura con cápsulas en las puntas (figura 21.13d). Cada cápsula aloja miles de células en latencia. El viento dispersa esas cápsulas hacia nuevos hábitats.

Los heterótrofos gram-positivos

Las bacterias gram-positivas son linajes de células de pared gruesa que se tiñen de púrpura al prepararse con tinción de Gram para verlas al microscopio. Las bacterias de pared delgada como las cianobacterias y las proteobacterias se tiñen de rosa por este proceso, y se describen como gram-negativas.

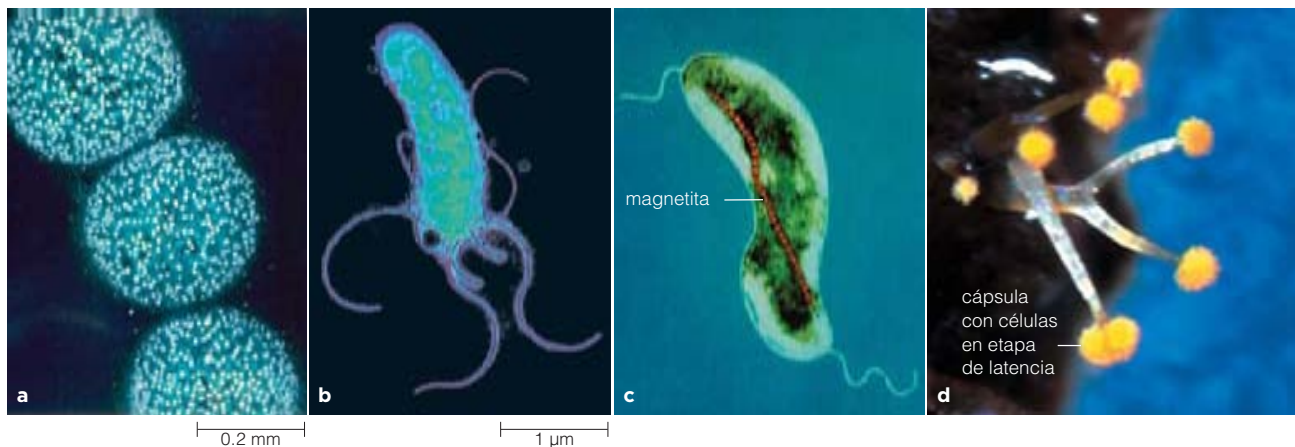


Figura 21.13 Proteobacterias. (a) *Thiomargarita namibiensis* vive en los sedimentos marinos y es tan grande que es visible sin ayuda del microscopio. Los puntos blancos son azufre en su vacuola. (b) *Helicobacter pylori* causa la mayor parte de las úlceras estomacales. (c) Una bacteria magnetotáctica con una cadena de partículas de magnetita. (d) Cuerpo fructífero multicelular de la mixobacteria *Chondromyces crocatus*. Una cápsula contiene miles de células en etapa de latencia.

La mayoría de las bacterias gram-positivas son quimioheterótrofas. El *Lactobacillus* efectúa reacciones de fermentación que producen yogur y otros alimentos. *L. acidophilus* (figura 21.14a) vive sobre la piel y en el intestino y la vagina. El lactato que produce reduce el pH de los alrededores, lo que contribuye a mantener a raya a las bacterias patógenas.

Las especies gram-positivas *Clostridium* y *Bacillus* forman **endosporas** cuando las condiciones son desfavorables. La endospora contiene un cromosoma bacteriano y un poco de citoplasma (figura 21.14b). Resiste el calor, la ebullición, la irradiación, el ácido y los desinfectantes. Al mejorar las condiciones, la endospora germina liberando una célula.

Las toxinas que fabrican algunas bacterias formadoras de endosporas pueden ser mortales. Cuando las endosporas de *Bacillus anthracis* son inhaladas, la persona puede enfermar de ántrax, trastorno en el cual la toxina bacteriana interfiere con la respiración. Las endosporas de *Clostridium tetani* que germinan en las heridas provocan el tétanos, el cual ocasiona toxinas que ocasionan que los músculos se contraigan de manera continua y muy fuerte. *C. botulinum* puede desarrollarse en alimentos enlatados de manera inadecuada y fabrica una toxina que al ingerirse provoca una intoxicación alimenticia paralizante llamada botulismo.

Las espiroquetas y las clamidias

Las espiroquetas se asemejan a un resorte estirado (figura 21.15). Algunas viven en libertad y otras dentro de un organismo huésped. Una espiroqueta ocasiona la enfermedad de Lyme que daña el corazón, el sistema nervioso y las articulaciones. Las garrapatas son el vector de esta enfermedad. En microbiología, un **vector** es un organismo que transporta un patógeno de un huésped a otro.

Las clamidias son parásitos intracelulares de los animales. Cada año *C. trachomatis* provoca casi un millón de casos de infecciones de transmisión sexual en Estados Unidos.

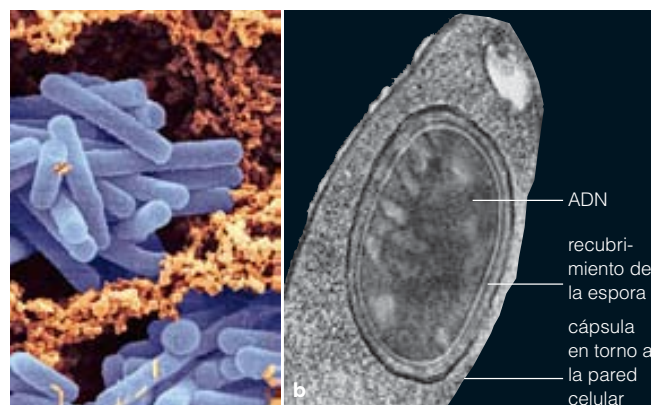


Figura 21.14 Bacterias gram-positivas. (a) Células de *Lactobacillus* en el yogur. (b) Una endospora formándose dentro de una célula de *Clostridium tetani*.



Figura 21.15 *Borrelia burgdorferi*, una espiroqueta que provoca la enfermedad de Lyme. Se desplaza de un huésped a otro dentro de las garrapatas.

Para repasar en casa

¿Qué son las bacterias?

■ Las bacterias son los procariontes más abundantes. La mayor parte son inocuas, o nos benefician liberando oxígeno, fijando nitrógeno o reciclando nutrientes. Una minoría de los quimioheterótrofos bacterianos provoca enfermedades en los humanos.

21.7 Las arqueas

■ Las arqueas, el linaje de procariontes descubierto más recientemente, son los parientes procariontes más cercanos de los eucariontes.

■ Conexiones con Pigmentos 7.1, Estructura de los cromosomas 9.1, ARN ribosomal 14.3, Operones 15.4, Clasificación 19.6.

El tercer dominio

Todos los procariontes fueron colocados anteriormente en un mismo reino, y es fácil entender el porqué. Los arqueos y las bacterias son de tamaño y forma similares, y carecen de núcleo. Ambos tienen un cromosoma circular con genes ordenados como unidades funcionales llamadas operones (sección 15.4).

Las características distintivas de las arqueas se hicieron aparentes por primera vez en la década de 1970. El biólogo molecular Carl Woese comenzó a comparar los ARN ribo-

somales de los procariontes para determinar cómo estaban relacionados entre sí. Los genes de ARNr son esenciales para la síntesis de proteínas (sección 14.3). Sin embargo, ciertas secuencias en estos genes pueden mutar un poco sin pérdida de función. A medida que los dos linajes difirieron más a lo largo de sus caminos evolutivos, más genes para ARNr difirieron.

Woese descubrió que algunos procariontes podrían clasificarse en un grupo distinto. Su secuencia de genes de ARNr los ubicaba entre las bacterias y los eucariontes. Con base en esta evidencia, Woese propuso un sistema de clasificación de tres dominios (sección 19.6).

El sistema de tres dominios hoy es ampliamente aceptado, y la evidencia que lo apoya continúa acumulándose. Como mencionamos con anterioridad, las arqueas y las bacterias tienen diferentes componentes de pared celular. Sus fosfolípidos de membrana son imágenes especulares uno de otro y son sintetizados de distinto modo. Igual que las células eucariontes, las arqueas enredan su ADN en torno a proteínas llamadas histonas. Las bacterias no sintetizan histonas ni organizan estructuralmente su ADN de esa forma.

Woese compara el descubrimiento de las arqueas con el de un nuevo continente, que se encuentra en exploración. Los exploradores ya han identificado varios de los principales subgrupos.

Aquí, allá y en todos sitios

En su fisiología, la mayor parte de las arqueas son **metanógenos** (productores de metano), **halófilos extremos** (amantes de la sal) y **termófilos extremos** (amantes del calor). Estas tres designaciones informales no son grupos filogenéticos. Algunas especies bacterianas también son metanógenos, halófilos extremos y termófilos extremos. Las arqueas y las bacterias coexisten e intercambian genes con frecuencia.

Algunas arqueas productoras de metano viven en el intestino de termitas, ganado y otros animales (figura 21.16a). Otras viven en pantanos, hielo del Antártico, mares o rocas bajo la superficie de la Tierra (figura 21.16b). Los metanógenos son estrictamente anaerobios; el oxígeno libre los mata. Son quimioautótrofos que forman ATP atrayendo electrones del hidrógeno gaseoso o del acetato. Se forma metano gaseoso (CH_4) como producto de estas reacciones.

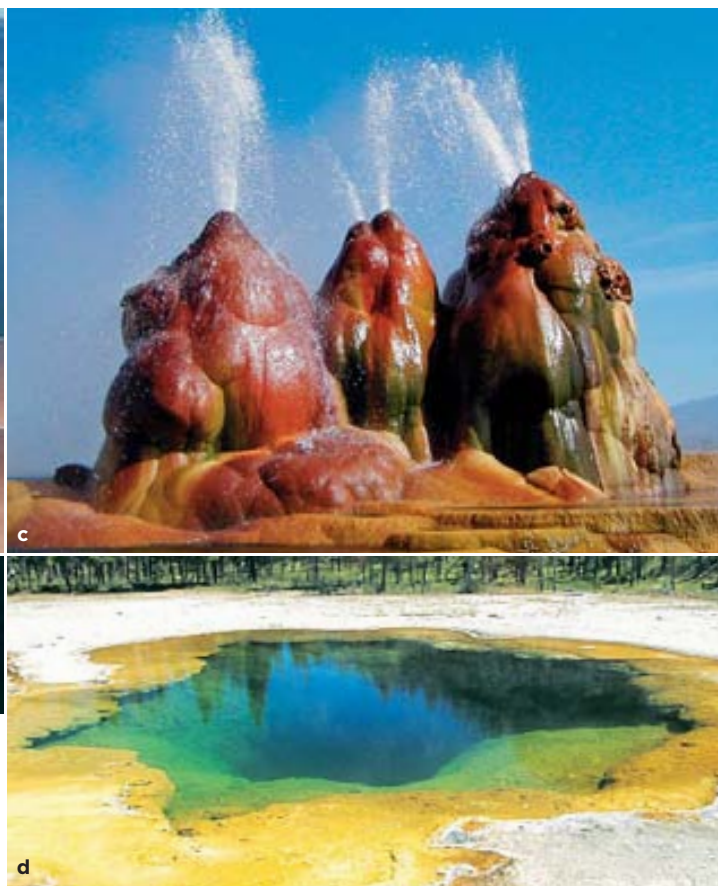
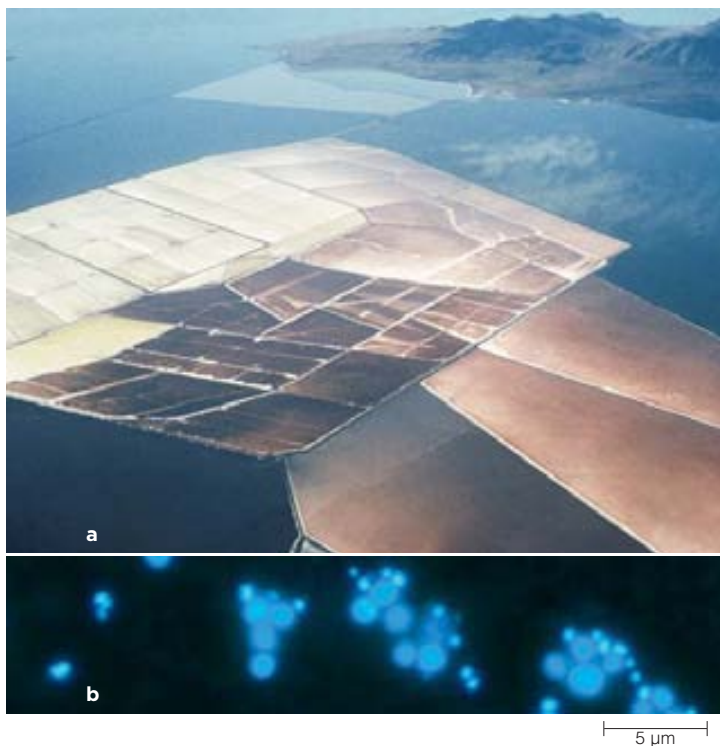
Figura 21.16 Arqueas metanógenas

(a) Los investigadores han aislado varios tipos de arqueas metanógenas del intestino del ganado.

(b) *Methanococcus jannaschii*, con dos manojos de muchos flagelos, crece en agua de aproximadamente 85 °C (185 °F) cerca de los ventos hidrotermales.

(c) Burbujas de gas metano a casi 230 m (750 pies) bajo el nivel del mar en el Mar Negro. El metano es producido por arqueas muy por debajo del fondo del mar, y se filtra hacia el agua profunda del océano donde se combina con ella para formar depósitos de hidratos de metano.





Por su actividad metabólica, los metanógenos producen dos mil millones de toneladas de metano al año. La liberación de este gas que contiene carbono a la atmósfera ejerce un impacto importante sobre el ciclo global del carbono. Como veremos en la sección 47.7, las emisiones de metano contribuyen al calentamiento global.

Las arqueas halófilas extremas viven en el Mar Muerto, el Gran Lago Salado, estanques de evaporación de agua salada y otros hábitats de alta salinidad (figura 21.17a). La mayor parte fabrica ATP por reacciones aeróbicas, pero cambian a fotosíntesis cuando el oxígeno escasea. Tienen un pigmento púrpura singular llamado bacteriorrodopsina incrustado en su membrana plasmática. Cuando se excita por la luz, esta proteína bombea protones (H^+) fuera de la célula. H^+ regresa a ella a través de las ATP sintasas, de modo que impulsa la formación de ATP.

Algunas arqueas termófilas extremas viven junto a ventilas hidrotermales, donde las temperaturas pueden exceder los $110^\circ C$ ($230^\circ F$). Los investigadores encontraron *Nanoarchaeum equitans* al explorar ventilas hidrotermales cerca de Islandia. De sólo 400 nanómetros de diámetro, *N. equitans* es una de las células más pequeñas que se conocen. Es parásita y su huésped es una arquea ligeramente mayor (figura 21.17b).

Otras arqueas que aman el calor abundan en manantiales calientes ricos en minerales (figura 21.17c,d). Las especies *Sulfolobus* crecen en agua bien oxigenada a $80^\circ C$ a pH 3. Las células pueden actuar como quimiotótrofos que metabolizan el azufre o cambiar a modo heterotrófico y alimentarse de compuestos de carbono.

Figura 21.17 Vida en entornos extremos. (a) En lagos salinos de evaporación en el Gran Lago Salado de UTA, arqueas halófilas extremas y algas rojizas tiñen de rosa el agua. (b) La parasítica *Nanoarchaeum equitans* (pequeñas esferas azules) crece como parásito sobre otra arquea, *Ignicoccus* (esferas más grandes). Ambos fueron aislados en agua a $100^\circ C$ cerca de una ventila hidrotermal.

(c) Lípidos de membrana típicos de arqueas han sido descubiertos en los Tres Budas, un manantial caliente en Gerlach, Nevada. (d) Manantiales calientes y estanques de Yellowstone son el albergue de termófilos extremos bacterianos y arqueas.

Las arqueas se encuentran por lo común en los mares, y no sólo en las ventilas hidrotermales. Puede haber tal cantidad de arqueas en aguas profundas como hay bacterias en el agua cerca de la superficie del océano. Las arqueas también se encuentran en el suelo y el agua dulce, en casi todos los sitios donde habitan las bacterias. Algunas arqueas prosperan en el intestino humano, la vagina y la boca. En contraste con las bacterias, se cree que pocas arqueas son patógenos humanos, aunque algunos que viven en la boca quizá contribuyen a la enfermedad de las encías.

Para repasar en casa

¿Qué son las arqueas?

■ Las arqueas son las células procariontes relacionadas de manera más cercana con los eucariontes. Muchos viven en hábitats muy calientes o muy salinos, pero hay arqueas casi en todos sitios. A diferencia de las bacterias, casi ninguno es patógeno.

- Los virus, las bacterias y otros patógenos evolucionan por selección natural, igual que sus huéspedes.
- Conexión con Selección direccional 18.4.

La naturaleza de la enfermedad Ocurre una infección una vez que un patógeno atraviesa las barreras superficiales del cuerpo, entra al medio interno y se multiplica. Se produce una **enfermedad** cuando las defensas del cuerpo no se movilizan suficientemente rápido para impedir que las actividades del patógeno interfieran con las funciones normales del organismo. Las enfermedades infecciosas se diseminan al contacto con diminutas cantidades de mucosa, sangre u otros líquidos corporales que pueden contenerlo. En el 2004, la Organización Mundial de la Salud estimó que alrededor de 19% de las muertes eran provocadas por enfermedades infecciosas. En la tabla 21.5 se da una lista de las causas más comunes de muerte en esta categoría.

En una epidemia, una enfermedad se disemina muy rápido en una parte de la población y después se abate. Las enfermedades esporádicas, como la tos ferina, ocurren de manera irregular, afectando a pocas personas. Las enfermedades endémicas se sufren más o menos de manera continua, pero no se diseminan mucho en poblaciones grandes. La tuberculosis es de este tipo, igual que el impétigo, una infección bacteriana altamente contagiosa que por lo regular no se disemina más allá de una clínica u hospital o algún otro sitio delimitado de manera similar.

En una pandemia, la enfermedad se disemina a nivel mundial. El SIDA es una pandemia y aún no se sabe cómo contenerlo. Un brote de SARS (síndrome agudo respiratorio severo) en el 2002-2003 fue una pandemia breve (figura 21.18). Se inició en China, y los viajeros lo llevaron con rapi-

Tabla 21.5 Muertes por enfermedades infecciosas*

Enfermedad	Tipo de patógeno	Muertes al año
Infecciones respiratorias agudas	Bacterias, virus	4 millones
SIDA	Virus (VIH)	2.7 millones
Diarreas	Bacterias, virus, protistas	1.8 millones
Tuberculosis	Bacterias	1.6 millones
Paludismo	Protistas	1.3 millones
Sarampión	Virus	600,000
Tos ferina	Bacterias	294,000
Tétanos	Bacterias	204,000
Meningitis	Bacterias, virus	173,000
Sífilis	Bacterias	157,000

* Muertes a nivel mundial, según el Reporte de Salud Mundial para 2004.

dez a otros países del mundo. Antes de que su diseminación se contuviera gracias a cuarentenas ordenadas por el gobierno (aislamiento de las personas infectadas) aproximadamente ocho mil personas enfermaron y alrededor de 10% de ellas murió. Los investigadores determinaron con celeridad que un coronavirus previamente desconocido provoca el SARS. Otros coronavirus provocan infecciones respiratorias menos peligrosas, como los catarros.

No se han reportado casos de SARS desde el 2003. ¿Habrá desaparecido este patógeno para siempre? Sólo el tiempo lo dirá. En ocasiones las enfermedades desaparecen algunos años y después se produce un brote sin advertencia previa.

Una perspectiva evolutiva Consideremos la enfermedad en términos de la lucha de supervivencia del patógeno. Un patógeno permanece en el entorno sólo el tiempo suficiente para acceder a las fuentes de energía y las materias primas. Para un organismo microscópico o virus, un humano constituye un huésped ideal de ambas cosas. Gracias a los recursos abundantes, el patógeno puede alcanzar poblaciones de tamaño sorprendente. Desde el punto de vista evolutivo, el patógeno que produce más descendientes es el más exitoso.

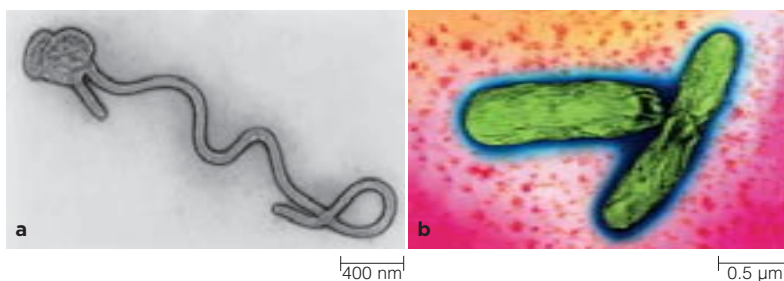
Dos barreras evitan que los patógenos evolucionen hasta una posición de dominancia total. Primero, cualquier especie cuya historia refleje haber sido atacada por un patógeno específico ha coevolucionado con él y tendrá defensas en su contra. Segundo, cuando el patógeno elimina demasiado rápido a su huésped, podría desaparecer junto con él, por lo cual producir un efecto menor que mortal puede ser benéfico para el patógeno. Consideremos al huésped infectado como una fábrica que produce patógenos y los distribuye. Matar al huésped constituiría el cierre de la fábrica. Cuanto más sobreviva el individuo infectado, se fabricarán y dispersarán más copias del patógeno.



Figura 21.18 Trabajador al cuidado de la salud en China, poniéndose uniforme de protección durante una pandemia de SARS. El virus de SARS se muestra en el recuadro, es un coronavirus, igual que algunos virus que provocan el catarro común. Algunos médicos y enfermeras que cuidaron a los pacientes de SARS sucumbieron en esa pandemia.

Figura 21.19 ¿Qué es más mortal?

(a) El virus de ébola destruye los vasos sanguíneos, matando a 90% por ciento de los infectados. Hasta el momento sus brotes han sido poco frecuentes y restringidos a pequeñas regiones de África. (b) *Mycobacterium tuberculosis* provoca la tuberculosis (TB). Sin tratamiento, el virus mata alrededor del 50% de los infectados y contagia a unos trescientos millones de personas a nivel mundial.



Los patógenos matan con frecuencia a los huéspedes debilitados por la edad o por la presencia de otros patógenos. También puede ocurrir la muerte cuando el patógeno infecta a un huésped nuevo que no cuenta con defensa alguna en su contra.

Enfermedades nuevas A medida que las poblaciones humanas han aumentado, las personas se han desplazado cada vez más lejos dentro de las junglas y otros hábitats previamente considerados marginales. En estas regiones remotas consumen los animales locales y en ocasiones encuentran patógenos que no han coevolucionado con los humanos. Como mencionamos antes, el VIH desciende del VIS, un virus que infecta a los chimpancés de África. Estos primates han evolucionado con el VIS, por lo que no mueren cuando son atacados.

El contacto cercano con animales salvajes tal vez haya iniciado la epidemia de SARS. Los murciélagos herradura chinos (*Rhinolophus*) son un reservorio natural para un virus cuya secuencia es casi idéntica al SARS. Los murciélagos y otros animales salvajes son capturados y vendidos vivos como alimento en los mercados de Asia.

En África, los murciélagos sirven de reservorio para el altamente mortal virus del ébola, (figura 21.19a). Con frecuencia mata entre 50 y 90% de los infectados. Los primeros síntomas son fiebre alta y dolor de cuerpo similar al que produce la gripe. A los pocos días se inicia el vómito y la diarrea y se destruyen los vasos sanguíneos. La sangre escapa al tejido circundante y se fuga por los orificios del cuerpo. Al entrar en contacto con el líquido corporal de personas infectadas, la enfermedad se disemina. Es fácil de comprender que al inicio de un brote de ébola se notifique a las agencias gubernamentales a nivel mundial. En el 2007, los brotes independientes en Uganda y el Congo infectaron a cientos de personas y mataron a más de cien.

Los oficiales de salud mundial actualmente vigilan muy de cerca la cepa H5N1 de influenza aviar (gripe aviar). El primer humano infectado por esta cepa vivía en Hong Kong en 1997. Desde entonces, se han reportado infecciones a humanos en otras partes de Asia, África, el Pacífico, Europa y en Medio Oriente. La mitad de los infectados mueren.

Hasta el momento, parece que hay poca o ninguna transmisión de H5N1 de un humano a otro; casi todas las personas se han contagiado por contacto directo con aves infectadas o sus heces. El virus se ha diseminado con rapidez entre las aves y se espera que tarde o temprano las afecte a nivel mundial. Si hay muchas aves infectadas, sin duda surgirán casos de transferencia de aves a humanos. Sin embargo, una preocupación aún mayor es el riesgo de que una mutación permita la transferencia de un humano a otro. Una pandemia de gripe en 1918 que infectó a la tercera

parte de la población mundial produjo la muerte de cincuenta millones de personas y fue provocada por una cepa de gripe aviar relacionada de manera distante con la actual.

La amenaza de la resistencia a los fármacos Como explicamos en la sección 18.4, el uso de antibióticos para tratar una enfermedad infecciosa produce selección direccional. En una población de patógenos, los menos afectados por el fármaco presentan ventaja selectiva. Los individuos resistentes al fármaco sobreviven y tienen descendientes mientras que los individuos susceptibles al fármaco mueren. Como resultado, la frecuencia de individuos resistentes al fármaco aumenta con el transcurso de las generaciones, que para la mayoría de los patógenos son breves.

Por ejemplo, *Streptococcus pneumoniae* se transmite por lo común entre los niños que van a las guarderías. Puede provocar neumonía, meningitis e infección crónica del oído. Las cepas resistentes a la penicilina de *S. pneumoniae* aparecieron por primera vez en 1967. En la actualidad, cerca de la mitad de las cepas conocidas son resistentes.

Las cepas de bacterias resistentes a la penicilina surgen por mutaciones o por transferencia genética horizontal. En el caso de *S. pneumoniae*, las comparaciones genéticas demostraron que los genes que confieren resistencia a los antibióticos fueron transferidos a una célula de *S. pneumoniae* a partir de una especie relacionada, *S. mitis*.

Los virus no son células, pero tienen genes que pueden mutar y, por tanto, evolucionar por selección natural. Por ejemplo, actualmente muchas cepas de VIH son resistentes a uno o más de los fármacos antivirales diseñados para combatirlo.

Es un mundo pequeño Como sabes, el VIH infectó a los humanos por primera vez en África, y después se diseminó a nivel mundial. El SAR se inició en Asia, y se transformó en amenaza global en pocos meses.

Tras la pandemia de SARS, se fijó un sistema internacional de alertas para ayudar a impedir que los infectados por patógenos potencialmente mortales diseminen la enfermedad. Sin embargo, en el 2007, un joven estadounidense llamado Andrew Speaker salió en los encabezados de los periódicos tras iniciar su viaje de luna de miel a pesar de estar infectado por una cepa resistente a los fármacos de *Mycobacterium tuberculosis* (figura 21.19b), la bacteria que causa la tuberculosis. Speaker tomó vuelos comerciales a varios países y después regresó a Estados Unidos. Por fortuna, no infectó a ninguno de sus compañeros de viaje. Sin embargo, su caso demostró lo difícil que es contener la diseminación de patógenos peligrosos en una era de viajes aéreos a nivel mundial y migración humana constante.

En los países en desarrollo, se estima que alrededor de 80% de las personas VIH positivas lo desconocen. En Estados Unidos se estima que la cuarta parte de los infectados por VIH nunca se han sometido a pruebas. Hacerse la prueba es el primer paso para recibir tratamiento que favorezca la salud y prolongue el margen de vida. A medida que el tratamiento se inicia en etapa más temprana, habrá más probabilidades de preservar la salud por más tiempo. Si crees que podrías haber estado expuesto al VIH, sométete a una prueba tan pronto sea posible.

¿Por qué opción votarías?

Desarrollar un fármaco seguro y eficaz contra el SIDA es un proceso costoso. ¿Sería conveniente negar el tratamiento a algunos pacientes con el fin de suministrar fármacos contra el SIDA de costo más bajo a personas en países en vías de desarrollo? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea.

Resumen

Sección 21.1 Un **virus** es una partícula infecciosa no celular con una capa de proteínas que recubre el ADN o el ARN. Un virus no puede reproducirse por sí solo. Infecta a una célula huésped y utiliza su maquinaria para replicarse y sintetizar sus proteínas. Un virus infecta sólo a un tipo de huéspedes específico. Por ejemplo, un **bacteriófago** infecta únicamente a bacterias. Algunos virus provocan enfermedades; actúan como **patógenos** en los humanos. Otros que infectan a ciertas especies no humanas son benéficos para el hombre.

Sección 21.2 Casi todos los ciclos de multiplicación viral son de cinco pasos. El virus se une con la célula huésped. Todo el virus o sólo su material genético penetra en la célula huésped. Los genes y enzimas del virus utilizan los mecanismos del huésped para replicar el material genético viral y sintetizar proteínas virales. Así se sintetizan partículas virales que después son liberadas.

Los bacteriófagos pueden multiplicarse por la **vía lítica**, en la cual se fabrican con rapidez nuevas partículas virales y son liberadas por lisis, o bien, a través de la **vía lisogénica**, en la que el ADN viral entra a formar parte del cromosoma del huésped.

Los del herpes son virus con cubierta que pueden permanecer inactivos en las células y salir de la latencia periódicamente. El VIH es un retrovirus de ARN con cubierta. Una enzima viral, la **reverso transcriptasa**, emplea el ARN como molde para fabricar ADN.

■ Usa la animación de CengageNOW para ver cómo puede multiplicarse un bacteriófago y los virus con cubierta.

Sección 21.3 Los viroides y priones son agentes infecciosos muy pequeños. Los **viroides** son círculos de ARN sin recubrimiento de proteína. Muchos de ellos provocan enfermedades a las plantas. Los **priones** son proteínas que ocurren naturalmente en el sistema nervioso de los vertebrados, pero provocan enfermedades mortales cuando se repliegan de manera incorrecta.

Secciones 21.4, 21.5 Las bacterias y las arqueas son los únicos **procariontes**: células unicelulares que carecen de núcleo o de los demás organelos que caracterizan a las células eucariontes. Muchas especies procariontes incluyen diversas **cepas**, cada una con algún carácter distintivo. Los procariontes son pequeños, abundantes y (como grupo) metabólicamente diversos. Los autótrofos, como las bacterias fotosintéticas, obtienen carbono del dióxido de carbono. Los heterótrofos obtienen carbono al descomponer compuestos orgánicos sintetizados por otros organismos, como ocurre cuando los **saprófitos** se alimentan de desechos y desperdicios.

La mayoría de los procariontes tiene una **pared celular** en torno a la membrana plasmática. Muchas células presentan también **pili** o **flagelos** en esta membrana. El **cromosoma pro-**

carionte es una molécula de ADN circular que reside en una región del citoplasma llamada **nucleoide**. Muchos procariontes tienen uno o más **plásmidos**, círculos de ADN distintos del cromosoma y que llevan algunos genes. Los procariontes se reproducen por **fiación procarionte**: replicación del cromosoma y división de la célula en dos células descendientes genéticamente idénticas.

Tres tipos de **transferencia genética horizontal** permiten desplazamiento de genes entre las células procariontes. La **conjugación** es la transferencia de un plásmido y quizá de algunos genes cromosomales a otra célula. La **transducción** es una transferencia de genes con ayuda de virus. En la **transformación** se capta ADN del entorno.

■ Usa la animación de CengageNOW para observar la fiación y conjugación de los procariontes.

Secciones 21.6, 21.7 Las bacterias son el linaje celular más antiguo y los procariontes más abundantes. Muchas bacterias son importantes desde el punto de vista ecológico. Las **cianobacterias** producen oxígeno como subproducto de la fotosíntesis. Otras realizan la **fiación del nitrógeno**; transforman el nitrógeno gaseoso en compuestos ricos en nitrógeno que pueden ser captados por las plantas. Una minoría de las bacterias son patógenos humanos. Ciertas bacterias sobreviven en condiciones desfavorables como **endosporas**, las cuales toleran la ebullición y otras agresiones del entorno. Las garrapatas son **vectores** para ciertos patógenos bacterianos, es decir, llevan las bacterias de un huésped a otro.

Las arqueas son procariontes, pero se parecen a las células eucariontes en ciertas características. Las comparaciones de estructura, funcionamiento y secuencias genéticas los colocan en un dominio aparte, entre los eucariontes y las bacterias. La investigación ha demostrado que las arqueas son más diversas y están más ampliamente distribuidas de lo que se pensaba. Incluyen a los **metanógenos** (productores de metano), **halófilos extremos** (bacterias que gustan de la sal) y **termófilos extremos** (bacterias que gustan del calor).

Sección 21.8 La **enfermedad** se produce cuando los patógenos invaden al huésped. Los huéspedes coevolucionan con sus patógenos. La selección favorece las defensas del huésped en contra de las infecciones; también favorece a los patógenos que no matan al huésped antes de que la infección se disemine. El uso de antibióticos efectúa la selección de bacterias resistentes a los antibióticos. Los genes que transfieren resistencia a los fármacos surgen por mutaciones y pueden diseminarse entre las bacterias por métodos de transferencia genética horizontal.

La enfermedad puede ser mortal cuando el individuo está debilitado por la edad o por patógenos múltiples, o bien carece de defensas coevolutivas. Las personas carecen de defensas contra los nuevos patógenos.

Ejercicio de análisis de datos

Uno de los aspectos más tristes de la pandemia del SIDA es la transmisión de VIH de madre a hijo. Las madres no tratadas tienen probabilidades de 15 a 30% de transmitir la infección durante el embarazo. El virus también se transfiere por amamantamiento.

Desde que se inició la pandemia de SIDA se han producido más de ocho mil casos de transmisión de VIH de madre a hijo en Estados Unidos. En 1993, los médicos estadounidenses comenzaron a suministrar fármacos antirretrovirales a mujeres VIH positivas durante el embarazo y a tratar a madres e hijos en los meses posteriores al parto. Sólo alrededor de 10% de las madres recibieron el tratamiento en 1993, pero en 1999, más de 80% recibió fármacos.

En la figura 21.20 se muestra el número de diagnósticos de SIDA entre niños en Estados Unidos. Emplea esta información para responder lo siguiente.

1. ¿Cómo se modificó la cantidad de niños a quienes se diagnosticó SIDA a fines de la década de 1980?
2. ¿En qué año alcanzó un máximo los nuevos diagnósticos de SIDA en niños y a cuántos se les diagnosticó esta enfermedad ese año?
3. ¿Cómo se modificó el número de diagnósticos de SIDA al aumentar el uso de antirretrovirales en madres y lactantes?

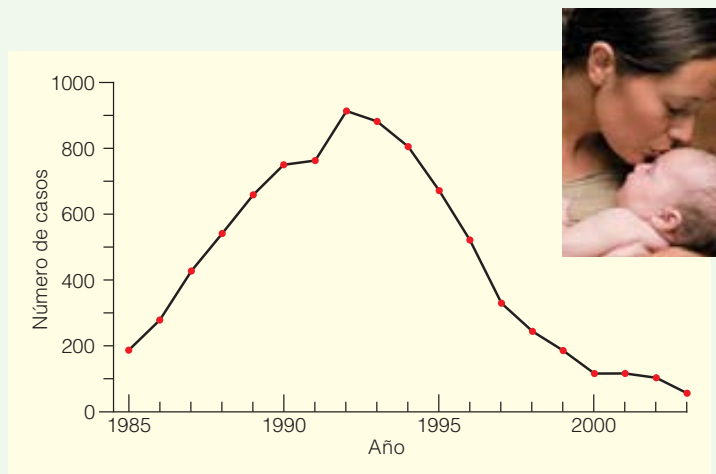


Figura 21.20 Número de nuevos diagnósticos de SIDA en Estados Unidos al año en niños expuestos al VIH durante el embarazo, el parto o por amamantamiento.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. El ADN o el ARN puede ser el material genético de _____.
a. una bacteria c. un virus
b. un prion d. una arquea
2. Un viroide consiste en su totalidad de _____.
a. ADN c. proteína
b. ARN d. lípidos
3. Los bacteriófagos pueden multiplicarse por _____.
a. fisión procarionte c. la vía lisogénica
b. la vía lítica d. tanto b como c
4. El material genético del VIH es _____.
a. las arqueas c. los priones
b. las bacterias d. tanto a como b
5. Sólo _____ son procariontes.
a. las arqueas c. los priones
b. las bacterias d. tanto a como b
6. Las bacterias transfieren plásmidos por _____.
a. fisión procarionte c. conjugación
b. transformación d. la vía lítica
7. Todas _____ son fotoautótrofas que liberan oxígeno.
a. las espiroquetas c. las cianobacterias
b. las clamidias d. las proteobacterias
8. La *E. coli* que vive en tu intestino es _____.
a. una espiroqueta c. una cianobacteria
b. una clamidia d. una proteobacteria
9. Todas _____ son parásitos intracelulares de los vertebrados.
a. las espiroquetas c. las cianobacterias
b. las clamidias d. las proteobacterias
10. Algunas bacterias gram-positivas (por ejemplo, *Bacillus anthracis*) sobreviven a las condiciones duras del entorno formando _____.
a. un pilus c. una endospora
b. un heterocisto d. un plásmido
11. Sólo _____ se reproducen por fisión procarionte.
a. los virus c. las bacterias
b. las arqueas d. tanto b como c
12. Un plásmido es un círculo de _____.

13. ¿Cuáles de las siguientes enfermedades infecciosas matan a mayor número de personas cada año?

a. el ébola c. el sarampión
b. el SIDA d. la sífilis

14. Una pandemia es _____.

15. Relaciona los términos de la columna de la izquierda con su descripción más adecuada.

_____ arquea	a. proteína infecciosa
_____ bacteria	b. partícula infecciosa no viva; cubierta de ácido nucleico, capa de proteína
_____ virus	c. permite el acercamiento de las células
_____ plásmido	d. procariontes que se asemejan más a los eucariontes
_____ halófilo extremo	e. células procariontes más comunes
_____ prion	f. pequeño círculo de ADN bacteriano
_____ pilus sexual	g. amante de la sal

■ Visita [CengageNOW](#) para encontrar preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Como otros organismos, las plantas soportan enfermedades virales (figura 21.3). Recuerda que en la sección 4.12 vimos que las partes de las plantas suelen estar protegidas por una cutícula serosa y cada célula vegetal tiene una pared de celulosa en torno a su membrana plasmática. Los virus vegetales a menudo penetran en la célula de la planta huésped con ayuda de insectos que se alimentan de plantas. Una vez dentro de la célula, el virus provoca cambios en los plasmodesmos de la misma. Explica por qué la alteración de estas estructuras podría ser benéfica para el virus.
2. Al plantar semillas de frijol, se aconseja inocularlas primero con un polvo que contiene células de *Rhizobium*, una bacteria fijadora de nitrógeno, que infecta las raíces de la planta. ¿Por qué la presencia de estas bacterias puede ser benéfica para las plantas?
3. Los virus que carecen de cubierta de lípidos tienden a permanecer infecciosos fuera del cuerpo por periodos más prolongados que los que tienen cubierta. Además, los virus “desnudos” tienen menos probabilidades de desaparecer por el uso de agua y jabón. ¿Podrías explicar el motivo?

Protistas: los eucariontes más simples

IMPACTOS Y PROBLEMAS

La amenaza de la malaria

La malaria es una de las causas principales de muertes humanas. A nivel mundial ocasiona la defunción de más de 1.3 millones de personas al año. Lo causa el *Plasmodium*, un protista unicelular. Los mosquitos llevan este protista de un huésped humano a otro.

El *Plasmodium* penetra a la sangre humana y a las células hepáticas, donde se alimenta y se multiplica. La infección por *Plasmodium* destruye los eritrocitos que transportan el oxígeno, provocando debilidad. Las personas afectadas tienen ataques de escalofrío y fiebre, y a menudo presentan ictericia, pues los materiales de desecho se acumulan en su cuerpo y le imparten una coloración amarillenta. Los eritrocitos infectados por *Plasmodium* que llegan al cerebro pueden ocasionar ceguera, convulsiones, coma y muerte. Los niños son particularmente susceptibles (figura 22.1).

La malaria era común en Estados Unidos, en particular en las regiones del sur, hasta que mediante una campaña agresiva en los años 40 se erradicó esta enfermedad. Los pantanos y estanques donde se multiplicaban los mosquitos fueron drenados y millones de hogares rociados con el insecticida DDT. En la actualidad, casi todos los casos de malaria en Estados Unidos son de personas que contrajeron la enfermedad fuera del país.

La malaria es principalmente una enfermedad tropical: pues el *Plasmodium* no sobrevive a bajas temperaturas. La malaria sigue siendo común en algunas partes de México, América del Sur, América Central y también en las islas de Asia y el Pacífico, pero produce mayores defunciones en África. Un niño africano muere por malaria cada 30 segundos.

Como vimos en la sección 18.6, la malaria constituye una presión selectiva potente para los humanos en África. El alelo responsable de la anemia falciforme también reduce la mortalidad por esta enfermedad.

La selección natural también actúa sobre *Plasmodium*. Este protista recientemente se ha vuelto resistente a varios fármacos contra la malaria. En un marco de tiempo más amplio, ha evolucionado con una capacidad sorprendente para modificar el comportamiento de sus huéspedes. El *Plasmodium* hace que los mosquitos que lo transmiten tengan más probabilidades de alimentarse varias veces por la noche y, por tanto, más probabilidades de picar a varias personas. Asimismo, hace a los humanos infectados especialmente apetitosos para los mosquitos hambrientos. Manipulando a este insecto y a los hospederos humanos, el protista maximiza las probabilidades de que sus descendientes lleguen a un nuevo hospedero.

En este capítulo describiremos a los protistas, grupo que a veces se considera como los eucariontes “simples”. La generalidad de los protistas son estructuralmente menos complejos que otros eucariontes, sin embargo, presentan adaptaciones exquisitas. La mayor parte de los protistas no causan enfermedades, de hecho muchos son benéficos. Entre otras cosas, descomponen desechos y sirven como alimento para organismos más grandes, captan parte del dióxido de carbono que contribuye al calentamiento global y ayudan a mantener estable el pH de las aguas del océano.



¡Mira el video! Figura 22.1 Niño de Mozambique que aguarda a un examen para detectar malaria. A la izquierda se ve una ilustración de *Plasmodium* surgiendo de un eritrocito infectado.

Conceptos básicos



Clasificación de los protistas

Los protistas incluyen muchos linajes de organismos eucariontes unicelulares y sus parientes multicelulares más cercanos. La determinación de la secuencia genética y otros métodos permiten esclarecer en la actualidad cómo están relacionados los linajes de protistas entre sí y con plantas, hongos y animales. [Sección 22.1](#)



Protozoarios flagelados y células con concha

Los protozoarios flagelados incluyen depredadores unicelulares y algunos parásitos humanos. Los foraminíferos y los radiolarios son heterótrofos unicelulares con concha. Casi todos viven en los mares. [Secciones 22.2, 22.3](#)



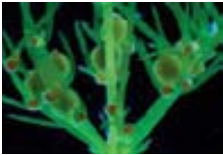
Los alveolados

Los protozoarios ciliados, dinoflagelados y apicomplejos son fotoautótrofos unicelulares, depredadores y parásitos. El rasgo que comparten es una capa singular de sacos por debajo de la membrana plasmática. [Secciones 22.4-22.6](#)



Los estramenópidos

Las diatomeas y las algas color marrón son estramenópidos, la mayoría de los cuales son fotoautótrofos. Los mohos de agua incoloros que incluyen los principales patógenos de las plantas también son estramenópidos. [Secciones 22.7, 22.8](#)



Los parientes más cercanos de las plantas terrestres

Las algas rojas y las algas verdes son organismos unicelulares fotosintéticos y algas multicelulares. Un linaje de algas verdes multicelulares incluye a los parientes vivos más cercanos de las plantas terrestres. [Secciones 22.9, 22.10](#)



Parientes de hongos y animales

Una gran variedad de especies ameboides antiguamente clasificadas como miembros de linajes separados se encuentran ahora unidos como amebozoarios. Son parientes cercanos de hongos y animales. [Sección 22.11](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- En la sección 20.3 se introdujo el linaje eucarionte más temprano. A continuación examinaremos la diversidad de sus descendientes y cómo se clasifican (19.1). Consideraremos de nuevo la evolución de organelos como resultado de la endosimbiosis (20.4).
- Explicaremos la adaptación de las células a la hipertonicidad (5.6) y el uso de vías anaerobias (8.5) en hábitats con bajo contenido de oxígeno. También veremos otro ejemplo de bioluminiscencia (6.5).
- Estudiaremos a los organismos empleados en los primeros estudios de la fotosíntesis (2.2, 7.2), al igual que los pigmentos fotosintéticos (7.1). También recordaremos los plasmodesmos vegetales (4.12) y la división de células vegetales (9.4).
- La variación de motilidad de las células (4.13) es un amplio tema de este capítulo. Otro tema es el papel que desempeñan los protistas en su entorno, por ejemplo, al amortiguar el pH de los océanos (2.6) y afectar los niveles de carbono y oxígeno en la atmósfera (7.9).

¿Por qué opción votarías? El insecticida DDT es altamente eficaz contra los mosquitos que transmiten la malaria, pero también daña la vida silvestre y a los humanos. Algunas personas desearían que se prohibiera el uso del DDT a nivel mundial, mientras que otras consideran que si se usa con cuidado, constituye un arma importante en la lucha contra la malaria. ¿Se debería prohibir el uso del DDT a nivel mundial? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

22.1 Los diversos linajes de los protistas

- Los protistas incluyen muchos linajes de eucariontes unicelulares, algunos sólo relacionados de manera distante entre sí.
- Conexión con Clasificación 19.1.

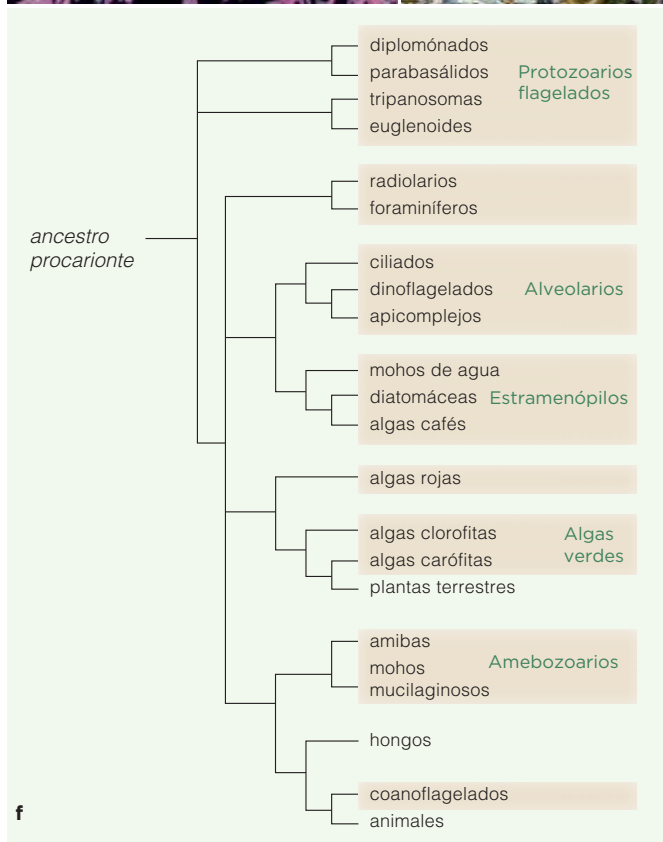
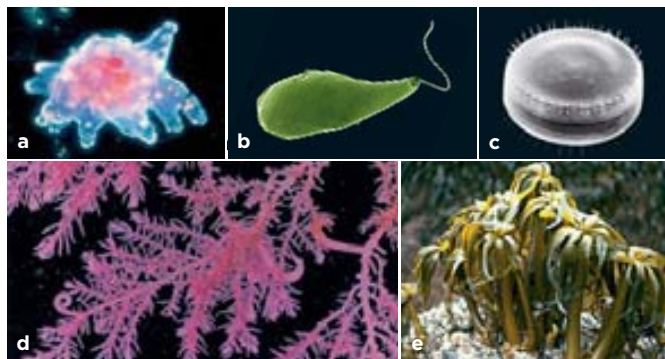


Figura 22.2 Los protistas unicelulares incluyen (a) amibas, (b) euglenoides y (c) diatomeas. La mayor parte de las algas rojas (d) y todas las algas cafés (e) son multicelulares. (f) Árbol genealógico eucarionte propuesto con los grupos protistas tradicionales indicados en recuadros en abanico. Observa que los protistas no están unidos en un solo linaje. **Investiga:** ¿Las plantas terrestres se relacionan de manera más cercana con las algas rojas o con las algas cafés? *Respuesta: con las algas rojas*

Clasificación y filogenia

Los **protistas** son organismos eucariontes que no pertenecen a los hongos, plantas o animales. No tienen un rasgo único característico; son un conjunto de linajes más que un clado o grupo monofilético según la definición de la sección 19.1.

Como mencionamos en capítulos anteriores, los investigadores han comenzado a dividir el antiguo reino de los protistas en muchos grupos más pequeños. La determinación de la secuencia genética desempeña un papel fundamental en estas investigaciones y ha demostrado que muchos grupos protistas sólo están relacionados de manera distante entre sí. De hecho, algunos protistas están relacionados más de cerca con plantas, hongos o animales que con otros protistas.

En la figura 22.2 se muestran ejemplos de protistas y el sitio donde se cree que los miembros de su grupo se adaptan actualmente en el árbol genealógico eucarionte. Los recuadros de color café denotan los grupos de protistas que analizaremos en este libro. Hay muchos protistas adicionales, pero este muestreo de grupos principales bastará para demostrar la diversidad de los protistas, su importancia ecológica y sus efectos sobre la salud humana.

Organización y nutrición de los protistas

La mayor parte de los linajes de protistas incluye únicamente especies unicelulares (figura 22.2a-c y tabla 22.1). Sin embargo, hay algunos protistas que forman colonias y varios grupos han evolucionado como multicelulares (figura 22.2d,e). Algunos protistas multicelulares tienen cuerpos de gran tamaño que constan de muchos tipos de células diferenciadas.

Muchos protistas son heterótrofos en el agua o la tierra. Se alimentan de materia orgánica en descomposición o son depredadores de organismos más pequeños como las bacterias. Otros protistas heterótrofos viven dentro de organismos más grandes, incluidos los seres humanos. En algunos casos, los endosimbiontes protistas no dañan a los huéspedes o incluso los benefician. Por ejemplo, los protozoarios flagelados que habitan en el intestino de las termitas imparten a estos insectos la capacidad de digerir la madera. Otros protistas son parásitos y algunos infectan a los humanos.

Los protistas autótrofos tienen cloroplastos y realizan fotosíntesis. Los cloroplastos de los protistas evolucionaron por dos mecanismos ligeramente distintos. En la sección 20.4 se explicó de qué manera las cianobacterias fueron englobadas por una célula heterótrofa y evolucionaron hasta convertirse en cloroplastos. Este proceso se llama endosimbiosis primaria. El ancestro común de las algas rojas y verdes obtuvo sus cloroplastos de ese modo. Más tarde, diversos protistas heterótrofos englobaron células de algas rojas o verdes; algunas de ellas sobrevivieron y evolucionaron hasta formar cloroplastos por el proceso denominado endosimbiosis secundaria.

Ciertos protistas (pocos) son los únicos eucariontes que funcionan tanto como autótrofos o como heterótrofos. Estos “mixótrofos” versátiles cambian de modo nutricional según las condiciones del entorno.

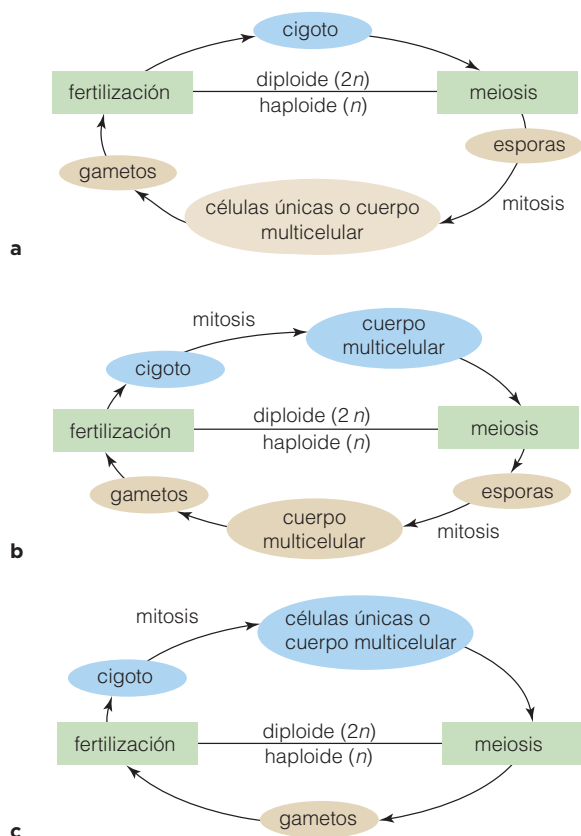


Figura 22.3 Ejemplos de ciclos de vida generales de los protistas. **(a)** Ciclo predominantemente haploide, en el cual la única célula diploide es el cigoto. **(b)** Alternancia de generaciones con formas multicelulares haploides y diploides. **(c)** Ciclo predominantemente diploide.

Ciclos de vida de los protistas

Los protistas muestran gran diversidad en sus ciclos de vida y la mayor parte se reproduce tanto sexual como asexualmente. Por lo general, las células haploides predominan en el ciclo de vida; sólo el cigoto es diploide (figura 22.3a). Los parásitos protistas que provocan la malaria tienen este tipo de ciclo. En otros grupos se observa **alternancia de generaciones**, con haploides multicelulares y cuerpos diploides (figura 22.3b). Algunas algas tienen este tipo de ciclo al igual que ciertas plantas terrestres. Las esporas producidas en estos ciclos a menudo son células flageladas. En el tipo de ciclo final predominan las células diploides (figura 22.3c). Las diatomeas tienen este tipo de ciclo de vida.

A menudo los protistas se reproducen asexualmente, siempre que las condiciones sean favorables. Ocurre reproducción sexual cuando las condiciones son menos favorables. Algunos protistas unicelulares también sobreviven en las etapas difíciles formando un **quiste**, estructura no mótil con paredes que permanecen en etapa de latencia hasta que las condiciones favorecen su crecimiento.

Tabla 22.1 Características de algunos grupos de protistas

Grupo de protistas	Organización	Modo de nutrición
Protozoarios flagelados		
Diplomónados	Unicelulares	Heterótrofos; de vida libre o son parásitos de animales
Parabasálidos	Unicelulares	Heterótrofos; de vida libre o son parásitos de animales
Cinetoplástidos	Unicelulares	Heterótrofos; en su mayoría parásitos; algunos de vida libre
Euglenoides	Unicelulares	En su mayoría son heterótrofos; de vida libre, algunos son autótrofos o mixótrofos
Radiolarios	Unicelulares	Heterótrofos de vida libre
Foraminíferos	Unicelulares	Heterótrofos de vida libre
Alveolados		
Ciliados	Unicelulares	Heterótrofos; la mayoría de vida libre, algunos son parásitos de animales
Dinoflagelados	Unicelulares	Autótrofos, mixótrofos, heterótrofos de vida libre o son parásitos
Apicomplejos (esporozoarios)	Unicelulares	Heterótrofos; todos son parásitos de los animales
Estramenópidos		
Oomicetos	Unicelulares o multicelulares	Heterótrofos; de vida libre o son parásitos de animales
Diatomeas	Unicelulares	En su mayoría autótrofos, algunos son heterótrofos o mixótrofos
Algas cafés	Multicelulares	Autótrofos
Algas rojas		
	En su mayoría multicelulares	Autótrofos
Algas verdes		
	Unicelulares, formadores de colonias o multicelulares	Autótrofos
Amebozoarios		
Amibas	Unicelulares	Heterótrofos; la mayoría de vida libre, algunos son parásitos de animales
Mohos	Unicelulares y con etapas adicionales en el ciclo de vida	Heterótrofos

Para repasar en casa

¿Qué son los protistas?

- Los protistas son un conjunto de linajes eucariontes. La mayor parte son unicelulares, pero algunas especies son multicelulares.
- Los protistas pueden ser autótrofos o heterótrofos y algunos pueden cambiar entre estos modos reproductivos. Por lo general se reproducen tanto por vía sexual como asexual.

22.2 Protozoarios flagelados

- Los protozoarios flagelados son especies unicelulares que nadan en lagos, mares y líquidos corporales de los animales.
- Conexiones con Vías anaerobias 8.5, Efectos de la tonicidad 5.6.

Los **protozoarios flagelados** son organismos unicelulares sin pared con uno o más flagelos. Todos los grupos son heterótrofos en su totalidad o en su mayor parte. Una **película** o capa de proteínas elásticas justo por debajo de la membrana plasmática, ayuda a las células a retener su forma.

Las células haploides predominan en el ciclo de vida de estos grupos, y se reproducen asexualmente por **fisión binaria**: una célula duplica su ADN y organelos, y después se divide a la mitad. El resultado son dos células idénticas.

Los flagelados anaerobios

Las diplomónados y los parabasálidos tienen flagelos múltiples y son de los pocos protistas que pueden vivir en agua con escasez de oxígeno. Carecen de las mitocondrias típicas, y en vez de ello presentan hidrogenosomas, organelos que producen algo de ATP por una vía anaerobia. Los

hidrogenosomas evolucionaron a partir de las mitocondrias y constituyen una adaptación a los hábitats acuáticos anaerobios. Los parabasálidos y los diplomónados que viven en libertad se desarrollan en abundancia en las profundidades de mares y lagos. Otros habitan dentro de cuerpos de animales y pueden ser dañinos, útiles o no producir efecto sobre el hospedero.

El diplomónado *Giardia lamblia* provoca la giardiasis, enfermedad común en los humanos. El protista se adhiere al recubrimiento intestinal del huésped y succiona sus nutrientes (figura 22.4a,b). Los síntomas de giardiasis incluyen calambres, náusea y diarrea severa, que a veces persiste por varias semanas. Las personas y los animales infectados excretan quistes de *G. lamblia* en heces, los cuales sobreviven varios meses en el agua. La ingestión de tan solo algunos de ellos puede conducir a infección.

El parabasálido *Trichomonas vaginalis* infecta las vías reproductivas humanas provocando tricomoniasis (figura 22.4c). Como *T. vaginalis* no produce quistes, no sobrevive mucho fuera del cuerpo humano. Por fortuna para el parásito, las relaciones sexuales le permiten penetrar directamente a sus hospederos. En Estados Unidos hay unos seis millones de personas infectadas. En las mujeres, los sínto-

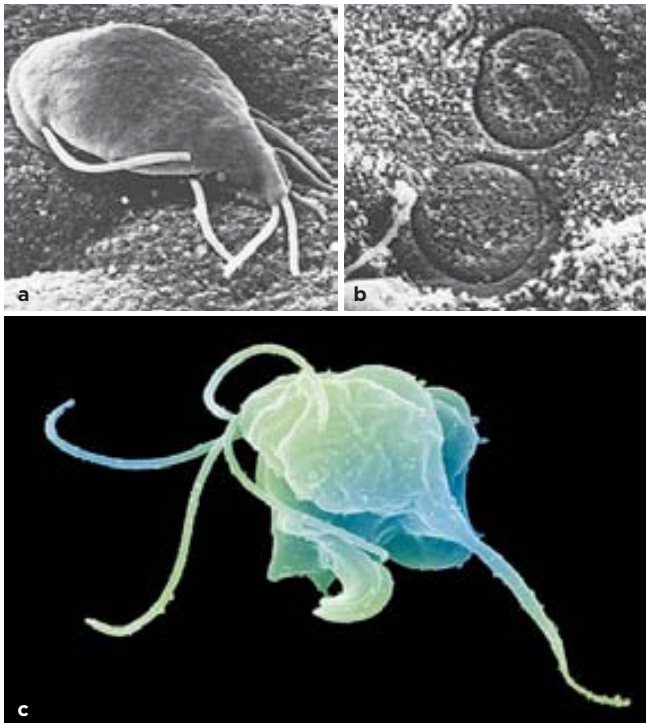


Figura 22.4 (a) Microfotografías electrónicas de *Giardia lamblia* y (b) un ejemplo de las huellas que deja su disco de succión sobre el recubrimiento intestinal. (c) Microfotografía electrónica de *Trichomonas vaginalis* que provoca tricomoniasis, una enfermedad de transmisión sexual.

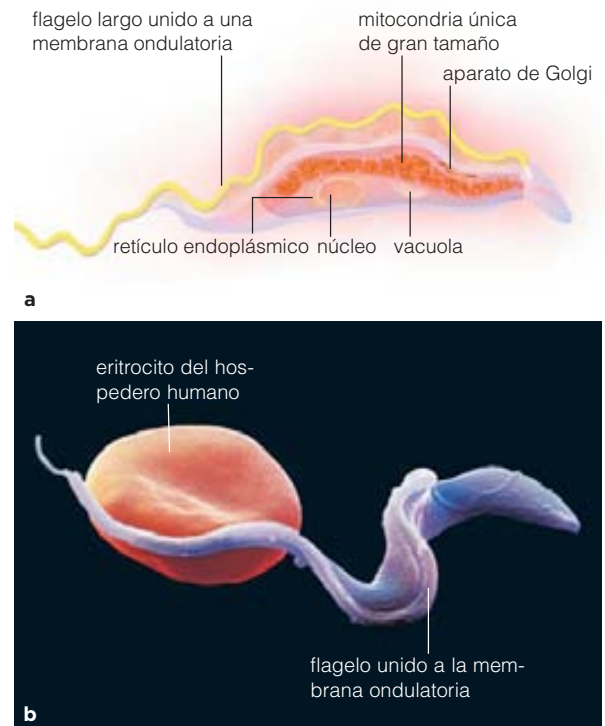


Figura 22.5 (a) Diagrama y (b) microfotografía electrónica del cinetoplástito *Trypanosoma brucei*. El piquete de una mosca tse tse infectada basta para que el tripanosoma entre a la sangre. Habita en la porción líquida de la sangre (el plasma) de donde absorbe nutrientes.

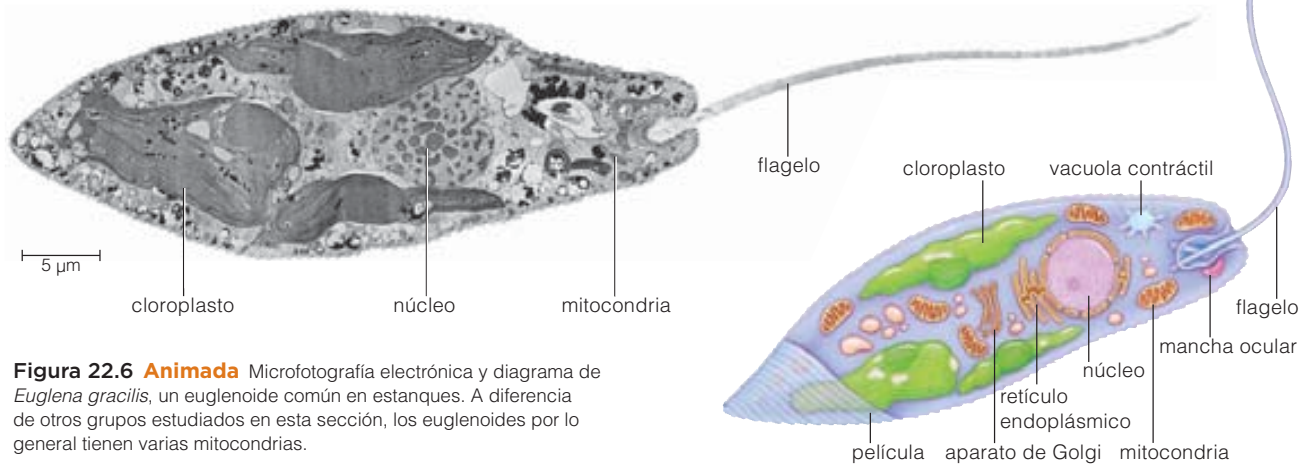


Figura 22.6 Animada Microfotografía electrónica y diagrama de *Euglena gracilis*, un euglenoide común en estanques. A diferencia de otros grupos estudiados en esta sección, los euglenoides por lo general tienen varias mitocondrias.

mas incluyen incomodidad vaginal, escozor y flujo amarillento. Los varones infectados por lo regular no presentan síntomas. La infección sin tratamiento daña las vías urinarias, ocasiona infertilidad y aumenta el riesgo de infección por VIH. Una dosis de fármaco antiprotozoario proporciona una cura rápida. Ambos compañeros deben recibir tratamiento para evitar infectarse otra vez.

Los tripanosomas y otros cinetoplástidos

Los cinetoplástidos son protozoarios flagelados con una sola mitocondria de gran tamaño. En el interior de la misma, cerca de la base del flagelo, hay una acumulación de ADN que corresponde al cinetoplasto del cual se deriva el nombre del grupo.

Algunos cinetoplástidos se alimentan de bacterias de agua dulce y del mar, pero los **tripanosomas**, el subgrupo más grande, son parásitos y habitan en plantas y animales. Los tripanosomas son células cónicas largas con membrana ondulatoria (figura 22.5). Un flagelo único unido a esta membrana ocasiona su movimiento ondulatorio característico.

Los insectos que pican actúan como vectores para muchos tripanosomas parásitos de los humanos. De nuevo, un vector es un insecto u otro animal que transmite un patógeno entre hospederos.

Las moscas tse tse transmiten el *Trypanosoma brucei*, que ocasiona la tripanosomiasis africana, llamada comúnmente mal del sueño africano. Los infectados sienten sueño durante el día y a menudo no pueden dormir por la noche. Cuando la infección no se trata, puede ser mortal. Las moscas tse tse que diseminan *T. brucei* sólo se encuentran en el África subsahariana.

Los insectos que se alimentan de sangre transmiten *Trypanosoma cruzi*, que causa la enfermedad de Chagas. La infección no tratada puede dañar el corazón y los órganos digestivos. La enfermedad de Chagas hoy predomina en partes de América Central y del Sur, y ocurre con poca frecuencia en los estados del sur de Estados Unidos. El gran flujo de inmigrantes de América Central y del Sur a Estados Unidos aumentó la preocupación por contaminación de suministro de sangre con *T. cruzi*. En 2006, los ban-

cos de sangre comenzaron a probar la sangre donada para detectar *T. cruzi*.

Los euglenoides

Los **euglenoides** son protistas flagelados relacionados de manera cercana con los cinetoplástidos. La mayor parte vive en agua dulce y ninguno es patógeno humano. Por lo general son depredadores diminutos, algunos son parásitos de organismos más grandes y alrededor de una tercera parte presenta cloroplastos (figura 22.6). La estructura de los cloroplastos euglenoides y los pigmentos en su interior indican que estos organelos evolucionaron a partir de las algas verdes por endosimbiosis secundaria.

Los euglenoides fotosintéticos detectan la luz, gracias a una mancha ocular cerca de la base de su largo flagelo. Por lo común realizan nutrición heterótrofa cuando los niveles de luz disminuyen o las condiciones para la fotosíntesis son desfavorables.

Un euglenoide es hipertónico en relación con el agua dulce. Igual que en otros protistas de agua dulce, una o más **vacuolas contráctiles** contrarrestan la tendencia del agua a difundirse al interior de la célula. El exceso de agua se recolecta en vacuolas contráctiles que, al contraerse, la expulsan al exterior.

Para repasar en casa

¿Qué son los protozoarios flagelados?

- Los protozoarios flagelados son protistas unicelulares con uno o más flagelos. Por lo regular son heterótrofos y se reproducen asexualmente por fisión binaria.
- Las diplomónados y los parabasalidos se han adaptado a vivir en agua con bajo contenido de oxígeno. Algunos miembros de estos grupos por lo común infectan a los humanos y les provocan enfermedades.
- Los tripanosomas también incluyen patógenos humanos que son transmitidos por insectos. Sus parientes, los euglenoides, no infectan a los humanos. La mayor parte se alimenta de bacterias y algunos tienen cloroplastos que evolucionaron a partir de las algas verdes.

22.3 Foraminíferos y radiolarios

- Las células unicelulares heterótrofas con conchas calcáreas o vidriosas habitan en gran número en los océanos del mundo.
- Conexiones con Sistemas de amortiguación (buffers) 2.6, Calentamiento global 7.9, Fósiles 17.1.

Los océanos del mundo contienen abundantes foraminíferos y radiolarios. Estos protistas viven como células únicas dentro de conchas que ellos mismos fabrican. La concha es similar a una rejilla con numerosos poros. Extensiones de citoplasma reforzado con microtúbulos se extienden a través de las aberturas (figura 22.7).

Los foraminíferos de concha calcárea

Los **foraminíferos** son protistas unicelulares con concha de carbonato de calcio (CaCO_3) en torno a su membrana plasmática (figura 22.7a). En general habitan en el fondo del mar, buscando presas en el agua y los sedimentos. Otros foraminíferos forman parte del **plancton** marino, organismos en su mayoría microscópicos que flotan o nadan en mar abierto. Los foraminíferos del plancton a menudo tienen protistas fotosintéticos como diatomeas o algas que viven en su interior.

Hace mucho tiempo, los restos ricos en calcio de los foraminíferos y otros protistas con conchas de carbonato de calcio comenzaron a acumularse en el fondo del mar. En vastos márgenes de tiempo, los depósitos se transformaron en piedra caliza o pizarra (figura 22.8). En la sección 17.1 explicamos de qué manera las conchas de foraminíferos fósiles en estos depósitos permiten que los geólogos relacionen capas de roca de distintas regiones geográficas. Las rocas calizas ricas en foraminíferos fueron empleadas para construir las pirámides de Egipto y la Esfinge, y aún son materiales de construcción importantes.

Los foraminíferos desempeñan un papel esencial en el ciclo del carbono. Incorporan dióxido de carbono (CO_2) a sus conchas. Cuando el foraminífero muere, su concha se disuelve liberando calcio y iones carbonato (CO_3^{2-}). El



Figura 22.8 Acantilados de pizarra de 90 m de alto a lo largo de la costa de Dover, Inglaterra, que una vez formó parte del fondo del mar. La pizarra está formada por restos de foraminíferos y otros organismos con conchas ricas en carbonato de calcio.

carbonato actúa como amortiguador o buffer, con lo cual contribuye a que los mares no se acidifiquen demasiado (sección 2.6).

El aumento de los niveles de dióxido de carbono en la atmósfera debido a las actividades humanas podría alterar este sistema. A medida que más CO_2 penetra a la atmósfera, se disuelve mayor cantidad en el agua del mar. Algunos modelos sugieren que cuando haya demasiado CO_2 en el mar, el sistema natural de amortiguación dejará de funcionar, con lo cual el agua de los mares se acidificará demasiado. El agua ácida del océano impediría que los foraminíferos construyeran su concha, dejando aún más CO_2 en la atmósfera y el agua. El aumento de CO_2 atmosférico constituye un problema, pues contribuye al calentamiento global (sección 7.9).

Los radiolarios de concha vidriosa

Los **radiolarios** son protistas heterótrofos con concha de sílice vidrioso por debajo de su membrana plasmática (figura 22.7b). La mayor parte constituye el plancton marino, que habita desde el agua superficial hasta una profundidad de 5,000 m. Numerosas vacuolas de la capa externa del citoplasma se llenan con aire y permiten que las células floten.

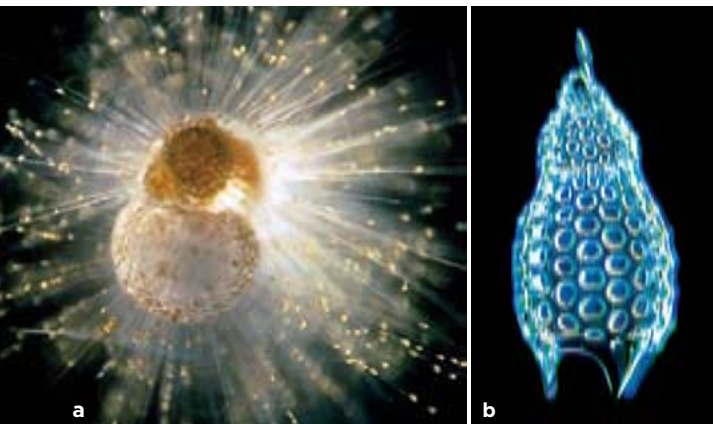


Figura 22.7 (a) Foraminífero vivo que extiende sus diminutos pseudópodos más allá de su concha. Los "puntos" amarillos son células de algas. (b) Concha de sílice de un radiolario.

Para repasar en casa

¿Qué son los foraminíferos y los radiolarios?

- Los foraminíferos y los radiolarios son células únicas heterótrofas que habitan principalmente en el agua de mar.
- Los foraminíferos construyen una concha de carbonato de calcio y la mayoría vive en el fondo del mar. Sus actividades contribuyen a estabilizar el nivel de dióxido de carbono atmosférico y el pH del agua de mar.
- Los radiolarios tienen una concha de sílice vidrioso y la mayor parte constituye el plancton.

22.4 Los ciliados

■ Las células ciliadas cazan bacterias, otros protistas y unas a otras en hábitats de agua dulce y salada.

■ Conexión con Meiosis 10.3.

Tres grupos de protistas (los ciliados, los dinoflagelados y los apicomplejos) son **alveolados**, miembros de un linaje que se caracteriza por poseer una capa de sacos justo debajo de la membrana plasmática. La palabra “alveolo” significa saco.

Los **ciliados**, o protozoarios ciliados, son heterótrofos muy diversos e incluyen a unas 8,000 especies. Se encuentran en casi cualquier sitio donde haya agua y la mayoría son depredadores (figura 22.9). Cerca de la tercera parte habita dentro del cuerpo de otros animales. *Balantidium coli* es el único ciliado parásito de los humanos. También infecta a los cerdos, y la gente por lo general adquiere la infección cuando los quistes de *B. coli*, excretados en las heces de cerdo, contaminan el agua potable. Esta infección provoca náusea y diarrea.

El *Paramecium* es un ciliado de agua dulce (figura 22.10). Toda su superficie está recubierta de cilios que baten en sincronía, asemejándose a un pastizal movido por el viento. Comenzando en un surco oral en la superficie de la célula, los cilios barren el agua cargada de bacterias, algas y otras partículas alimenticias hacia el citostoma. Vesículas llenas de enzimas digieren la comida. Las vacuolas contráctiles excretan el exceso de agua. Como otros ciliados, el *Paramecium* tiene organelos llamados tricocistos debajo de su película (figura 22.10c). Un tricocisto contiene un hilo de proteína que puede expulsar para ayudar a la célula a capturar presas o defenderse de un depredador.

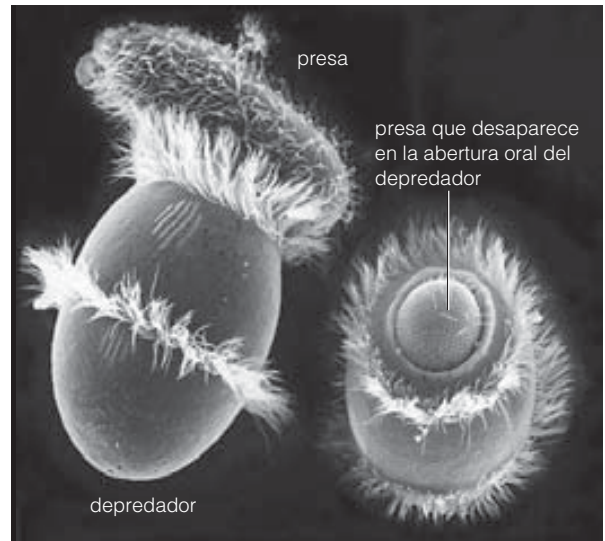


Figura 22.9 *Didinium* (izquierda), un ciliado con forma de barril y mechones de cilios, en el proceso de atrapar y englobar a un *Paramecium* (derecha), otro ciliado.

Los ciliados se reproducen asexualmente por fisión binaria, aunque la mayoría lo hace sexualmente por conjugación. Un ciliado tiene un macronúcleo que controla el funcionamiento cotidiano, y uno o más pequeños micronúcleos. Durante la conjugación la célula se aparea, se forman cuatro micronúcleos haploides por meiosis, y dos de ellos son intercambiados entre las células. Después, cada célula forma un nuevo macronúcleo al combinar uno de sus micronúcleos haploides con un micronúcleo de la célula acompañante.

Para repasar en casa

¿Qué son los ciliados?

- Los ciliados son células únicas heterótrofas que se desplazan con ayuda de cilios. La mayoría son depredadores que viven en libertad, aunque habitan dentro de otros animales.
- Los ciliados, junto con los dinoflagelados y los apicomplejos, son alveolados. Este grupo se caracteriza por presentar diminutos sacos por debajo de su membrana plasmática.

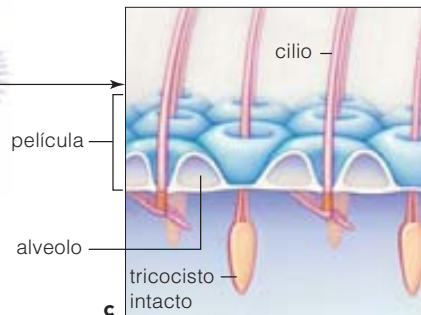
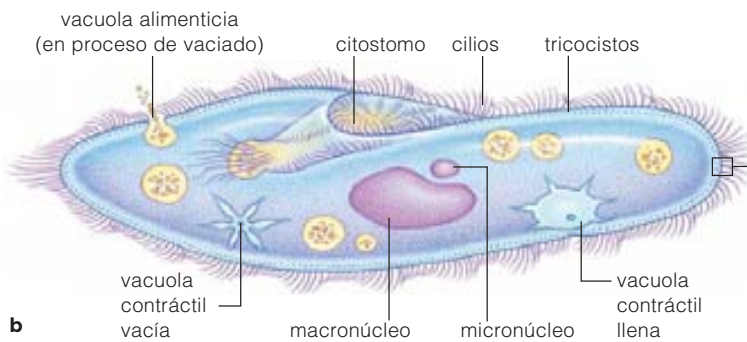
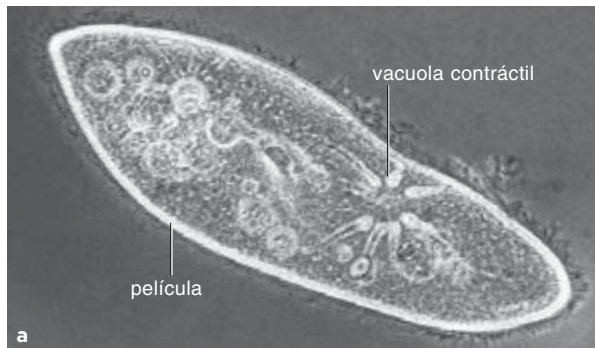


Figura 22.10 Animada (a) Microfotografía obtenida con microscopio de luz y (b) diagrama de un *Paramecium*, un ciliado típico. El acercamiento (c) muestra los alveolos (sacos) característicos de los alveolados.

22.5 Dinoflagelados

- Los dinoflagelados son heterótrofos y autótrofos unicelulares. La mayoría flota en el mar y algunos viven dentro de corales.
- Conexión con Bioluminiscencia 6.5.

El nombre **dinoflagelado** significa “flagelado que gira”. Estos protistas unicelulares por lo común tienen dos flagelos: uno se extiende desde la base de la célula y el otro está enrollado en torno a la parte media, como un cinturón (figura 22.11a). La acción combinada de estos dos flagelos provoca que la célula gire al desplazarse hacia delante.

Como mencionamos en la sección anterior, los dinoflagelados pertenecen al linaje de los alveolados. La mayor parte deposita celulosa en alveolos (sacos) por debajo de su membrana plasmática. La celulosa se acumula como placas gruesas pero porosas.

Encontramos dinoflagelados planctónicos en el mar y en sitios donde se mezcla agua dulce con agua salada. Las células son haploides y por lo general se reproducen asexualmente.

Las condiciones adversas estimulan la reproducción sexual; dos dinoflagelados se fusionan y forman un quiste que después experimenta meiosis.



Figura 22.11 (a) Microfotografía de *Karenia brevis*, un dinoflagelado que fabrica una toxina nerviosa. (b) Resultados de una explosión poblacional de *K. brevis* en aguas cercanas a Naples, Florida. Los peces intoxicados murieron y fueron llevados a la playa por las olas.



Figura 22.12 Las aguas tropicales se iluminan cuando *Noctiluca scintillans*, un dinoflagelado bioluminiscente es perturbado por algún objeto que se mueve en el agua.

Cerca de la mitad de los dinoflagelados son heterótrofos. La mayoría son depredadores, aunque algunos son parásitos de peces e invertebrados acuáticos.

Los cloroplastos de la mayoría de los dinoflagelados fotosintéticos evolucionaron a partir de algas rojas por endosimbiosis secundaria. Algunas especies de dinoflagelados fotosintéticos son endosimbiontes en células de corales que construyen arrecifes. Un coral es un animal invertebrado, y su relación con los protistas es mutuamente benéfica. Los dinoflagelados suministran al coral hospedero azúcar y oxígeno para respiración aerobia. A su vez, el coral provee a los protistas nutrientes, abrigo y el dióxido de carbono necesario para la fotosíntesis.

Los dinoflagelados fotosintéticos de vida libre u otros protistas en ocasiones experimentan incrementos considerables de población, fenómeno conocido como **floreCIMIENTO de algas**. En hábitats ricos en nutrientes, por ejemplo, por lixiviación de aguas agrícolas, cada litro de agua puede contener millones de células. Los florecimientos de ciertas especies provocan “mareas rojas”, durante las cuales la abundancia de células tiñe de rojo el agua.

Los florecimientos de algas pueden enfermar a los humanos y matar a los organismos acuáticos (figura 22.11b). Las bacterias aerobias que se alimentan de residuos de algas pueden consumir el oxígeno del agua, de modo que los animales acuáticos se sofocan. Algunas toxinas de dinoflagelados también provocan la muerte de manera directa. *Karenia brevis* produce una toxina que se enlaza con proteínas de transporte en la membrana plasmática de las células nerviosas. Los mariscos contaminados con esta toxina pueden provocar mareo y náusea a la persona que los ingiere debido a una intoxicación neurotóxica. Los síntomas suelen desarrollarse poco después de ingerir los alimentos y persisten varios días. Los florecimientos de *K. brevis* ocurren casi cada año en el Golfo de México, pero su gravedad y sus efectos son variables.

Algunos dinoflagelados son bioluminiscentes (figura 22.12). Igual que las luciérnagas, tienen una enzima (luciferasa) que transforma la energía del ATP en energía luminosa (sección 6.5). La emisión de luz puede proteger a la célula asustando a depredadores pequeños a punto de engullirla. Según otra hipótesis, el parpadeo luminoso actúa como la alarma de un automóvil. Atrae la atención de otros organismos, incluyendo depredadores de los posibles consumidores de dinoflagelados.

Para repasar en casa

¿Qué son los dinoflagelados?

- Los dinoflagelados son un grupo de protistas alveolados unicelulares principalmente marinos. Algunos son depredadores o parásitos, mientras que otros son miembros fotosintéticos del plancton, o simbiosiontes en corales.
- Un florecimiento de algas (una explosión poblacional de protistas) puede dañar los organismos acuáticos y poner en peligro la salud del hombre.

22.6 Los apicomplejos que viven en células

■ Como mencionamos en la introducción al capítulo, la malaria es una causa importante de muertes humanas. A continuación consideraremos al protista que lo provoca y a otro pariente patológico suyo.

Los **apicomplejos** son alveolados parasitarios que pasan parte de su vida dentro de las células de sus hospederos. Su nombre se refiere a un complejo de microtúbulos en el extremo apical (superior) que les permite penetrar en la célula hospedera. A veces también se denominan esporozoarios.

Los apicomplejos infectan a diversos animales, desde gusanos e insectos hasta humanos. Su ciclo de vida puede involucrar a más de una especie hospedera. Por ejemplo, en la figura 22.13 se muestra el ciclo de vida de *Plasmodium*, el agente de la malaria. Un mosquito *Anopheles* hembra transmite una etapa mótil infecciosa (llamada esporozoito) a un huésped vertebrado como un humano (figura 22.13a). El esporozoito viaja en los vasos sanguíneos hasta la célula del hígado donde se reproduce asexualmente (figura 22.13b). Algunos de sus descendientes (merozoítos) entran en los eritrocitos y células hepáticas, donde se dividen de manera asexual (figura 22.13c,d). Otros descendientes más dan lugar a gametos inmaduros o gametocitos (figura 22.13e).

Cuando el mosquito pica a una persona infectada, capta los gametocitos junto con la sangre y maduran en el intestino del insecto (figura 22.13f,g). Los gametos se fusionan y forman cigotos que dan lugar a nuevos esporozoitos, que migran a las glándulas salivales del insecto donde aguardan a ser transferidos a un nuevo huésped vertebrado. Los síntomas de la malaria suelen iniciarse una o dos semanas después del piquete, cuando las células hepáticas infecta-

das se rompen y liberan merozoítos y desechos celulares a la sangre. Tras el episodio inicial, quizá los síntomas desaparezcan. Sin embargo, la infección continua daña el cuerpo y mata al hospedero tarde o temprano. La malaria ocasiona la muerte de más de un millón de personas al año.

Otra enfermedad producida por apicomplejos es la toxoplasmosis, causada por *Toxoplasma gondii*. Las personas saludables a menudo albergan a *T. gondii* dentro de su cuerpo sin efectos nocivos. Sin embargo, en personas con inmunosupresión, como quienes padecen SIDA, una infección de este tipo puede ser mortal. Además, la infección de una madre por *T. gondii* durante el embarazo puede provocar defectos neurológicos de nacimiento.

Consumir quistes en carne mal cocida es una de las causas principales de toxoplasmosis. *T. gondii* infecta al ganado, las ovejas, los cerdos y las aves. Los gatos también lo transmiten. Un gato infectado excreta quistes en sus heces (figura 22.14). Por tal motivo, se aconseja a las embarazadas y a personas con un sistema inmune débil que eviten el contacto con heces de gatos. Los gatos que pasan algún tiempo en el exterior pueden exponerse a quistes de *T. gondii* en la tierra o en animales silvestres, y tienen probabilidades de infectarse. Mantener al minino dentro de la casa y alimentarlo únicamente con productos comercialmente preparados minimiza el riesgo de infección.



Figura 22.14 Una fuente potencial de la enfermedad llamada toxoplasmosis. La exposición a quistes en las heces de gato puede conducir a infección en humanos por el parásito apicomplejo *Toxoplasma gondii*.

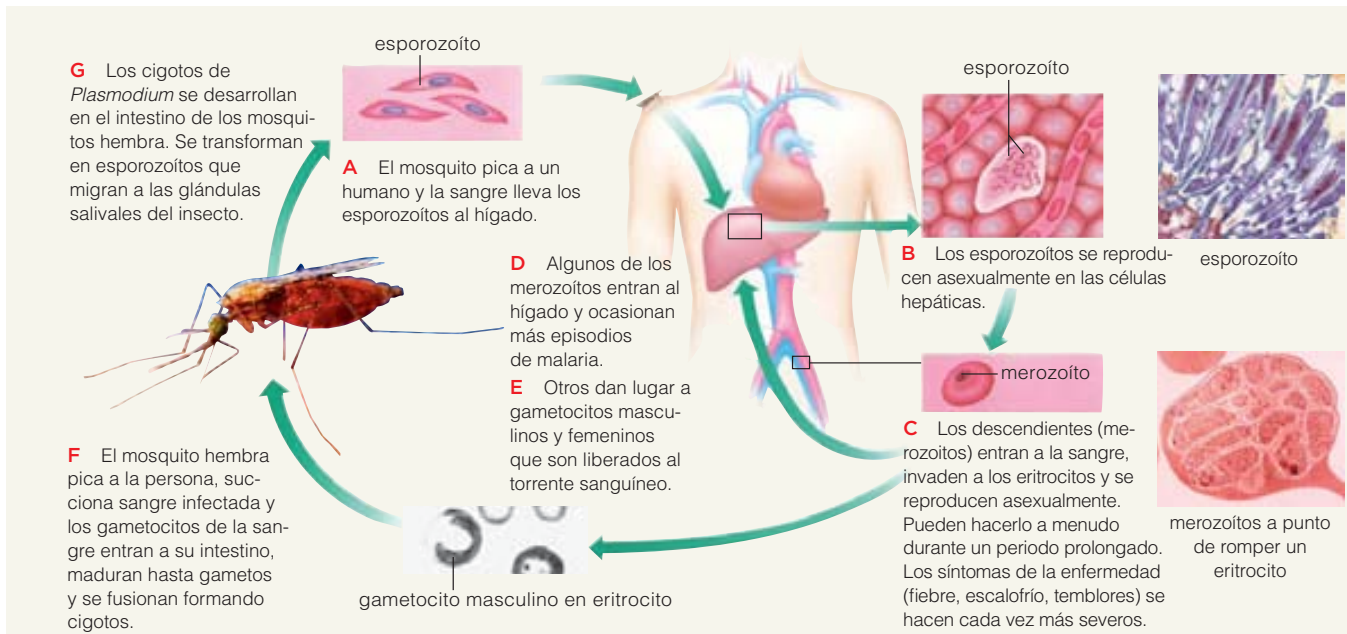


Figura 22.13 Animada Ciclo de vida de una de las cuatro especies de *Plasmodium* que provocan la malaria.

22.7 Los estramenópilos

■ Los mohos filamentosos incoloros, organismos unicelulares fotosintéticos y las algas de mar de gran tamaño pertenecen al linaje de los estramenópilos.

■ Conexión con Pigmentos 7.1.



A continuación examinaremos otro linaje importante de los protistas llamado **estramenópilos**. Este nombre significa “cabellos de paja” y se refiere a una célula con un flagelo largo similar a un vello (*izquierda*), el cual se forma durante el ciclo de vida de muchos miembros de este grupo. Sin embargo, los estramenópilos se definen principalmente como resultado de comparaciones de su secuencia de genes, más que por sus características visibles.

Las diatomeas

Las **diatomeas** son protistas unicelulares o formadores de colonias que tienen una concha de sílice de dos partes (figuras 22.2c y 22.15). La mayoría son fotosintéticos. Sus cloroplastos y los de otros estramenópilos fotosintéticos están teñidos de marrón por un pigmento accesorio llamado fucoxantina. Evolucionaron a partir de algas rojas mediante endosimbiosis secundaria.

Las diatomeas habitan en los mares, el agua dulce y la tierra húmeda. En mares templados constituyen uno de los principales componentes del fitoplancton, la porción fotosintética del plancton. Las diatomeas son organismos fotosintéticos que captan alrededor de 25 a 35% del carbono.

La concha de una diatomea tiene dos partes, como si fuera una caja de sombrero o caja de petri; una tapa de mayor tamaño adaptada sobre otra más pequeña. Cuando las diatomeas se reproducen asexualmente, cada nueva célula hereda la mitad de la concha de la célula madre. Emplea la porción heredada como “capa” y sintetiza un nuevo “fondo” que se adapta dentro de ella. Como resultado, el tamaño promedio de la célula disminuye un poco en cada generación. Cuando las células alcanzan cierto tamaño mínimo, se reproducen de manera sexual. La fertilización produce un cigoto, el cual se desarrolla para dar una célula de gran tamaño.

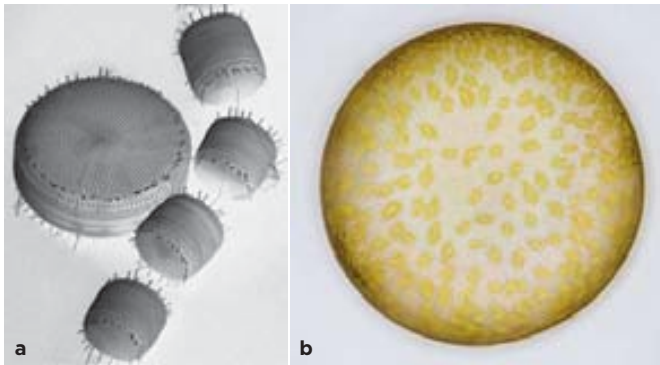


Figura 22.15 (a) Las diatomeas tienen una concha de sílice de dos partes. El tamaño promedio de la célula disminuye con cada división asexual. (b) Los cloroplastos teñidos por fucoxantina de esta diatomea son visibles a través de su concha de sílice.

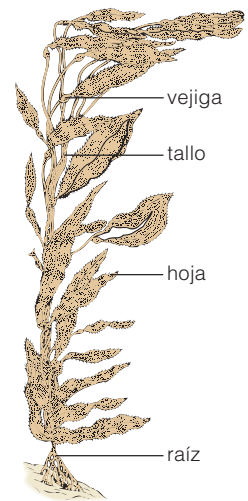


Figura 22.16 Foto y diagrama del cuerpo formador de esporas de un kelp gigante (esporofito). La porción similar a un tallo tiene prolongaciones semejantes a hojas. Además, el kelp tiene una raíz que lo ancla. Vejigas llenas de gas permiten la flotación del tallo y las hojas. Las esporas se forman por meiosis sobre el tallo. Se dividen y forman pequeños cuerpos productores de gametos. La fusión de gametos origina un cigoto que se desarrolla para formar un nuevo esporofito.



Figura 22.17 *Fucus vesiculosus*, un alga café conocida comúnmente como sargazo vesiculoso. Ocurre en las playas rocosas a lo largo de la costa del Atlántico del Norte en Estados Unidos y se cosecha para uso como suplemento naturista.

Las conchas de diatomeas acumuladas en el fondo del mar durante millones de años constituyen la fuente de la tierra de diatomeas, material que se emplea para filtros y limpiadores y como insecticida no tóxico para los vertebrados.

Las algas café multicelulares

Las **algas café** son un grupo de protistas multicelulares que habitan en agua de mar templada o fría, desde las zonas intermareales hasta el mar abierto. Pueden ser de color verde olivo, doradas o café oscuro (figuras 22.2e, 22.16 y 22.17). En tamaño varían desde filamentos microscópicos hasta el kelp gigante que puede medir hasta 30 m de largo.

Los kelp gigantes como *Macrocystis*, es uno de los protistas de mayor tamaño. Su ciclo de vida presenta alternancia de generaciones, con cuerpos multicelulares haploides y

22.8

Destruyores de plantas

diploides (figura 22.3b). El esporofito del kelp constituye la etapa más grande y prolongada en su ciclo de vida (figura 22.16).

Los kelps son de enorme importancia ecológica. El kelp gigante forma zonas similares a bosques en las aguas costeras del Noroeste del Pacífico. Como los árboles de un bosque, el kelp alberga a gran variedad de otros organismos. El Mar de los Sargazos en el océano Atlántico del Norte lleva este nombre por su abundancia de *Sargassum*. Este kelp forma extensas matas flotantes que miden hasta 9 m de espesor. Estos tapetes sirven como hábitats para peces, tortugas marinas e invertebrados.

Algunas algas cafés se emplean comercialmente. Las algas del kelp ayudan a espesar muchos alimentos, bebidas, cosméticos y otros productos. Las algas cafés también se cosechan para uso como alimentos, suplementos naturalistas y fertilizante.

Los mohos heterótrofos acuáticos

Los **mohos acuáticos** u oomicetos son heterótrofos. Forman una malla de filamentos que absorben nutrientes y antiguamente eran clasificados como hongos, cuyo patrón de desarrollo es similar. Sin embargo, a diferencia de los hongos, los mohos de agua tienen paredes celulares de celulosa, no de quitina, y sus filamentos están formados por células diploides, más que haploides.

La mayoría de los mohos de agua descomponen materia orgánica en los hábitats acuáticos, pero algunos son parásitos acuáticos. Por ejemplo, *Saprolegnia* a menudo infecta a los peces de los acuarios, las granjas pesqueras y los criaderos (figura 22.18). Otros mohos de agua habitan en sitios húmedos sobre la tierra o en los tejidos vegetales. Algunos son patógenos importantes que infectan plantas, como se explica en la siguiente sección.



Figura 22.18 El moho de agua *Saprolegnia* crece como filamentos algodonosos sobre un pez infectado.

Para repasar en casa

¿Qué son los estramenópilos?

- Los estramenópilos incluyen a las diatomeas unicelulares y las algas marrón multicelulares, las dos son productores importantes.
- Los mohos de agua heterótrofos también pertenecen a este grupo.

- Los mohos de agua incluyen patógenos vegetales, importantes desde el punto de vista económico y ecológico. Infectan a una amplia variedad de plantas de cultivo y también árboles del bosque.

A mediados del siglo XIX, un brote de la enfermedad llamada enfermedad del tubérculo ahusado de la papa destruyó la cosecha de papas en Irlanda. La hambruna resultante, las enfermedades relacionadas y la emigración redujeron la población de Irlanda aproximadamente a una tercera parte. El patógeno que ocasionó esta catástrofe, *Phytophthora infestans*, es un moho de agua. El nombre de su género, *Phytophthora*, significa “destructor de plantas” y el grupo hace honor a su nombre. A nivel mundial, las especies *Phytophthora* provocan alrededor de 5,000 millones de dólares en pérdidas de cosechas al año. Aparte de las papas, crecen sobre los pepinos, las calabazas, los ejotes, los tomates y otras verduras, provocando su destrucción.

Phytophthora ataca en la actualidad algunos de los bosques de América del Norte. En 1995, los robles del norte de California comenzaron a exudar savia, perder sus hojas y morir (figura 22.19). A la enfermedad que les atacó se le dio el nombre de muerte repentina del roble y se identificó a *P. ramorum*, patógeno antes desconocido en América del Norte, como la causa. Desde entonces, los científicos han observado que *P. ramorum* infecta a gran variedad de árboles y arbustos, como rododendros, maples, abetos, alerces y secuoyas. Además de California, el patógeno se ha detectado en Oregon, Washington, y la provincia de Columbia Británica en Canadá. Cuando un árbol se infecta, no tiene cura.

Es muy probable que sea difícil contener los ataques de *P. ramorum*. En un bosque las esporas se diseminan de un árbol a otro a través de la lluvia y el viento. Las esporas en etapa de latencia sobreviven en el agua y en el suelo, por lo que las corrientes de agua y las botas de los excursionistas pueden dispersarlas a distancias muy grandes. El embarque de plantas de invernadero aumenta la amenaza. Se sabe por lo menos de un embarque de plantas infectadas que llegó a la costa este de Estados Unidos, aunque afortunadamente fue detectado y destruido con rapidez. Hasta el momento el examen de los bosques de encinos de la costa este no ha revelado señales de esta enfermedad.

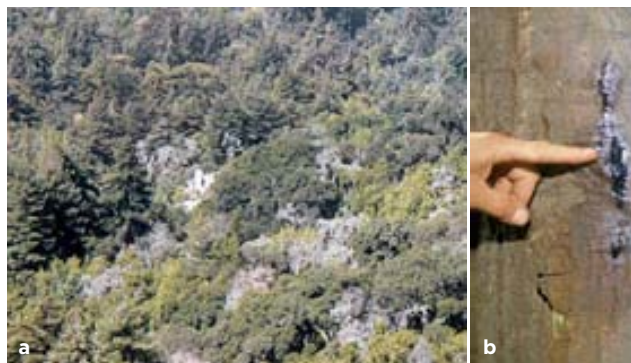


Figura 22.19 Efectos de *Phytophthora ramorum*. (a) Árboles muertos y afectados cerca de Big Sur, California, donde *P. ramorum* produce epidemias. La muerte de la parte frondosa del árbol y úlceras abiertas de donde escurre savia (b) constituyen síntomas tempranos de la infección.

22.9 Las algas verdes

- Las algas verdes son los protistas más parecidos a las plantas terrestres. Este grupo incluye especies unicelulares y multicelulares.
- Conexiones con los Experimentos de Engelmann (7.2) y Calvin (2.2), Plasmodesmos 4.12, Formación de placa celular 9.4.

El nombre “algas verdes” es el nombre informal de alrededor de 7,000 especies fotosintéticas cuyo tamaño varía de células microscópicas hasta formas filamentosas o ramificadas multicelulares de más de un metro de largo.

La mayor parte de las algas verdes son **clorofitas**, un grupo grande que puede ser monofilético. Otras pertenecen a uno de diversos linajes llamados colectivamente **algas carófitas**. Se cree que uno de estos linajes es un grupo hermano de las plantas terrestres.

Todas las algas verdes se parecen a las plantas terrestres porque almacenan azúcares en forma de almidón y depositan fibras de celulosa en su pared celular. Además, al igual que las plantas terrestres, presentan cloroplastos que evolucionaron a partir de endosimbiosis primaria de cianobacterias. Estos cloroplastos tienen doble membrana y contienen clorofila *a* y *b*.

Las clorofitas

Las algas clorofitas incluyen células únicas que habitan en el suelo, sobre el hielo o participan con los hongos en la formación de líquenes. Sin embargo, la generalidad de las clorofitas unicelulares se encuentra en agua dulce. Melvin Calvin empleó una de ellas, *Chlorella*, para estudiar las reacciones de fotosíntesis independientes de la luz (sección 2.2). En la actualidad, *Chlorella* se cultiva comercialmente y se vende como alimento natural.

Chlamydomonas es una especie unicelular común en los estanques (figura 22.20). Las células flageladas haploides (llamadas esporas) se reproducen de manera asexual cuando abundan los nutrientes y la luz (figura 22.20a). Cuando las condiciones no favorecen su crecimiento, se desarrollan y fusionan los gametos, dando lugar a un cigoto con pared protectora gruesa (figura 22.20b-f). Cuando las condiciones son de nuevo favorables, el cigoto experimenta meiosis y germina, liberando a la siguiente generación de esporas flageladas haploides (figura 22.20g).

Volvox es una especie colonial de agua dulce. De cientos a miles de células flageladas que se parecen a las *Chlamydomonas* se encuentran unidas por diminutos hilos

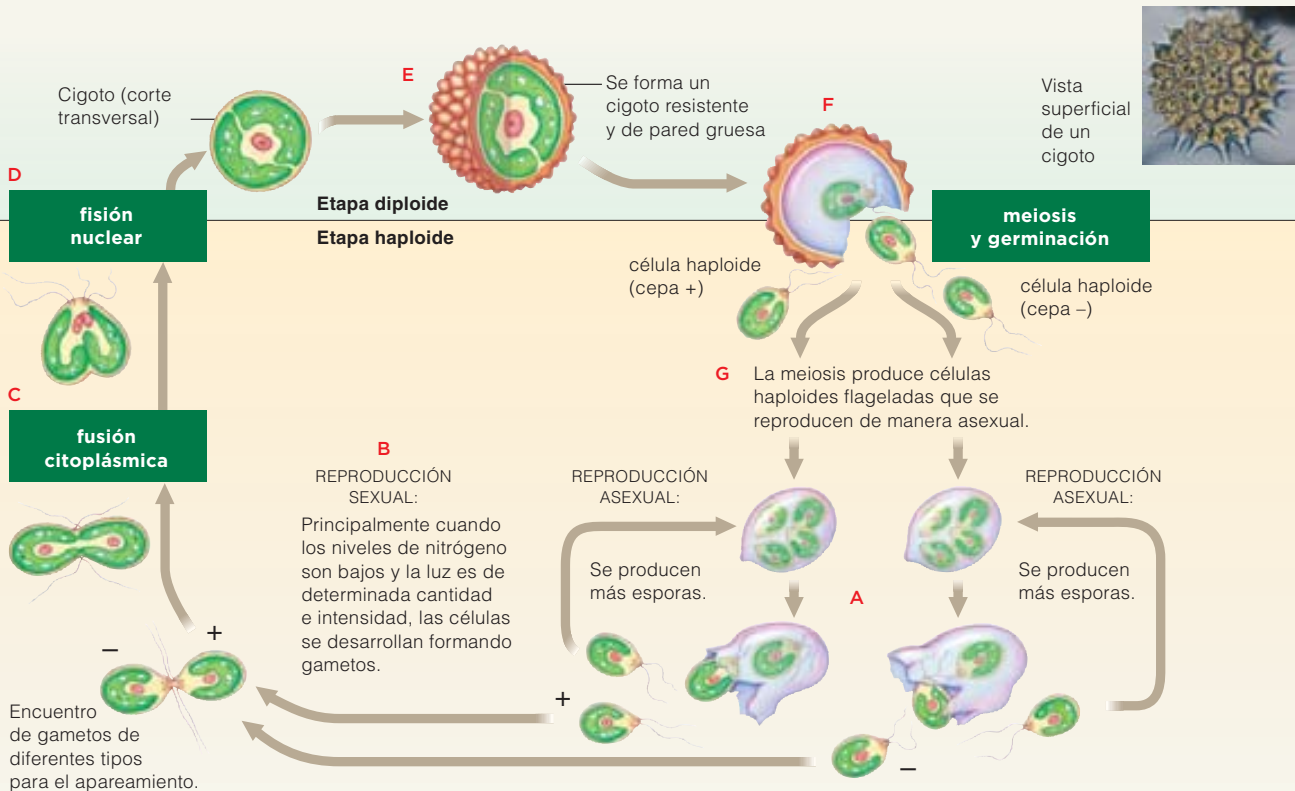


Figura 22.20 Animada Ciclo de vida de *Chlamydomonas*, alga verde unicelular de agua dulce.

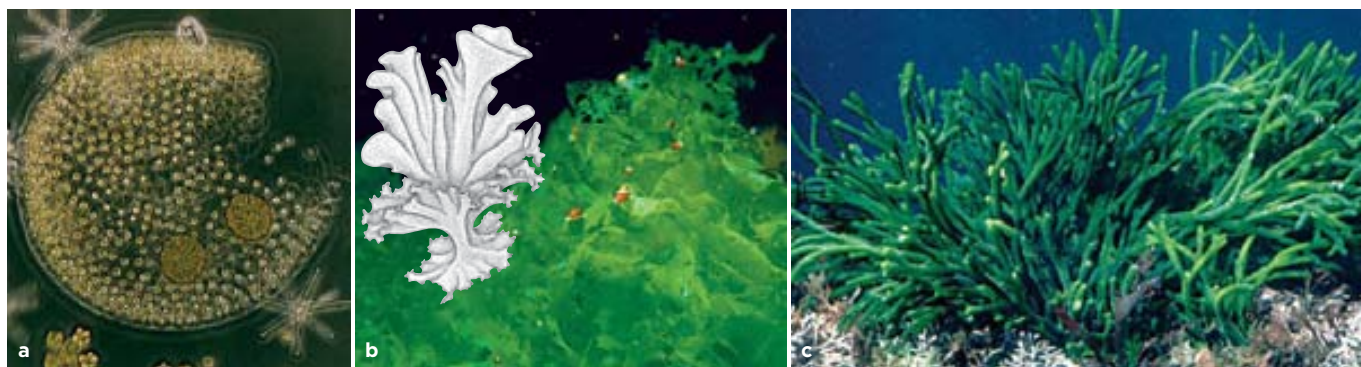


Figura 22.21 Algas clorofitas. (a) Una colonia de *Volvox*, con células flageladas unidas por diminutas tiras de citoplasma. Al romperse liberan nuevas colonias. (b) Diminutas capas de lechuga de mar (*Ulva*). (c) *Codium fragilis*, con ramificaciones esponjosas que pueden medir hasta un metro de longitud.

de citoplasma formando una colonia esférica y giratoria (figura 22.21a). Se crean colonias hijas dentro de la esfera madre, que con el tiempo se rompe dejándolas en libertad.

Otras clorofitas de agua dulce forman largos filamentos. Theodor Engelmann empleó una de ellas, *Cladophora*, en sus estudios sobre la fotosíntesis (sección 7.2).

Algunas clorofitas son las algas “de mar” comunes. Las capas de *Ulva* se adhieren a las rocas costeras (figura 22.21b). Estas capas son más largas que el brazo de una persona, pero suelen medir menos de 40 micras de espesor. *Ulva* se conoce comúnmente como lechuga marina y es un alimento popular en Escocia.

Codium fragilis es una especie marina ramificada de color verde oscuro con un nombre poco atractivo: Dedos de muerto (figura 22.21c). Nativa del Pacífico, fue introducida a las aguas cercanas a Connecticut en la década de 1950 y actualmente predomina a lo largo de la costa del Atlántico.

Algas carófitas

Además de las semejanzas entre las algas verdes y las plantas terrestres que antes se examinaron, las algas carófitas y las plantas terrestres comparten otros rasgos singulares. Como resultado, los botánicos actualmente consideran que estos grupos forman un clado.

La generalidad de las carófitas habita en agua dulce. Por ejemplo, los desmiales son un grupo unicelular de agua dulce. En la figura 22.22a se muestran dos células de desmiales formadas por división asexual. Otras carófitas, como *Spirogyra*, forman filamentos largos no ramificados. Otras más forman discos multicelulares.

Las comparaciones genéticas indican que los charales, *stoneworts* o piedras mosto, son las algas carófitas relacionadas más de cerca con las plantas terrestres. Igual que las plantas presentan plasmodesmos (sección 4.12), y dividen su citoplasma por formación de placa celular (sección 9.4).

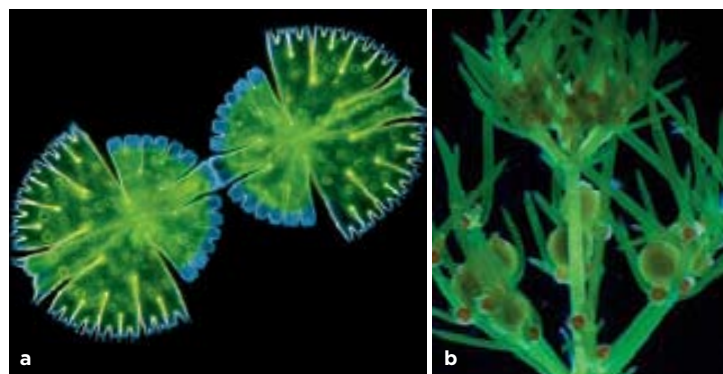


Figura 22.22 Algas carófitas. (a) Dos células desmiales recién formadas. La parte más grande de cada célula es un remanente de la célula madre. La porción más pequeña es nueva. (b) *Chara*, una piedra mosto o *stonewort*. Los gametos y después los cigotos se forman en cubiertas protectoras de células sobre las “ramas” de la misma.

Chara, nativa de Florida, Estados Unidos, es un ejemplo. Su gametofito haploide crece como filamentos ramificados en lagos y estanques (figura 22.22b).

Para repasar en casa

¿Qué son las algas verdes?

■ Las algas verdes son protistas fotosintéticos unicelulares o multicelulares. Igual que las plantas terrestres, presentan celulosa en su pared celular, almacenan azúcares como almidón y tienen cloroplastos que descienden de las cianobacterias.

■ La generalidad de las algas verdes son clorofitas. El grupo más pequeño de linajes conocido como algas carófitas forman un clado junto con las plantas terrestres.

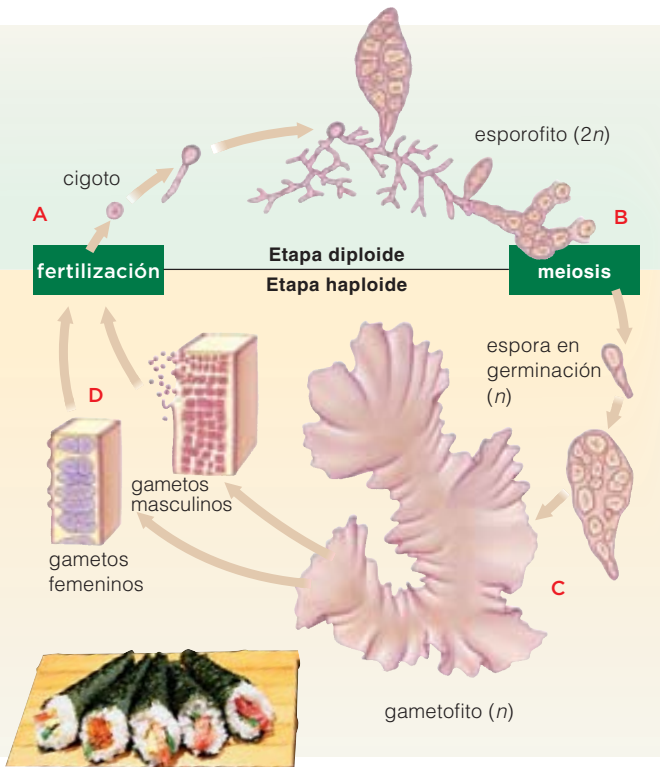


Figura 22.23 Animada Ciclo de vida de una alga roja (*Porphyra*). Durante siglos, los pescadores japoneses cultivaron y cosecharon algas rojas a principios del otoño. El resto del año aparentemente desaparecían. Kathleen Drew-Baker examinó capas de alga cultivadas en el laboratorio, y observó que los gametos se formaban en paquetes cerca de los márgenes de la placa. Estudió los gametos en cajas de petri. Tras la formación de cigotos, los individuos se desarrollaron sobre diminutos filamentos ramificados en pedazos de concha en la caja de petri. ¡Así pasa el alga la mayor parte del año!

A las pocas semanas, los investigadores determinaban el ciclo de vida de *P. tenera*, una especie empleada como sazónador o para envolver sushi. En 1960, el cultivo de *P. tenera* se transformó en una industria de varios miles de millones de dólares.

Investiga: ¿Son diploides o haploides las células de las capas de *Porphyra* que se emplean para envolver el sushi? *Respuesta: haploides*



■ Los pigmentos rojos accesorios permiten a las algas rojas sobrevivir a mayor profundidad que otras algas.

■ Conexión con Pigmentos 7.1.

Entre más de 4,000 especies de **algas rojas**, casi todas habitan en las corrientes de agua marina tibia y en los mares tropicales transparentes. De todos los protistas fotosintéticos, ciertas especies de algas rojas viven a mayor profundidad. Algunas forman una corteza al secretar carbonato de calcio. Sus restos llegan a formar parte de la estructura de algunos arrecifes de coral.

Los cloroplastos de las algas rojas contienen clorofila *a* y pigmentos llamados ficobilinas (sección 7.1), los cuales absorben la luz azul-verdosa y verde, y reflejan la roja. La luz azul-verdosa y verde penetra más profundo en el mar que otras longitudes de onda, y la capacidad de absorber esta luz permite a las algas rojas desarrollarse a mayor profundidad. Las algas rojas de agua poco profunda presentan poca ficobilina y su apariencia es verdosa. Las que habitan en las profundidades son casi negras.

Las algas rojas y las verdes comparten un ancestro común que presentaba cloroplastos derivados de cianobacterias. Los cloroplastos de las algas verdes perdieron la capacidad de sintetizar ficobilinas, pero los de las algas rojas aún la conservan. Más tarde, las algas rojas unicelulares evolucionaron a plástidos de apicomplejos, y cloroplastos de ciertos dinoflagelados.

Aún subsisten algunas especies unicelulares de algas rojas, pero la mayoría son multicelulares. Suelen desarrollarse como placas o en un patrón ramificado (figuras 22.23 y 22.24). Su ciclo de vida es variable y a menudo complejo, además de exhibir tanto fase asexual como sexual. No hay etapa flagelada.

Las algas rojas tienen muchos usos comerciales. El agar es un polisacárido que se extrae de las paredes celulares de algunas algas rojas. Mantiene la humedad de algunos alimentos horneados y cosméticos, ayuda a que cuajen las jaleas, y se emplea en cápsulas que contienen medicamento. El carragenan o musgo de Irlanda, otro polisacárido de las algas verdes, se agrega a la leche de soya, los alimentos lácteos y al líquido que se rocía sobre los aviones para evitar la formación de hielo. *Porphyra* se cultiva actualmente a nivel mundial como alimento (figura 22.23). Se cosechan más de 130,000 toneladas al año de esta especie.

Para repasar en casa

¿Qué son las algas rojas?

- Las algas rojas por lo general son algas marinas multicelulares que habitan en aguas transparentes y tibias.
- Los pigmentos llamados ficobilinas imparten su color a las algas rojas, y les permiten habitar a mayor profundidad que las de otros grupos.

Figura 22.24 Alga roja *Antithamnion plumula*. Su patrón de crecimiento ramificado y filamentos es común entre las algas rojas.

22.11 Células ameboides en las encrucijadas

- Las amibas y sus parientes sociales, los mohos mucilaginosos, son heterótrofos que cambian de forma.
- Conexión con Motilidad celular 4.13.

Los amebozoarios son uno de los grupos monofiléticos actuales que se derivan del antiguo y confuso reino de los protistas. Pocos amebozoarios tienen pared celular, concha o película; casi todos experimentan cambios dinámicos en su forma. Una célula de forma difusa puede enviar con rapidez pseudópodos para moverse y captar alimentos (sección 4.13).

Las **amibas** viven individualmente. En la figura 22.25a se muestra la *Amoeba proteus*. Como la mayor parte de las amibas, es un depredador de agua dulce. Otras amibas habitan en el intestino humano y de otros animales. Al año, alrededor de 50 millones de personas son afectadas por disentería amebiana tras beber agua contaminada con quistes de *Entamoeba histolytica*.

Los **mohos mucilaginosos** son “amibas sociales”. Los mohos mucilaginosos plasmodiales pasan la mayor parte de su ciclo de vida como un plasmodio. Esta masa multinucleada surge de una célula diploide que experimenta mitosis muchas veces sin división del citoplasma. El plasmodio se desliza por el piso del bosque alimentándose de microbios y materia orgánica (figura 22.25b). Cuando el suministro de alimento escasea, el plasmodio desarrolla cuerpos fructíferos formadores de esporas (figura 22.25c).

Los mohos mucilaginosos celulares, como *Dictyostelium discoideum* pasan gran parte de su existencia como células ameboides (similares a amibas) (figura 22.26). Cada célula se alimenta de bacterias y se reproduce por mitosis. Cuando el alimento escasea, miles de células se unen; a menudo forman una “masa” que migra en respuesta a la luz y el calor. Cuando esa masa llega a un lugar adecuado se transforma en un cuerpo fructífero. Se forma un tallo que se alarga, así como esporas no móviles en su punta. La germinación de una espora libera una célula ameboide diploide que inicia de nuevo el ciclo.

El *Dictyostelium* y otros amebozoarios nos dan indicio de la posible evolución de las vías de señalización en organismos multicelulares. El comportamiento coordinado (la capacidad de responder a estímulos como unidad) es una característica de los organismos multicelulares. Requiere de comunicación entre las células, que quizá se haya originado en los ancestros ameboides unicelulares. En *Dictyostelium*, un nucleótido llamado AMP cíclico es la señal que induce a las células ameboides solitarias a unirse. También desencadena cambios en la expresión de genes, debido a los cuales algunas células se diferencian en componentes de un tallo o como espora. El AMP cíclico también tiene funciones en vías de señalización de organismos multicelulares. Es intrigante que las comparaciones moleculares sugieran que los animales y hongos descendieron de un ancestro de tipo amebozoario.

Figura 22.26 Animada Ciclo de vida de *Dictyostelium discoideum* un moho mucilaginoso celular. Durante la unión, las células secretan y responden al AMP cíclico.

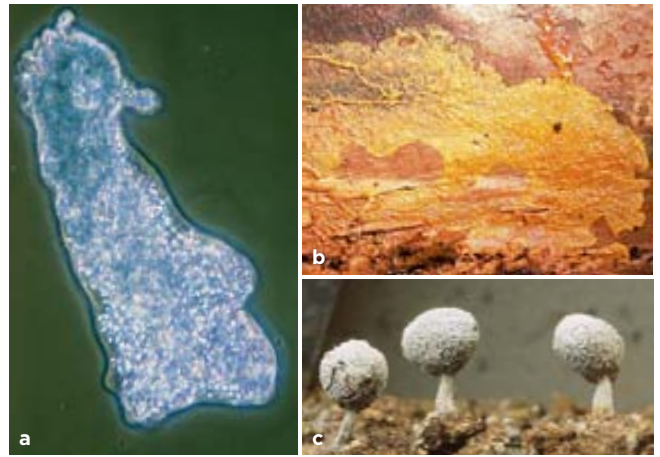
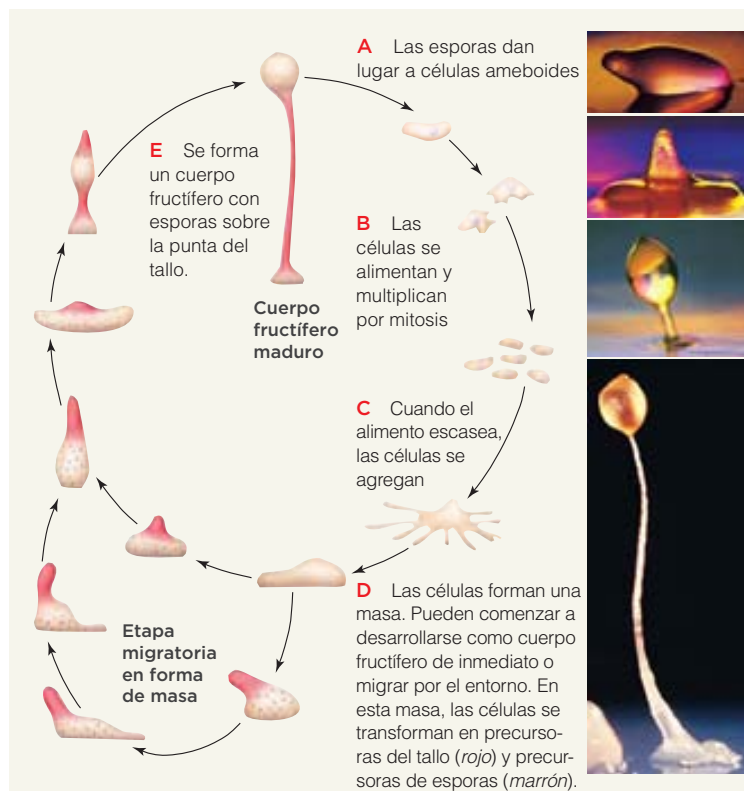


Figura 22.25 (a) *Amoeba proteus*, una amiba de agua dulce que vive en libertad. (b) *Physarum plasmodium* desplazándose sobre un tronco en descomposición. (c) Cuerpos fructíferos de *Physarum*, que liberan esporas móviles haploides. Cuando dos esporas se fusionan forman una célula diploide, la cual experimenta ciclos repetidos de mitosis sin división de citoplasma y forma un nuevo plasmodium.



La lucha contra la malaria continúa en muchos frentes. Los científicos trabajan para sintetizar una vacuna y buscan nuevos fármacos que interrumpan el ciclo de vida de *Plasmodium*, un protista unicelular. Las personas de las regiones afectadas son tamizadas para la enfermedad y reciben tratamiento. Se están eliminando las áreas de reproducción del mosquito. Se evita su piquete usando pabellones tratados con insecticida en las áreas para dormir y rociando insecticidas en el hogar, incluyendo DDT.

¿Por qué opción votarías?

¿Se debería prohibir el uso de DDT en su totalidad o debería permitirse su uso en naciones con problemas de malaria para emplearlo en el hogar? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea.



Resumen

En este capítulo y el precedente se describen los procariontes y los protistas que son los eucariontes más sencillos. En la tabla 22.2 se resumen sus semejanzas y diferencias.

Sección 22.1 Los **protistas** son un conjunto de linajes eucariontes en su mayoría unicelulares, algunos relacionados sólo de manera distante entre sí. La etapa dominante del ciclo de vida puede ser haploide o diploide. Algunos muestran **alternancia de generaciones**, con etapas multicelulares haploides y diploides. Ciertos protistas sobreviven en condiciones adversas formando **quistes**.

Sección 22.2 Los **protozoarios flagelados** son unicelulares y casi o completamente heterótrofos. Los diplomónados y los parabasalidos carecen de mitocondria, pero tienen organelos que sintetizan ATP por vías anaerobias. Ambos incluyen especies que infectan a los humanos. Como muchos otros protistas, se reproducen de manera asexual por **fisión binaria**. La generalidad de los **euglenoides** habita en agua dulce; su **vacuola contráctil** los libera del exceso de agua. Algunos presentan cloroplastos derivados de un alga verde. Los **tripanosomas** son parásitos con una mitocondria gigante.

■ Usa la animación de CengageNOW para explorar la estructura de un euglenoide.

Sección 22.3 Los **foraminíferos** y los **radiolarios** son heterótrofos unicelulares que secretan una concha. Los foraminíferos tienden a vivir en el fondo del mar, y los **radiolarios** flotan en el **plancton**.

Secciones 22.4-22.6 Los diminutos sacos (alveolos) por debajo de la membrana plasmática caracterizan a los **alveo-**

lados. Los **ciliados** tienen muchos cilios y son heterótrofos acuáticos. Los **dinoflagelados** son heterótrofos y autótrofos acuáticos con cubierta de celulosa. En agua rica en nutrientes, los protistas fotosintéticos experimentan explosiones de población conocidas como **florencia de algas**. Los **apicomplejos** son parásitos intracelulares de los animales.

■ Usa la animación y el video de CengageNOW para explorar la estructura de los ciliados y el ciclo de vida de *Plasmodium*.

Secciones 22.7, 22.8 Los **estramenópilos** reciben ese nombre por un flagelo con filamentos similares a vellos, pero no todos presentan este rasgo. Los **mohos de agua** son heterótrofos que crecen en forma de una malla de filamentos absorbentes. Algunos son patógenos de plantas.

Las **diatomeas** son organismos unicelulares fotosintéticos que tienen una concha de sílice de dos partes. Igual que las algas de color marrón, las diatomeas contienen el pigmento fucoxantina. Todas las **algas cafés** son multicelulares. Incluyen diminutas tiras y kelps gigantes que son los protistas de mayor tamaño.

■ Usa el video de CengageNOW para visitar un bosque de kelps.

Sección 22.9 Las algas verdes son autótrofos, en su mayoría acuáticas, unicelulares o multicelulares. Por lo general son **clorofitas**. Las **algas carófitas** incluyen a los parientes más cercanos de las plantas.

■ Usa la animación de CengageNOW para aprender acerca del ciclo de vida de un alga verde unicelular.

Tabla 22.2 Comparación de procariontes con eucariontes

	Procariontes	Eucariontes
Organismos representados:	Arqueas, bacterias	Protistas, plantas, hongos y animales
Ancestros:	Dos linajes principales que evolucionaron	Especies procariontes de igual antigüedad con división de trabajo entre células especializadas; los tipos complejos tienen tejidos y sistemas de órganos
Tamaño típico de la célula:	Pequeños (1-10 micrómetros)	Grandes (10-100 micrómetros)
Pared celular:	Muchos con pared celular	Celulosa o quitina; ninguna en células animales
Organelos:	Rara vez; carecen de núcleo y mitocondria	Por lo general profusos; núcleo presente; mitocondria en la mayoría
Modos de metabolismo:	Anaerobios, aerobios o de ambos tipos	Predominan los aerobios
Material genético:	Un cromosoma; plásmidos en algunos	Cromosomas de ADN y muchas proteínas asociadas; en un núcleo
Modo de división celular:	Fisión procarionte en su mayoría; algunos se reproducen por gemación.	División nuclear (mitosis, meiosis o ambas) asociada con uno o varios modos de división citoplásmica, incluida la fisión binaria.

Ejercicio de análisis de datos

Los parásitos a veces alteran el comportamiento del hospedero, de manera que aumenta su posibilidad de transmisión a otro hospedero. Por ejemplo, *Toxoplasma gondii*, causa de la toxoplasmosis, infecta a ratas y hace que se cuiden menos de los gatos.

El doctor Jacob Koella y sus asociados propusieron la hipótesis de que *Plasmodium* podría ser benéfico al hacer que su huésped humano fuera más atractivo para los mosquitos hambrientos en el momento en que los gametocitos estuvieran disponibles en la sangre del hospedero. Recuerda que los gametocitos son la etapa que puede ser captada por el mosquito y maduran en gametos al llegar a su intestino (figura 22.13).

Para comprobar su hipótesis, los investigadores registraron la respuesta de mosquitos ante el olor de niños infectados por *Plasmodium* y de niños no infectados en el curso de 12 pruebas en 12 días distintos, en la figura 22.27 se muestran los resultados obtenidos.

1. En promedio, ¿qué grupo de niños fue más atractivo para los mosquitos?
2. ¿Qué grupo de niños recibió en promedio menos ataques de los mosquitos?
3. ¿Qué porcentaje del número total de mosquitos fue atraído por el grupo con más atractivo?
4. ¿Apoyan estos datos la hipótesis del doctor Koella?

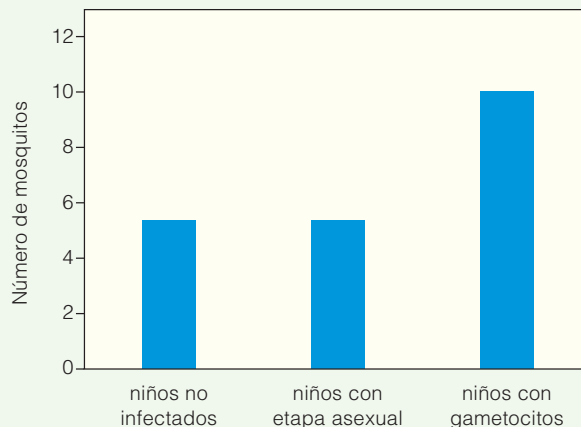


Figura 22. 27 Número de mosquitos (de 100) atraídos a niños no infectados, a niños que albergaban la etapa asexual de *Plasmodium* y a niños con gametocitos en sangre. Las barras muestran la cantidad promedio de mosquitos atraídos a cada grupo de niños en el curso de 12 pruebas distintas.

Sección 22.10 La generalidad de las **algas rojas** son multicelulares. Pueden sobrevivir en aguas más profundas que en la mayoría de los fotoautótrofos debido a que sus cloroplastos tienen ficobilinas.

■ Usa la animación de CengageNOW para explorar el ciclo de vida de las algas rojas.

Sección 22.11 Los amebozoarios incluyen **amibas** heterótrofas que viven en libertad y **mohos mucilaginosos**. Estos últimos se alimentan como masa multinuclear. Las células ameboides de los mohos mucilaginosos celulares se reúnen cuando el alimento escasea y forman cuerpos fructíferos, los cuales dispersan esporas en etapa de latencia.

■ Usa la animación de CengageNOW para aprender sobre el ciclo de vida de un hongo mucilaginoso celular.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. ¿Cierto o falso? Algunos protistas están más relacionados con las plantas que otros.
2. Los diplomónados y los parabasalidos a menudo viven en hábitats anaerobios y carecen de _____ que se emplea en la respiración aerobia.
3. Los radiolarios y las diatomeas tienen una concha _____.
4. ¿Cuáles de los siguientes podrías encontrar en el agua de mar?
 - a. un apicomplejo
 - b. un moho mucilaginoso celular
 - c. un dinoflagelado
 - d. un euglenoide
5. Las diatomeas están relacionadas más de cerca con _____.
 - a. los dinoflagelados
 - b. los mohos de agua
 - c. las algas verdes
 - d. las algas rojas
6. Los cloroplastos de las algas verdes evolucionaron a partir de _____.
7. Las algas verdes están relacionadas más de cerca con las algas _____.
8. El ciclo de vida del kelp en sus etapas haploide y diploide es un ejemplo de _____.

9. Los ciliados _____ a través de la conjugación.
 - a. intercambian genes
 - b. desalientan a los depredadores
 - c. emiten luz
 - d. infectan células

10. ¿Qué especies no provocan enfermedad a humanos?
 - a. *Toxoplasma gondii*
 - b. *Entamoeba histolytica*
 - c. *Dictyostelium discoideum*
 - d. *Trichomonas vaginalis*

11. _____ es producida a partir de algas rojas.
 - a. la tierra de diatomeas
 - b. la alga
 - c. el carragenan o musgo de Irlanda
 - d. tanto b como c

12. Relaciona cada término de la izquierda con la descripción más adecuada.

- | | |
|-------------------------|--|
| _____ diplomónado | a. explosión de población de protistas |
| _____ apicomplejo | b. productor de conchas de sílice |
| _____ brote de algas | c. masa mótil multinucleada |
| _____ diatomea | d. carece de mitocondrias, es anaerobio |
| _____ alga café | e. pariente más cercano de las plantas terrestres |
| _____ alga roja | f. multicelular, tiene fucoxantina |
| _____ alga verde | g. agente de la malaria |
| _____ moho mucilaginoso | h. habita en las profundidades y tiene ficobilinas |

■ Visita CengageNOW para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Supongamos que vas de vacaciones a un país en desarrollo donde se cuenta con un mal sistema sanitario. Gracias a tus conocimientos sobre flagelados parásitarios en el agua y la tierra húmeda, ¿qué considerarías más seguro beber? ¿Qué alimento sería mejor evitar y qué métodos de preparación serían más convenientes para preparar los alimentos?
2. Las aguas derivadas de tierras de cultivo muy fertilizadas promueven los brotes de algas que pueden ocasionar la muerte masiva de especies acuáticas, aves y otras formas de vida silvestre. En caso de que el costo ambiental sea inaceptable, ¿qué podrías hacer personalmente al respecto para ayudar a detener este tipo de contaminación?

Las plantas terrestres

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Principio y fin

El cambio es parte de la vida. A comienzos del período Ordovícico ya crecían algunas plantas terrestres en los bordes continentales. Hace aproximadamente 300 millones de años, en los amplios manglares pantanosos predominaban algunos ancestros de los musgos –aunque tan grandes como árboles– y de las “colas de caballo” modernos. Pero después las cosas cambiaron: el clima global se enfrió y se volvió más seco, de manera que las plantas dependientes de la humedad declinaron, dejando su lugar a aquellas aptas para condiciones de vida más difíciles, como las cícadas, los ginkgos y, después, las coníferas. Estas especies eran gimnospermas, y tenían un carácter novedoso: empaquetaban sus embriones dentro de semillas.

Posteriormente una rama del linaje de las gimnospermas dio lugar a las plantas con flor, provocando otro cambio más. Las plantas con flor se diseminaron y pronto predominaron en casi todas las regiones (figura 23.1a). Sin embargo, las coníferas –como los pinos– conservaron su ventaja competitiva en ciertos entornos, como los bosques de elevadas altitudes en el Hemisferio Norte.

Más tarde las cosas sufrieron una nueva transformación. Hace alrededor de 11,000 años los humanos comenzaron a cultivar plantas. Este avance fue útil para el aumento de la población. Con el transcurso del tiempo los campos agrícolas, los hogares y luego las ciudades, reemplazaron a muchos bosques. Los que sobrevivieron fueron talados para obtener madera y otros productos. La deforestación (eliminación de todos los árboles en un amplio territorio) dio comienzo (figura 23.1b).

Por ejemplo, actualmente Estados Unidos tiene más bosques que hace un siglo, pero presenta regiones deforestadas. Sólo alrededor del 4% de los bosques originales de secuoyas o abetos gigantes de California existe aún. En Maine, un área de casi 6,500 m² (4 millas) fue deforestada en los últimos 15 años. De hecho, la deforestación podría provocar la extinción de algunas especies botánicas. A nivel mundial, más o menos 350 de las 650 especies de coníferas que existen se encuentran amenazadas o en peligro de extinción.

A continuación examinaremos el origen y las adaptaciones en las plantas terrestres, teniendo en cuenta esta perspectiva del cambio. Con pocas excepciones, éstas son fotótrofas. Estos magos del metabolismo producen compuestos orgánicos absorbiendo energía solar, dióxido de carbono de la atmósfera, y agua y minerales disueltos en la tierra. Por la vía no cíclica de la fotosíntesis, dividen las moléculas de agua liberando oxígeno. Su producción de oxígeno y la captación de carbono dan mantenimiento a la atmósfera. Piénsalo: cada átomo de carbono de una secuoya, que mide 100 metros de alto y pesa miles de toneladas, fue captado de la atmósfera.

Además de sus efectos sobre ésta, los aproximadamente 295,000 tipos de plantas existentes sirven de alimento a los animales, o les dan abrigo. Si no fuera por ellas, los humanos y otros animales que viven en la Tierra nunca hubieran podido evolucionar.



¡Mira el video! Figura 23.1 Tiempos cambiantes. (a) Las plantas con flor surgieron en la era de los dinosaurios, y desplazaron a otras en muchos hábitats. (b) La deforestación de bosques de coníferas en la Columbia Británica, Canadá.

Conceptos básicos



Momentos clave en la evolución de las plantas

Las plantas más antiguas que se conocen datan de hace 475 millones de años. Desde ese momento los cambios ambientales han desencadenado divergencias, radiaciones adaptativas y extinciones. Las adaptaciones estructurales y funcionales de los linajes constituyen respuestas a algunos de estos cambios. [Secciones 23.1, 23.2](#)



Primeras divergencias en los linajes vegetales

Tres linajes vegetales (musgos, ceratófilas o antoceros y hepáticas) se denominan comúnmente briofitas, aunque no constituyen un grupo natural. La fase productora de gametos (gametofito) predomina en su ciclo de vida, y los espermatozoides llegan a los óvulos nadando a través de gotitas o películas de agua. [Sección 23.3](#)



Plantas vasculares sin semillas

Las licofitas, los psilotofitas (*Psilotophyta*), colas de caballo y helechos tienen tejido vascular, pero no producen semillas. Una fase productora de esporas con tejidos vasculares internos (esporofito) predomina en su ciclo de vida. Al igual que en el caso de las briofitas, sus espermatozoides nadan a través del agua para llegar a los óvulos.

[Secciones 23.4, 23.5](#)



Plantas vasculares con semillas

Las gimnospermas y posteriormente las angiospermas se difundieron a entornos más altos y secos. Ambas producen polen y semillas. Casi todas las plantas cultivables cuentan con esas características. En las angiospermas, las flores y frutos contribuyeron a mejorar significativamente el éxito reproductivo. [Secciones 23.6-23.10](#)

Conexiones a conceptos anteriores

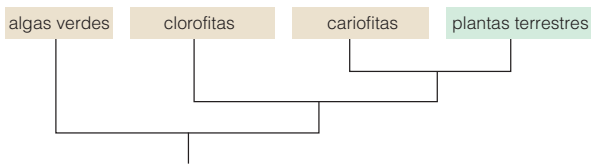
- Este capítulo describe la historia de la evolución de las plantas a partir de las algas verdes (22.9). El repaso de la formación y fertilización de los gametos (10.5) puede ayudarte a comprender mejor los ciclos de vida de las plantas.
- Volveremos a abordar los efectos de los movimientos y cambios continentales en el transcurso del tiempo geológico (17.8, 17.9).
- El capítulo menciona el papel de los materiales de la pared celular (4.12) y la importancia de los aminoácidos en la dieta humana (3.5).
- Conocer los métodos de clasificación (19.1) te ayudará a entender cómo se agruparon las plantas.

¿Por qué opción votarías? La demanda de papel es un factor de la deforestación. Sin embargo, los costos de procesamiento hacen que el papel reciclado tenga un precio elevado. ¿Estarías dispuesto a pagar más por libros y revistas impresos en papel reciclado? Ve más detalles en CengageNOW, y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

■ Los cambios de las condiciones atmosféricas y los desplazamientos en la posición de los continentes afectaron la historia colectiva de las plantas terrestres.

■ Conexiones con Continentes en movimiento 17.9; Algas verdes 22.9.

Tradicionalmente, las algas rojas y verdes suelen agruparse con los protistas. Sin embargo, como explicamos en la sección 22.9, en la actualidad reconocemos que uno de los linajes cariofitas de las algas verdes es un grupo hermano de las plantas terrestres. Por lo tanto, muchos botánicos consideran ahora que todos los miembros del clado que se muestra a continuación pertenecen al reino vegetal.



En este plan de clasificación, el clado de las plantas terrestres se denomina **embriofitas**, o plantas que producen embriones.

La evidencia fósil más antigua de plantas terrestres data de hace aproximadamente 475 millones de años. En esa época había aparecido y desaparecido una enorme cantidad de células fotosintéticas, y las especies productoras de oxígeno alteraron la composición de la atmósfera. Muy por encima de la Tierra, la energía solar convirtió parte del oxígeno en una densa capa de ozono, que impidió la entrada de radiaciones ultravioleta (sección 7.8). Antes de que se formara esta capa protectora, las elevadas dosis de radiación ultravioleta sin duda destruyeron el ADN de cualquier organismo que se aventurara a poblar el planeta.

Los tres linajes conocidos comúnmente como briofitas fueron los primeros en ramificarse a partir de las algas

ancestrales (figuras 23.2 y 23.3). Las briofitas modernas incluyen los musgos y las menos conocidas hepáticas y ceratófilas o antoceros (tabla 23.1). ¿Cuál evolucionó primero? El debate continúa, pero algunas comparaciones genéticas entre estos grupos sugieren que las hepáticas constituyen el linaje más antiguo entre las plantas terrestres. Dichas comparaciones también indican que un derivado del linaje de las ceratófilas evolucionó para dar lugar a las primeras plantas vasculares sin semillas.

Hace más o menos 430 millones de años, una planta vascular sin semillas, llamada *Cooksonia*, creció en las tierras bajas y húmedas del supercontinente Gondwana. Tenía tan solo algunos centímetros de alto y un patrón de ramifica-

Tabla 23.1 Diversidad de las plantas terrestres modernas

Briofitas

Hepáticas	9,000 especies
Musgos	15,000 especies
Ceratófilas	100 especies

Plantas vasculares sin semillas

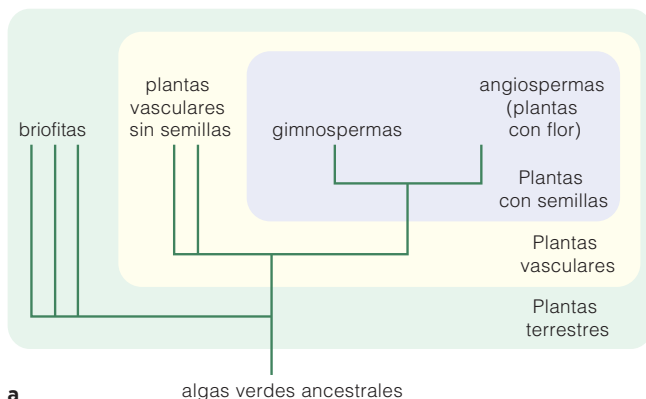
Licofitas	1,100 especies
Psilotofitas	7 especies
Colas de caballo	25 especies
Helechos	12,000 especies

Gimnospermas

Cícadas	130 especies
Ginkgos	1 especie
Coníferas	600 especies
Gnetofitas	70 especies

Angiospermas (plantas con flores)

Grupos basales (por ejemplo, magnólicas)	9,200 especies
Monocotiledóneas	80,000 especies
Eudicotiledóneas	> 180,000 especies



a

Figura 23.2 (a) Árbol filogenético de las plantas terrestres. Las briofitas y las plantas vasculares sin semillas no son grupos monofiléticos. (b) Ejemplos de plantas terrestres.



briofita (musgo)

planta vascular sin semillas (helecho)



b gimnosperma (conífera)

angiosperma (monocotiledónea)

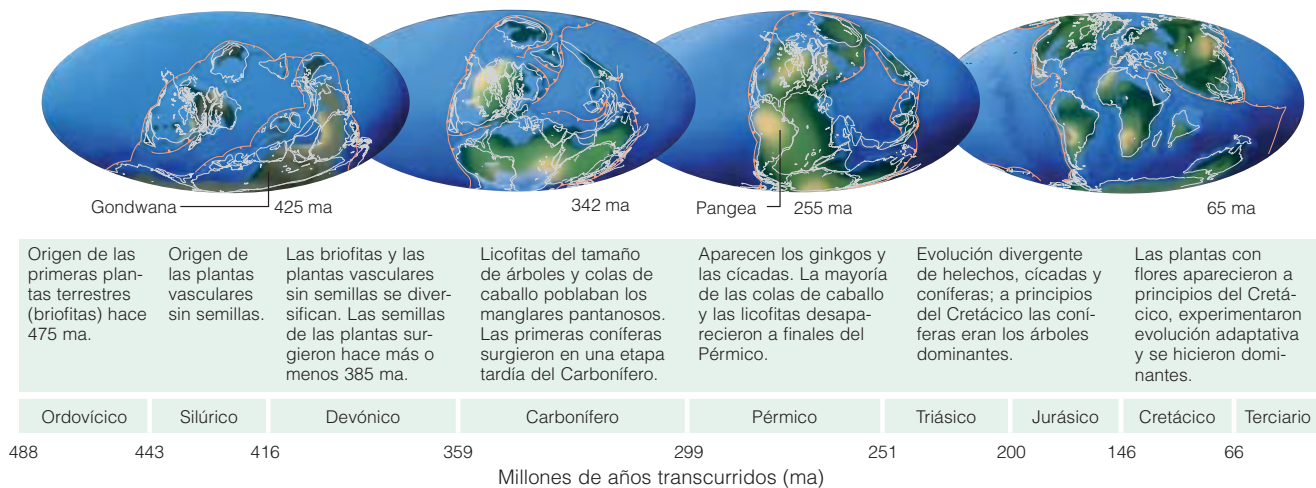


Figura 23.3 Línea de tiempo de los principales eventos en la evolución de las plantas, mismos que tuvieron lugar en una etapa de cambio global, a medida que los continentes experimentaban desplazamientos y el clima se modificaba.

ción simple, sin hojas ni raíces (figura 23.4a). En las puntas de sus ramas se formaban esporas. La *Psilophyton*, una planta sin semillas de mayor tamaño y con una estructura de ramificación más compleja, apareció hace alrededor de 60 millones de años (figura 23.4b). Tanto la *Cooksonia* como la *Psilophyton* sólo se conocen por sus restos fósiles; actualmente se encuentran extintas.

Durante el Carbonífero, otras plantas vasculares sin semilla, incluyendo los parientes de algunos musgos modernos y las colas de caballo, se desarrollaron hasta alcanzar el tamaño de árboles. Las plantas vasculares sin semillas modernas incluyen licopodios y psilotofitas, colas de caballo y helechos.

Los fósiles de semilla más antiguos datan de hace 385 millones de años, es decir, del Devónico. Las gimnospermas, un importante linaje productor de semillas, se diversificaron durante el Carbonífero. En el Pérmico, la formación del supercontinente Pangea provocó un cambio global hacia clima más seco, lo cual contribuyó a la desaparición de plantas vasculares sin semillas del tamaño de árboles, y favoreció la evolución de un nuevo linaje de gimnospermas, el de las coníferas que toleran la sequía. Las coníferas modernas incluyen pinos, abetos y piceas.

Durante el Triásico y el Jurásico, mientras los dinosaurios surgían y se diversificaban, los helechos, las cícadas y las coníferas experimentaron su propia evolución divergente. A fines del Jurásico, las coníferas eran los árboles dominantes.

Las plantas con flor, o angiospermas, surgieron de un ancestro gimnosperma a fines del Jurásico y principios del Cretácico. En menos de 40 millones de años, reemplazaron a otras coníferas y a sus parientes en la mayoría de los hábitats.

Las modificaciones de estructura, funciones y modo reproductivo ocurridas a medida que evolucionaron los diferentes tipos de plantas, constituyen el tema de la siguiente sección.



Figura 23.4 Fósiles de las primeras plantas vasculares sin semillas. (a) Los tallos de la *Cooksonia* siempre se dividían en dos ramas iguales, y alcanzaban pocos centímetros de alto. (b) La *Psilophyton* muestra un patrón de crecimiento más complejo. Se ramificaba en forma desigual, con un tallo principal y ramas más pequeñas a los costados.

Para repasar en casa

¿Qué eventos influyeron en la evolución de las plantas?

- Las plantas terrestres evolucionaron a partir de un linaje de algas cariofitas tras la formación de una capa de ozono que hizo posible la vida sobre la Tierra.
- Las briofitas incluyen tres linajes de plantas terrestres que experimentaron divergencia temprana. Posteriormente los linajes de plantas no vasculares sin semillas. Las primeras plantas con semillas fueron las gimnospermas, y las angiospermas (plantas con flores) se derivaron de ellas.
- Los desplazamientos continentales causantes de que el clima global se hiciera más seco, favorecieron la evolución de los grupos mejor adaptados a tolerar la sequía, como las plantas con semilla.

■ Con el transcurso del tiempo, los cuerpos productores de esporas de las plantas se hicieron más grandes, más complejos y mejor adaptados a los hábitats secos.

■ Conexiones con Paredes celulares 4.12; Gametos 10.5; Algas verdes 22.9.

De la dominancia haploide a la diploide

Entre los parientes más cercanos a las plantas terrestres en el reino de las algas, la única fase diploide del ciclo de vida es el cigoto. Esta célula se divide por meiosis para producir esporas que se desarrollan hasta la fase productora de gametos, que es multicelular y haploide. En contraste, todos los ciclos de vida de las plantas terrestres alternan entre la fase haploide multicelular y la diploide (figura 23.5a).

El **gametofito** de las plantas terrestres representa la fase haploide que produce gametos por mitosis. Los gametos se fertilizan mientras están unidos al gametofito. La mitosis del cigoto produce el embrión multicelular, por el cual son conocidas las plantas terrestres. El desarrollo posterior da como resultado el **esporofito** maduro: una etapa diploide que forma esporas por meiosis. Las esporas de las plantas terrestres son células haploides sin utilidad, que se dividen por mitosis para formar gametofitos.

Los biólogos describen el ciclo de vida de las plantas terrestres como una alternancia de generaciones. Este tipo de ciclo de vida tiene ventajas respecto de la formación de esporas por división meiótica del cigoto. La formación de un esporofito multicelular aumenta el número de células que experimentan meiosis y producen esporas. Además, el **esporangio** multicelular (estructura formadora de esporas) puede proteger las esporas en desarrollo y facilitar su dispersión.

El tamaño relativo, la complejidad y la longevidad de las etapas de esporofito y gametofito varía entre las plantas terrestres (figura 23.5b). En las briofitas, los esporofitos son pequeños y de corta duración en comparación con los

gametofitos. Los esporofitos se hacen cada vez más persistentes en los linajes que evolucionaron más tarde. Las plantas con flor tienen los esporofitos más grandes y más complejos. Por ejemplo, un árbol de encino es un esporofito de muchos metros de alto. Cada gametofito unido al encino consta sólo de algunas células.

Raíces, tallos y hojas

Una vez que las plantas colonizaron la tierra, los rasgos que impedían la pérdida de agua se vieron favorecidos. Muy pronto las partes superficiales de las plantas terrestres se cubrieron de una **cutícula**, una capa cerosa secretada para restringir la evaporación. Las aperturas a través de la cutícula, llamadas **estomas**, se transformaron en puntos de control para equilibrar la conservación de agua con la necesidad de obtener dióxido de carbono para la fotosíntesis (figura 23.6).

Las primeras plantas terrestres tenían estructuras que las mantenían en su sitio, aunque la raíz propiamente dicha evolucionó más tarde. Las raíces anclan a las plantas, y también absorben de la tierra agua con iones minerales disueltos. Los simbiontes fungales que viven encima o en el interior de las raíces ayudaron a estas tareas, como aún lo hacen en la actualidad.

Para desplazar las sustancias que capta la raíz a otras regiones del cuerpo se requiere un sistema de canales internos denominado **tejido vascular** (figura 23.7). El **xilema** es el tejido vascular que distribuye agua e iones minerales. El **floema** es el tejido vascular que distribuye los azúcares fabricados en las células fotosintéticas. Entre las aproximadamente 295,000 especies de plantas modernas que existen, más del 90% tienen xilema y floema. Estas plantas son miembros del linaje de las plantas vasculares.

¿Por qué tuvieron éxito las plantas vasculares? La razón es que sus tejidos vasculares están reforzados con **lignina**, un compuesto orgánico que da apoyo estructural (sección

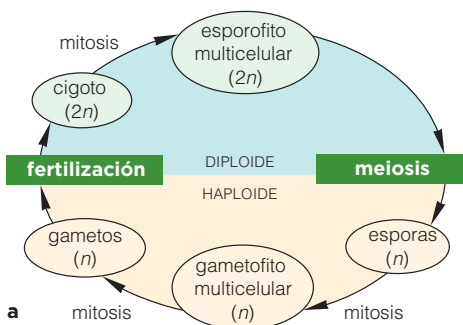
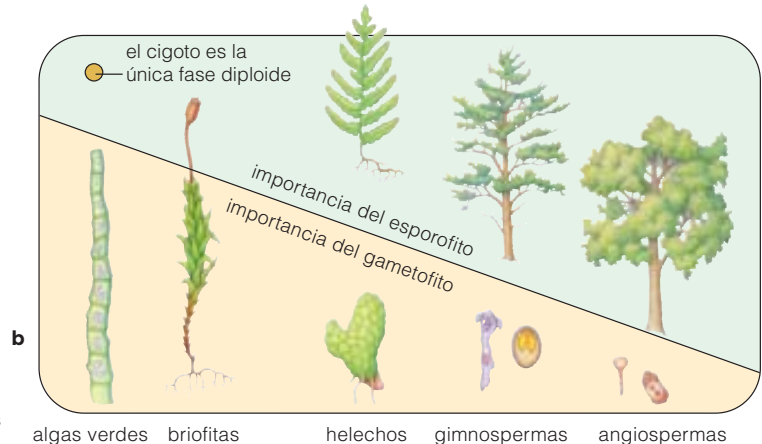


Figura 23.5 Animada (a) Ciclo de vida generalizado de las plantas terrestres, como se explica en la sección 10.5. (b) Una tendencia evolutiva en el ciclo de vida de las plantas. Las algas y briofitas dedican más energía a fabricar gametofitos. Los grupos que viven en hábitats con estaciones de sequía la utilizan en fabricar esporofitos que retienen, nutren y protegen a la nueva generación en épocas difíciles.



Investiga: Los pinos son gimnospermas. ¿Cuál es la fase más amplia y persistente en su ciclo de vida, el esporofito o el gametofito?

Respuesta: el esporofito.

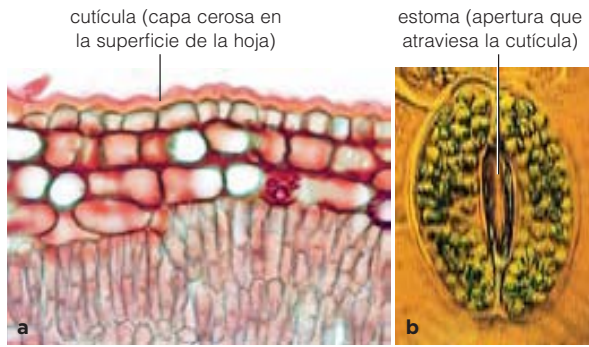


Figura 23.6 Adaptaciones para conservar el agua. (a) Microfotografía con luz, mostrando la cutícula cerosa secretada (teñida de rosa) en la superficie superior de una hoja de oleandro. (b) Microfotografía con luz de un estoma. Esta estructura a través de la cutícula puede abrirse para permitir el intercambio de gases, o cerrarse para conservar el agua.

4.12). El tejido vascular lignificado no sólo distribuye materiales, sino que también ayuda a las plantas a mantenerse erectas y ramificarse. Por ser altas y ramificadas, las primeras plantas vasculares obtuvieron ventajas para la dispersión de esporas. En los linajes vasculares más exitosos también evolucionaron hojas, las cuales aumentan la superficie de la planta para interceptar luz solar e intercambiar gases.

Polen y semillas

Los rasgos reproductivos también permitieron que las plantas vasculares tuvieran una ventaja competitiva. Todas las briofitas y algunas plantas vasculares, como los helechos, se dispersan liberando esporas (figura 23.8a). Sólo las plantas vasculares con semillas liberan granos de polen y semillas.

El **grano de polen** es un gametofito inmaduro, dotado de cubierta, en donde se originan los espermatozoides. Cuando los granos de polen son liberados, viajan hacia los óvulos de la misma planta o de otra con ayuda de las corrientes de aire o la transportación animal, sobre todo de insectos. La capacidad para producir polen dio una ventaja a las plantas con semillas en entornos secos. Las plantas que no fabrican polen requieren agua para que sus espermatozoides puedan nadar hasta los óvulos. El polen permite que las plantas con semillas se reproduzcan aunque el agua escasee.

Las semillas también contribuyen a la supervivencia de las plantas en épocas de sequía. Las **semillas** están conformadas por esporofitos embrionarios y algo de tejido nutritivo, encerrados por una cubierta a prueba de agua. Muchas semillas tienen rasgos que facilitan su dispersión lejos de la planta que las produce.

Las gimnospermas y angiospermas son dos linajes de plantas que producen semillas. Las cícadas, las coníferas y los ginkgos se encuentran entre las gimnospermas. Las angiospermas son plantas con flor, derivación del linaje de las gimnospermas, y las únicas que fabrican flores y frutos (figura 23.8b). La gran mayoría de las plantas modernas son angiospermas.

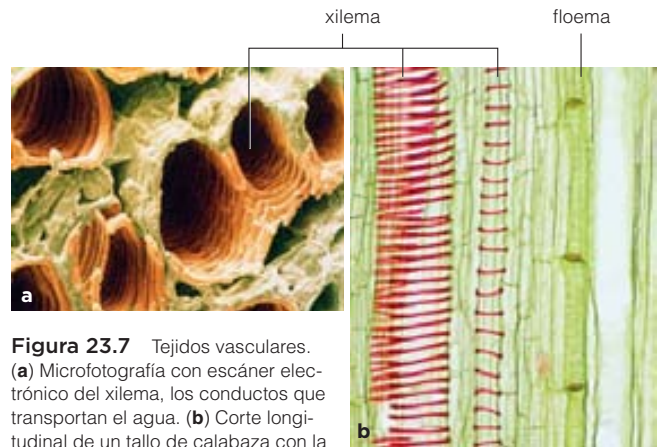


Figura 23.7 Tejidos vasculares. (a) Microfotografía con escáner electrónico del xilema, los conductos que transportan el agua. (b) Corte longitudinal de un tallo de calabaza con la lignina del xilema teñida de rojo.

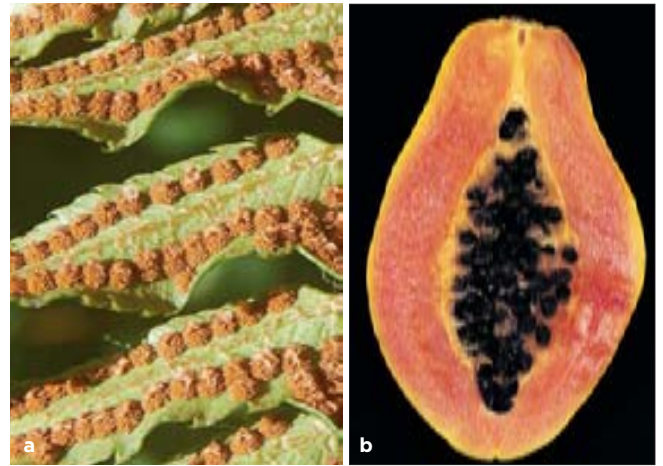


Figura 23.8 Mecanismos de dispersión. (a) Los helechos se dispersan liberando esporas que se forman en grupos en la parte inferior de las hojas. (b) Las plantas con semillas las liberan, y éstas contienen esporofitos embrionarios. En las plantas con flor, como la papaya, las semillas se forman dentro del tejido floral que se desarrolla dando lugar al fruto.

Para repasar en casa

¿Qué adaptaciones contribuyeron a la diversificación de las plantas?

- Los ciclos de vida de las plantas se fueron transformando; la fase que dominaba primero en las briofitas fue el gametofito, pero luego fue el esporofito en otras plantas.
- Vivir sobre la tierra favoreció los caracteres para la conservación del agua, como la formación de una cutícula, por ejemplo. En las plantas vasculares también se desarrolló un sistema de tejido vascular (xilema y floema), encargado de distribuir materiales a través de hojas, tallos y raíces en las esporofitas.
- Las briofitas y las plantas vasculares sin semillas liberan esporas. Sólo las plantas con semillas liberan los embriones que conservan dentro de una cubierta protectora (la semilla). Únicamente en las plantas con flor se forman semillas dentro del tejido floral que posteriormente se desarrolla para dar lugar al fruto.

23.3 Las briofitas

■ Tres linajes de plantas terrestres –las hepáticas, las ceratófilas y los musgos– tienen un ciclo de vida donde predomina el gametofito.

■ Conexión con Fijación de nitrógeno 21.6.

Las **briofitas** no son un grupo monofilético, sino más bien un conjunto de tres linajes de plantas terrestres que evolucionaron en una etapa temprana: las hepáticas, las antocerotofitas y los musgos. La mayoría de las aproximadamente 24,000 especies que se derivan de ellas viven en sitios con humedad constante. Ninguna fabrica lignina para dar rigidez al tallo, de modo que muy pocas rebasan los 20 centímetros de altura.

El gametofito constituye la fase más grande y conspicua del ciclo de vida de las briofitas. Las estructuras multicelulares (gametangios) que están dentro o sobre la superficie del gametofito encierran y protegen a los gametos en desarrollo. Los espermatozoides son flagelados y nadan hasta los óvulos. Los insectos y ácaros pueden ayudar a los espermatozoides a transferirse cuando el agua no forma una trayectoria continua.

Los esporofitos son no ramificados, y permanecen unidos al gametofito inclusive cuando maduran. Producen esporas dispersadas por el viento y toleran la sequía, por lo cual son colonos importantes de sitios rocosos.

Hepáticas

De las más o menos 9,000 especies de hepáticas que existen, en casi todas el gametofito tiene una parte similar a una cinta (talo), que se une a la tierra o a cualquier otra superficie mediante **rizoides**, estructuras semejantes a raíces. Los rizoides también recogen el agua, pero no la distribuyen como las raíces de las plantas vasculares.

La hepática *Marchantia* es común en tierras húmedas. Se reproduce asexualmente mediante la producción de yemas (pequeños grupos de células) en forma de cálices que se localizan sobre el gametofito (figura 23.9a,b). También puede reproducirse sexualmente. En el género que lo hace de este modo, un gametofito produce óvulos o espermatozoides. Los gametangios se forman encima del tallo que crece a partir del talo (figura 23.9c,d). Los espermatozoides nadan hasta los óvulos y se forma un cigoto, el cual se de-

sarrolla para dar lugar a un esporofito que cuelga de la parte interior del gametofito.

Ceratófilas

Las ceratófilas o antoceros (*derecha*) tienen un esporofito puntiagudo, similar a un cuerno, que puede alcanzar varios centímetros de alto; de ahí que se les conozca también por el nombre de *hornworts* (*horn* = cuerno). La base del esporofito está embebida en tejidos del gametofito y esporas que forman un esporangio erecto o cápsula. Al madurar las esporas, la punta de la cápsula se abre y las libera. El esporofito crece continuamente a partir de su base, de modo que puede fabricar y liberar esporas durante un largo periodo.

El esporofito tiene cloroplastos y, en algunos casos, puede sobrevivir aun después de la muerte del gametofito. Estos rasgos y ciertas semejanzas genéticas sugieren que las ceratófilas quizá sean parientes cercanos de las plantas vasculares.

El gametofito con forma de cinta retiene las cianobacterias fijadoras de nitrógeno (sección 21.6) en los poros de su superficie. Estas bacterias suministran a la planta compuestos nitrogenados, y reciben abrigo a cambio.

Musgos

El esporofito de los musgos consta de un esporangio (la cápsula) sobre un tallo embebido en el tejido del gametofito (figura 23.10a). En la cápsula se forman esporas haploides por meiosis (figura 23.10b). Las esporas germinan y se desarrollan en gametofitos; los sexos suelen estar separados (figura 23.10c). Los espermatozoides se forman en el gametangio macho, o anteridio, y los óvulos en el gametangio hembra, o arquegonio (figura 23.10d,e). Tras la fertilización, el cigoto se desarrolla formando un esporofito (figura 23.10f,g).

Los musgos suelen reproducirse asexualmente mediante fragmentación. Un pedazo del gametofito se desprende y crece hasta formar una nueva planta.

Los musgos son el grupo más diverso de briofitas, y abarcan aproximadamente 15,000 especies. De ellas, alrede-



Figura 23.9 (a,b) *Marchantia*, planta hepática, se reproduce asexualmente formando yemas sobre la superficie del gametofito. (c,d) *Marchantia* también se reproduce sexualmente. Los sexos están separados, y las estructuras productoras de gametos se forman en la parte superior del tallo.

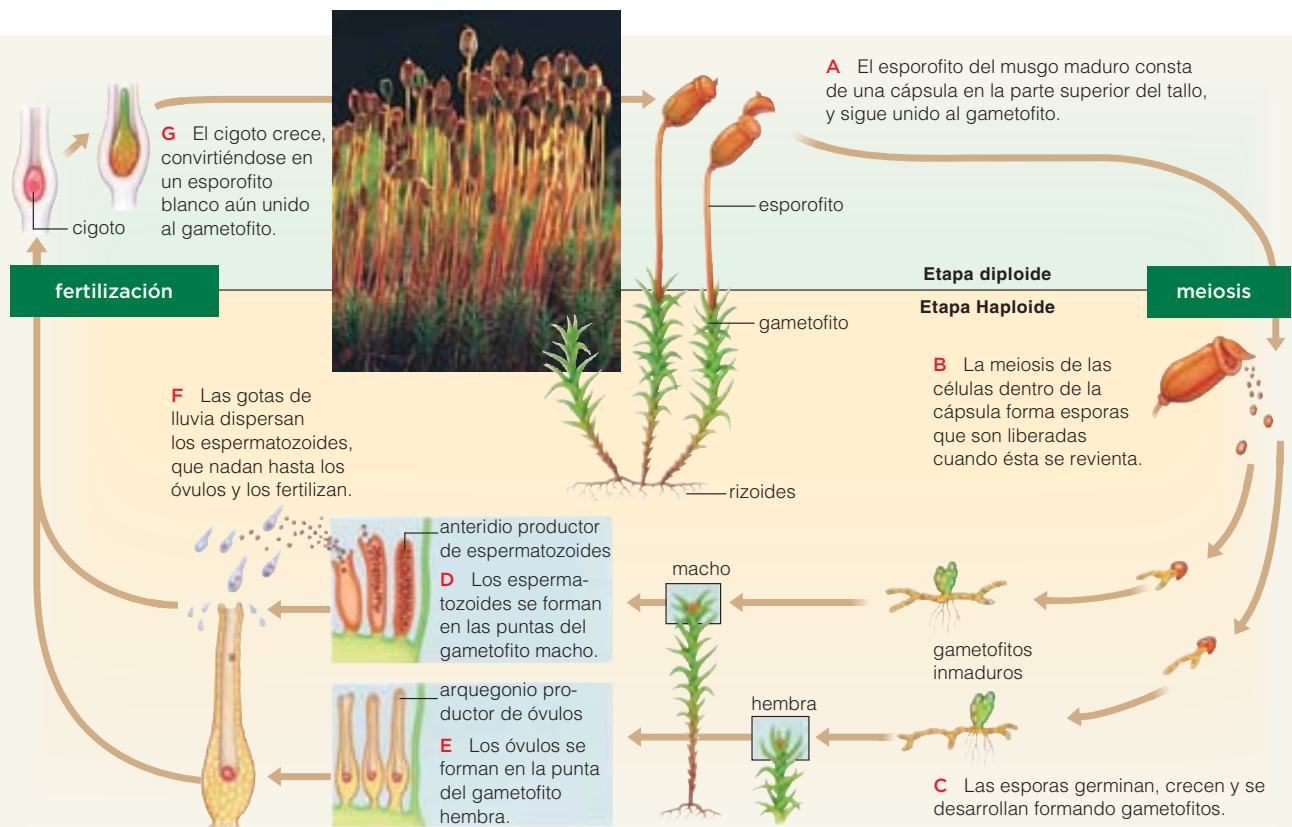


Figura 23.10 Animada Ciclo de vida de un musgo (*Polytrichum*). El esporofito no fotosintético permanece unido al gametofito y dependiente de él.

dor de 350 son musgos de turba (*Sphagnum*), una especie de gran importancia ecológica y comercial. El *Sphagnum* es la planta predominante en los pantanos que cubren casi 1.5 millones de km² en Europa, el norte de Asia y América del Norte. Sus restos se acumulan en turberas, mismas que se aprovechan como combustible (figura 23.11) y se emplea en mezclas de tierra para plantar.

La tierra de las turberas puede ser tan ácida como el vinagre. Sólo las plantas tolerantes al medio ácido pueden convivir con los musgos. La mayoría de las bacterias y hongos no se desarrollan bien en este hábitat ácido, de modo que la descomposición es lenta. Se han encontrado restos humanos de más de mil años de antigüedad bien preservados en las turberas europeas. La alta acidez mantiene estos cuerpos sin descomponerse.

Para repasar en casa

¿Qué son las briofitas?

- Briofitas es el nombre común de tres linajes de plantas: hepáticas, ceratófilas y musgos.
- Los gametofitos haploides que crecen a poca altura predominan en el ciclo de vida de las briofitas, y las esporas constituyen su forma de dispersión.



Figura 23.11 (a) Turbera en Irlanda. Esta familia está cortando bloques de turba y apilándolos para secar con el fin de emplearlos como combustible doméstico. Actualmente casi toda la cosecha de turba tiene propósitos comerciales, pues se le quema para generar electricidad. **(b)** Musgo de turba (*Sphagnum*). Se observan claramente cuatro esporofitos (las estructuras de color marrón, rodeadas por una cubierta, sobre los tallos blancos) unidos al gametofito de tono pálido.

23.4 Plantas vasculares sin semillas

- El esporofito con tejido vascular lignificado es la fase que predomina en el ciclo de vida de las plantas vasculares sin semillas.
- Conexión con Formación y fertilización de gametos 10.5.

Algunos musgos cuentan con conductos internos para transportar el líquido dentro de sus cuerpos. Sin embargo, sólo las plantas vasculares (traqueofitas) tienen tejido vascular reforzado con lignina, la cual incluye xilema y floema. Esta innovación permitió que evolucionaran esporofitos más grandes y ramificados, que constituyen la fase predominante en los ciclos de vida de las plantas vasculares.

Las plantas vasculares evolucionaron a partir de una briofita, e igual que estos linajes de divergencia temprana presentan espermatozoides flagelados que nadan hasta los óvulos. Además, igual que las briofitas, no producen semillas y se dispersan liberando sus esporas directamente al entorno.

Dos linajes de plantas vasculares sin semillas sobreviven hasta la actualidad. Las licofitas, que incluyen a los licopodiofitas, *spike mosses* y las puntas de flecha. Las monilofitas incluyen psilotofitas, colas de caballo y helechos.

Estos dos linajes divergieron antes de que evolucionaran las hojas y las raíces, y cada uno de ellos desarrolló estas características de modo distinto. Por ejemplo, las licofitas forman esporas a lo largo de las ramas laterales. Sus hojas tienen una vena no ramificada y probablemente evolucionaron a partir de un esporangio lateral. En contraste, las monilofitas tienen esporas en las puntas de las ramas, y sus hojas con venas ramificadas probablemente evolucionaron a partir de una red de tallos ramificados.

Licofitas

La mayoría de las 1,200 licofitas modernas son las licopodiofitas. Las especies *Lycopodium* son comunes en los bosques de maderas duras de América del Norte, en donde se conocen como *ground pines* o pinillos (figura 23.12a). Las esporas de *Lycopodium* se forman dentro de un **estróbilo**, una estructura suave, con forma de cono, construida a par-

tir de hojas modificadas. Muchos otros tipos de plantas vasculares cuentan también con estróbilos.

Las ramas de las *Lycopodium* se venden en coronas. Las esporas cerosas prenden con facilidad y en los principios de la fotografía se les empleaba como flash, así como para recubrir el interior de los guantes de látex y los condones, hasta que se determinó que irritaban la piel.

Otros tipos de musgos como *Selaginella* viven en regiones tropicales húmedas, pero algunos sobreviven en los desiertos y son las plantas vasculares que mejor toleran la sequía. Conocidos comúnmente como plantas de la resurrección, se enroscan y adquieren un color marrón cuando escasea el agua. Sin embargo, al volver la lluvia, se desenrollan, se ponen verdes gracias a la nueva clorofila, y reanudan su crecimiento.

Los psilotofitas y los cola de caballo

Los psilotofitas (*Psilotum*) son nativos del sudeste de Estados Unidos. Presentan **rizomas**, o tallos en el subsuelo, pero carecen de raíces. Los tallos fotosintéticos por encima del suelo no tienen hojas (figura 23.12b). Las esporas forman esporangios fusionados en las puntas de las cortas ramas. Quizá hayas notado que estas plantas se emplean en la elaboración de ramos de flores. Hay un mercado comercial para sus ramas, que son pocos comunes.

Las 25 especies de *Equisetum* se conocen como colas de caballo (figura 23.12c,d). Presentan rizomas y tallos huecos con diminutas hojas no fotosintéticas en las uniones. La fotosíntesis se realiza en los tallos y en las ramas con apariencia de hojas. Los depósitos de sílice en el tallo sirven de apoyo a la planta, y dan a los tallos textura de lija. Antes de que se dispusiera ampliamente de esponjas y polvos abrasivos, se empleaban tallos de las *Equisetum* para tallar las ollas, de allí su nombre común: “estera para tallar”.

Dependiendo de la especie, los estróbilos se forman ya sea en la punta de los tallos fotosintéticos o sobre los tallos reproductivos especializados sin clorofila. Cada espora da lugar a un gametofito que no es mucho mayor que una cabeza de alfiler.

Figura 23.12 Plantas vasculares sin semillas. (a) Un licopodio (*Lycopodium*), de aproximadamente 20 centímetros de alto. Las esporas se forman en los estróbilos.

(b) Psilotofita (*Psilotum*) con esporangios en las puntas de las cortas ramas laterales.

Colas de caballo (*Equisetum*): (c) Tallo fotosintético, y (d) estróbilo formador de esporas en la punta de un tallo no fotosintético.



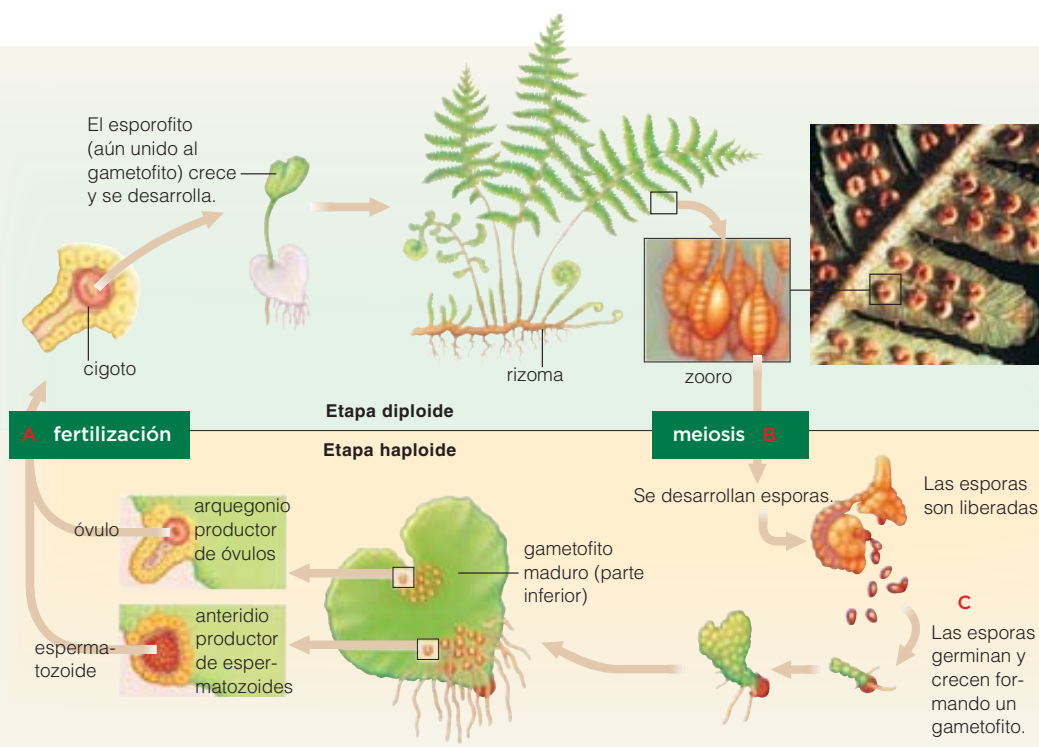
Figura 23.13**Animada**

Ciclos de vida de un helecho (*Woodwardia*).

(a) Tras nadar, los espermatozoides llegan a los óvulos y la fertilización da lugar a un cigoto diploide. El cigoto es el comienzo de un esporofito, con un rizoma y muchas frondas.

(b) Se forman muchos zooros en la parte inferior de las frondas. Cada zooro es un grupo de esporangios, en los cuales se forman esporas por meiosis.

(c) Después de que las esporas son liberadas, germinan y dan lugar a pequeños gametofitos que tienen una forma de corazón distintiva.



Los helechos: sin semillas, pero con amplia diversidad

Con alrededor de 12,000 especies, los helechos son las plantas vasculares sin semillas más diversas. Alrededor de 380 especies habitan en los trópicos. La mayoría de los esporofitos de los helechos tienen hojas y raíces derivadas de rizomas (figura 23.13). Las hojas de los helechos, o frondas, a menudo se inician en un macizo enrollado, conocido como “cabeza de violín” antes de desenrollarse.

Los **zooros** son grupos de esporangios ubicados sobre la superficie inferior de las frondas de los helechos. Los zooros se abren repentinamente, dejando en libertad esporas haploides. Tras la germinación, la espora se desarrolla hasta convertirse en un gametofito típicamente bisexuado y de pocos milímetros de ancho (figura 23.13c).

Los esporofitos de los helechos varían considerablemente en estructura y tamaño (figura 23.14). Algunos helechos de agua tienen frondas de sólo un milímetro de largo, pero los helechos arbóreos llegan a medir hasta 25 metros de alto. Sus frondas pueden ser similares a espadas o estar divididas en hojitas. Muchos helechos tropicales son **epífitas**. Estas plantas se unen a un tronco y crecen sobre él, o se ramifican a partir de otra planta sin retirar nutrientes de ella.

Para repasar en casa

¿Qué son las plantas vasculares sin semillas?

■ Los licopodios y sus parientes pertenecen a un linaje de plantas vasculares sin semillas. Los helechos, las colas de caballo y las psilotofitas pertenecen al otro.

■ Los esporofitos con tejido vascular (xilema y floema) predominan en su ciclo de vida, y las esporas constituyen su forma de dispersión.



Figura 23.14 Una muestra de la diversidad de los helechos. (a) El helecho de agua (*Azolla pinnata*). La planta completa no es más ancha que un dedo humano. Las cámaras de las hojas albergan cianobacterias fijadoras de nitrógeno. Los campesinos del sudeste de Asia cultivan esta especie en los campos de maíz, como alternativa natural a los fertilizantes químicos. (b) Helechos tipo nido de ave (*Asplenium nidus*), una de las epífitas. (c) Exuberante bosque de helechos arbóreos (*Cyathea*) en el Parque Nacional Tarra-Bulga, Australia.

23.5 Antiguos depósitos de carbón

- Los depósitos de carbón existentes son un legado de antiguos bosques dominados por plantas vasculares sin semillas.
- Conexión con Escala de tiempo geológico 17.8.



Figura 23.15 La ilustración muestra *Lepidodendron*, una licofita que crecía comúnmente hasta unos 40 metros. La fotografía es el acercamiento de un tallo fosilizado, en cuyo patrón se pueden ver los sitios donde estaban unidas las hojas.

Cuando los climas eran benignos, las plantas del Carbonífero crecían durante gran parte del año. Se formaban gruesos macizos de rizomas en el subsuelo, mismos que se extendían lejos y con gran rapidez. Las licopodiofitas, las colas de caballo y otras plantas con tejido reforzado con lignina tenían una ventaja competitiva, y algunas evolucionaron hasta convertirse en plantas gigantes, muy altas y con enorme profusión de tallos (figura 23.15).

Después de que los bosques se formaron el clima cambió, y el nivel del mar se elevó y descendió muchas veces. Cuando las aguas bajaron, florecieron los húmedos manglares pantanosos. Al volver a subir el nivel del mar, los árboles sumergidos quedaron enterrados en sedimentos que los protegieron de la descomposición. Las capas de sedimento se acumularon una encima de otra, y su peso expulsó el agua de los desechos no podridos y saturados de los bosques. La compactación generó calor y, con el transcurso del tiempo, éste y el aumento de presión transformaron los restos orgánicos compactados en vetas de **carbón** (figura 23.16).

Con los elevados porcentajes de carbón, este mineral fue uno de nuestros primeros “combustibles fósiles”. Se requirió una cantidad abrumadora de fotosíntesis, enterramiento y compactación para formar cada una de las grandes vetas de carbón del subsuelo. Sin embargo, nos han bastado tan solo algunos siglos para agotar buena parte de los depósitos de carbón conocidos en el mundo. A menudo escucharás comentarios acerca de las tasas anuales de producción de carbón o de algún otro combustible fósil. ¿Qué cantidad producimos realmente al año? No producimos nada. Simplemente lo extraemos del subsuelo. El carbón es un recurso energético no renovable.



Tallo de una licofita gigante (*Lepidodendron*), que crecía hasta unos 40 metros.

Medullosa, una de las primeras plantas con semillas.

Tallo de una cola de caballo gigante (*Calamites*), que llegaba a medir casi 20 metros de alto.

Figura 23.16 Reconstrucción de un bosque carbonífero. Derecha, detalle fotográfico de una veta de carbón.

23.6 Plantas productoras de semillas

■ Las semillas y el polen permitieron que las gimnospermas y las plantas con flor sobrevivieran y prosperaran en hábitats más secos.

■ Conexión con la Escala de tiempo geológico 17.8.

Surgimiento de las plantas con semilla

Las primeras plantas productoras de semillas evolucionaron a fines del Devónico. Un linaje dio lugar a las cícadas y otro a las gimnospermas. El periodo llamado por muchos Era de los Dinosaurios, es conocido entre los botánicos como Era de las cícadas. A comienzos del Cretácico, las angiospermas (plantas con flores), se ramificaron a partir de una gimnosperma ancestral.

Las modificaciones en la producción de esporas contribuyeron al éxito de las plantas con semillas. Todas las plantas terrestres producen esporas por meiosis. En algunas briofitas y plantas no vasculares se forma cierto tipo de esporas que se desarrolla hasta un gametofito bisexuado que produce tanto óvulos como espermatozoides. En otras briofitas y plantas no vasculares (y en todas las plantas con semillas) se forman dos tipos de esporas. Las **microsporas** dan lugar a gametofitos machos, y las **megasporas** dan lugar a gametofitos hembra.

Únicamente en las plantas con semilla el gametofito macho que se desarrolla a partir de una microspora se denomina grano de polen y consta de algunas células, una de las cuales produce espermatozoides. La evolución del polen colocó a las plantas con semillas en posición de ventaja en los hábitats secos, pues el polen viaja largas distancias gracias al viento o sobre el cuerpo de los insectos. De este modo dejó de ser necesaria una película de agua para la reproducción.

Otro rasgo singular de las plantas con semillas es el **óvulo**, un esporangio especializado encerrado en una capa de células protectoras llamadas integumento. En el interior del óvulo se forman megasporas por meiosis, y éstas a su vez dan lugar a gametofitos productores de óvulos.

Cuando la fertilización tiene lugar, se forma un embrión dentro del óvulo. La semilla es un óvulo maduro. Una capa

derivada del tejido del óvulo encierra al esporofito embriionario. El tejido rico en nutrientes que está almacenado dentro de la semilla sirve de apoyo para el desarrollo del embrión.

Aplicaciones de las plantas con semillas

Muchas plantas con semilla reciben ayuda humana para la dispersión de estas últimas. Hace alrededor de 10,000 años, los humanos habían domesticado ya algunas plantas con semilla para utilizarlas como fuentes de alimento. Actualmente se reconocen más o menos 3,000 especies de plantas comestibles, aproximadamente 150 de las cuales se cultivan (figura 23.17). Otras –sobre todo las coníferas– se emplean para la obtención de madera, y algunas más para la producción de medicamentos (por ejemplo, los extractos de saúce, que hacen más lento el desarrollo del cáncer). También se cultiva el tabaco, la marihuana, la adormidera o amapola del opio, y la coca (fuente de la cocaína), por sus propiedades para alterar la mente. Asimismo se cultiva lino, algodón y cáñamo para la fabricación de telas, alfombras y cuerdas. Estos productos suelen teñirse con pigmentos extraídos de otras plantas con semilla. Quizá los humanos hayan contribuido a la desaparición de muchas plantas con semilla, pero las que son útiles continúan prosperando.



granos de polen del pino

Para repasar en casa

¿Qué factores contribuyeron a la permanencia de las plantas con semilla?

■ Las plantas con semilla liberan granos de polen, los cuales permiten que la fertilización tenga lugar aun en ausencia de agua en el entorno. Por otro lado, forman óvulos en el interior del cuerpo del esporofito reproductivo. Las semillas son óvulos maduros con un esporofito embriionario y algo de tejido nutritivo en el interior.

■ Los seres humanos dependen en gran parte de las plantas con semillas para el cultivo, y han contribuido a la amplia dispersión de las especies que le son útiles.



Figura 23.17 Tesoros comestibles de las plantas con flor. (a) Algunas de las casi cien variedades de manzana (*Malus domestica*) que se cultivan en Estados Unidos. (b) Cosecha mecanizada del trigo, *Triticum*. (c) Cosecha manual de brotes de plantas de té (*Camellia sinensis*) en Indonesia. Las hojas de las plantas que crecen en las laderas de regiones húmedas y frescas tienen el mejor sabor. (d) Un campo de caña de azúcar, *Saccharum officinarum*, en Hawái. Al hervir la savia extraída de sus tallos se obtiene azúcar y jarabe de azúcar.

■ Las gimnospermas constituyen uno de los dos linajes modernos de plantas con semilla. Las coníferas, mencionadas en la introducción del capítulo, son las gimnospermas más conocidas.

Las **gimnospermas** son plantas vasculares con semillas, que producen éstas en la superficie de los óvulos. Se dice que sus semillas están “desnudas” porque, a diferencia de las angiospermas, no están dentro de un fruto. (*Gymnos* significa desnudo y *sperma* semilla.) Sin embargo, muchas gimnospermas encierran sus semillas en una cubierta carnosa o con apariencia de papel.

Las coníferas

Las aproximadamente 600 especies de **coníferas** que existen son árboles leñosos y arbustos. Sus semillas conforman conos femeninos. Las piñas masculinas liberan polen, que el viento lleva hasta los conos femeninos. Las coníferas suelen tener hojas similares a agujas o escamas, muchas veces cubiertas con una cutícula gruesa, por lo que resultan más resistentes a la sequía y al frío que las plantas con flores. Casi todas las coníferas cambian sus hojas de manera constante, pero se conservan siempre verdes. Algunas especies efímeras se deshacen de todas sus hojas en una de las estaciones. Los árboles más altos (las secuoyas) y los más antiguos (el *bristlecone* o pino erizo) son coníferas (figura 23.18a).

Gimnospermas menos conocidas

Las cícadas y los ginkgos eran los más diversos en la época de los dinosaurios. Actualmente son las únicas plantas modernas con semilla que tienen espermatozoides móviles. Los espermatozoides surgen de los granos de polen y

después nadan en el líquido que produce el óvulo de la planta.

Existen más o menos 130 especies de **cícadas**, principalmente en las regiones tropicales y subtropicales secas. Las cícadas tienen apariencia de palmeras o helechos, pero no son parientes cercanos de éstos (figura 23.18b). Las “palmas sago”, utilizadas comúnmente para decorar jardines e interiores, son en realidad cícadas.

La única especie viva de **ginkgo** es el *Ginkgo biloba*, conocido también como *maidenhair* o árbol de los cuarenta escudos (figura 23.18c-f). Es uno de los pocos gimnospermas efímeros. Es nativo de China, pero sus atractivas hojas con forma de abanico y resistencia a los insectos, las enfermedades y la contaminación, lo hacen un árbol popular en áreas urbanas. Usualmente sólo se plantan árboles masculinos, porque las semillas que producen los árboles femeninos emiten un fuerte y desagradable olor al descomponerse. Algunos estudios indican que los suplementos dietéticos preparados con hojas de ginkgo pueden detener la pérdida de la memoria en personas con la enfermedad de Alzheimer.

Las **gnetofitas** incluyen árboles tropicales, enredaderas tipo cuero y arbustos del desierto. Los extractos de los tallos de *Ephedra* (figura 23.18g) se venden como estimulante herbal y ayuda para pérdida de peso. Este tipo de suplemento puede ser peligroso, y algunas personas han muerto por usarlo.

Welwitschia, una gnetofita de apariencia extraña, vive únicamente en el desierto de Namib, África. Tiene una raíz principal y un tallo leñoso con estróbilos. Dos hojas similares a tiras crecen hasta cinco metros de largo. Estas hojas se dividen a lo largo repetidamente, conforme la planta madura (figura 23.18h).

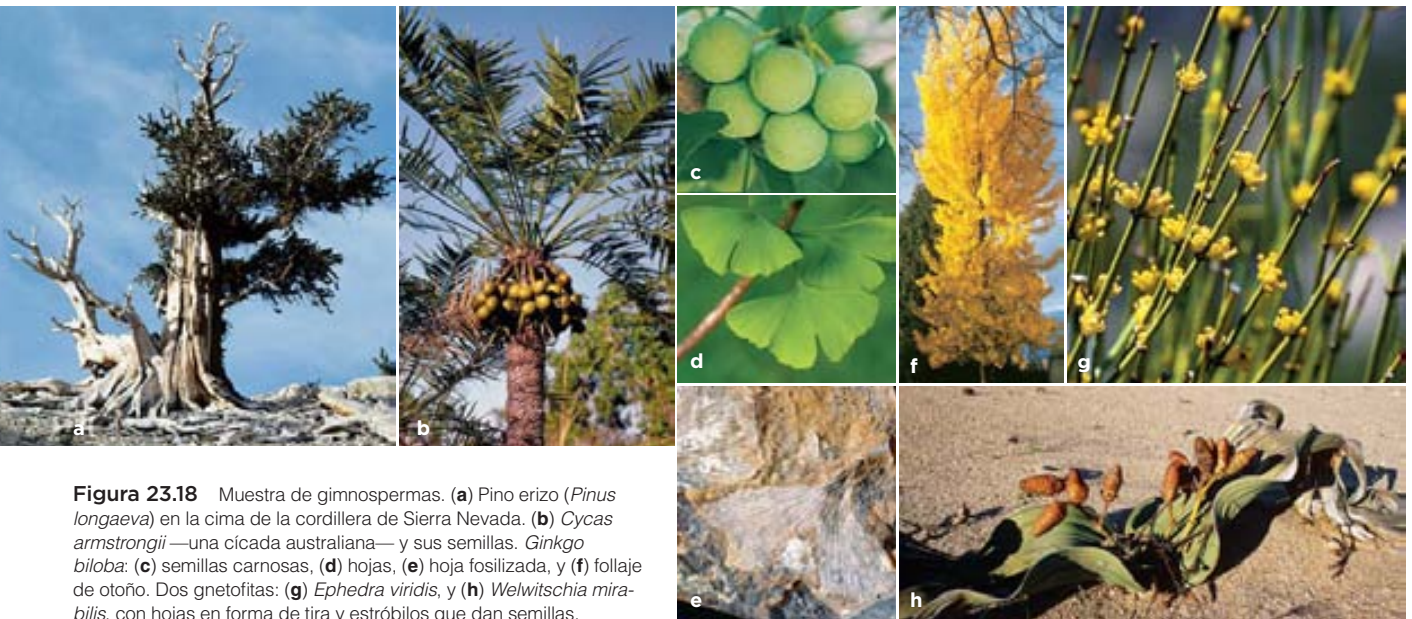


Figura 23.18 Muestra de gimnospermas. (a) Pino erizo (*Pinus longaeva*) en la cima de la cordillera de Sierra Nevada. (b) *Cycas armstrongii* —una cícada australiana— y sus semillas. *Ginkgo biloba*: (c) semillas carnosas, (d) hojas, (e) hoja fosilizada, y (f) follaje de otoño. Dos gnetofitas: (g) *Ephedra viridis*, y (h) *Welwitschia mirabilis*, con hojas en forma de tira y estróbilos que dan semillas.

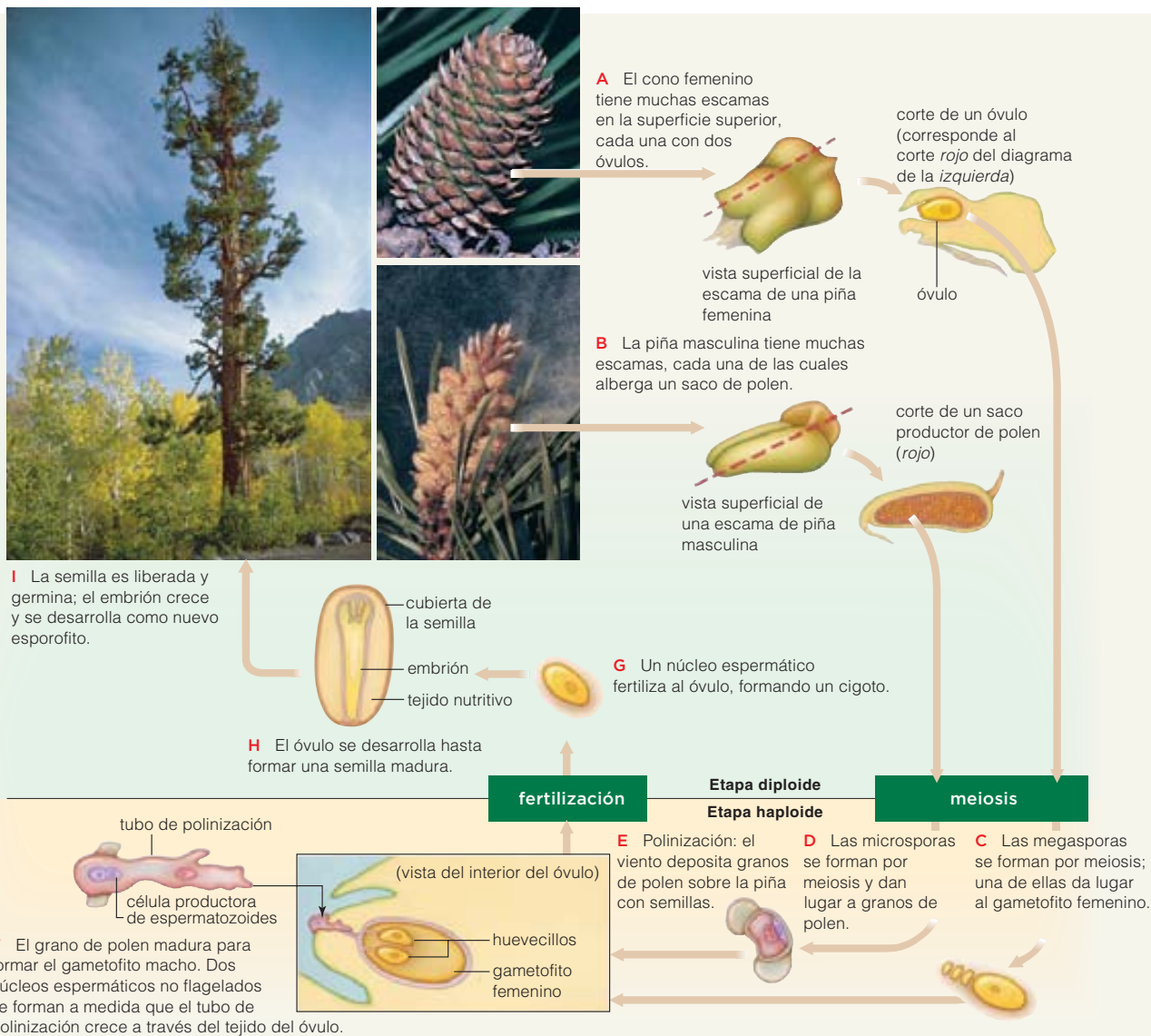


Figura 23.19 Animada Ciclo de vida de una conífera, el pino de la ponderosa.

Ciclo de vida representativo

Los pinos son esporofitas, y su ciclo de vida es típico de las coníferas (figura 23.19). Los óvulos se forman en la superficie superior de las escamas de las piñas hembra. En cada óvulo se desarrolla un gametofito femenino, productor de huevecillos. En las piñas masculinas las microsporas se transforman en granos de polen volátiles.

Millones de diminutos granos de polen son liberados y viajan gracias al viento. La polinización tiene lugar cuando el polen aterriza sobre un óvulo. El grano de polen germina y algunas células del gametofito masculino comienzan a crecer, formando el tubo de polinización (figura 23.19f). Transcurrido aproximadamente un año, el tubo espermático llega al huevecillo; entonces el núcleo de una célula

espermática se fusiona con el núcleo del huevecillo para dar lugar a un cigoto, el cual se desarrolla hasta convertirse en un esporofito embrionario que, con los tejidos del óvulo, se transforma en una semilla.

Para repasar en casa

¿Qué son las gimnospermas?

- Las gimnospermas incluyen coníferas, ginkgos y algunas plantas no leñosas.
- Estas plantas vasculares liberan polen y semillas que se forman estróbilos o, en el caso de las coníferas, piñas leñosas.

23.8 Las angiospermas o plantas con flor

- Las angiospermas son las plantas con el linaje más diverso, y las únicas que tienen flor y fruto.
- Conexión con Clasificación 19.1.

Las **angiospermas** son plantas vasculares con semilla, y las únicas que producen flor y fruto. Deben su nombre a los **ovarios**, cámaras que encierran uno o más carpelos que contienen óvulos (*Angio* significa cámara cerrada, y *sperma* semilla.) Tras la fertilización, el óvulo madura hasta formar una semilla; por su parte, el ovario se transforma en **fruto**.

Claves para la sobrevivencia de las angiospermas

En el Mesozoico las plantas con flor iniciaron una espectacular radiación adaptativa, mientras otros grupos de plantas declinaban (figura 23.20). En la actualidad hay por lo menos 260,000 especies que sobreviven en casi todos los hábitats terrestres, y algunas incluso en lagos, ríos o mares.

¿A qué se debió el éxito de las angiospermas? Por una parte, a que crecen más rápido que las gimnospermas. Pensemos en plantas como el diente de león o el pasto, capaces de crecer a partir de una semilla y producir semillas propias en pocos meses. En contraste, las gimnospermas tienden a ser plantas leñosas que tardan años en madurar y producir sus primeras semillas.

Otro factor de éxito fue la **flor**, un brote reproductivo especializado (figura 23.21). Después de la evolución de plantas productoras de polen, algunos insectos comenza-

ron a alimentarse de él. Así, las plantas cedían polen pero adquirían una ventaja reproductiva, pues los insectos lo desplazan de las partes masculinas de una flor a las partes femeninas de otra.

En algunas plantas con flor evolucionaron caracteres que atrajeron a **polinizadores** específicos, animales que desplazan el polen de una especie de planta a las estructuras reproductivas femeninas de esa misma especie. Los insectos son los polinizadores más comunes, pero las aves, los murciélagos y otros vertebrados también desempeñan este papel (figura 23.22a-c). Flores de gran tamaño y colores atractivos, néctar azucarado o una fuerte fragancia ayudan a atraer a los polinizadores hasta plantas específicas. Las plantas polinizadas por el viento tienden a presentar flores pequeñas, sin aroma y sin néctar.

Con el transcurso del tiempo algunas plantas evolucionaron a la par de sus polinizadores animales. A esta evolución conjunta de dos o más especies como resultado de sus interacciones ecológicas cercanas se le denomina **coevolución**. Los cambios hereditarios en una de ellas ejercen presión de selección sobre la otra, que también evoluciona.

Diversas estructuras frutales ayudaron a las angiospermas a dispersarse, contribuyendo a su éxito. Algunos frutos flotan en el agua, son arrastrados por el viento, se pegan a la piel en los animales o sobreviven a un viaje a través de sus intestinos. Las semillas de las gimnospermas presentan menos adaptaciones para la dispersión.

Diversidad de las plantas con flor

Casi el 90% de todas las especies de plantas modernas son plantas con flor. Este grupo es sumamente diverso, inclusive en tamaño. Las especies abarcan desde las lentejas de agua, que miden un milímetro de largo, hasta los eucaliptos (*Eucalyptus*) de más de 100 metros de alto. Algunas son parásitos que roban nutrientes a otras plantas (figura 23.22f). Las plantas tipo jarrón y algunas de las que crecen en hábitats con bajo contenido de nitrógeno atraen, atrapan y disuelven insectos para absorber sus nutrientes posteriormente (figura 6.12).

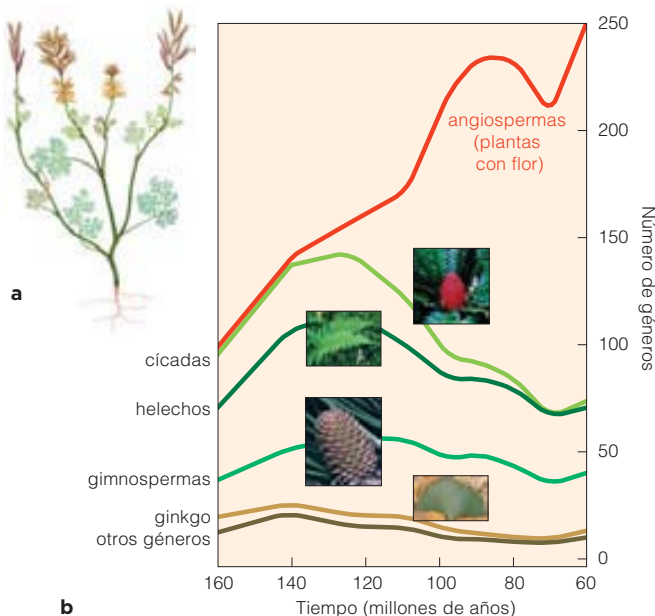


Figura 23.20 (a) Diagrama de *Archaeofructus sinensis*, una de las primeras plantas con flor conocidas. Probablemente crecía en lagos poco profundos. (b) Diversidad de las plantas vasculares en la era Mesozoica. Las coníferas y otras gimnospermas comenzaron a declinar antes de que las plantas con flores iniciaran su principal radiación adaptativa.

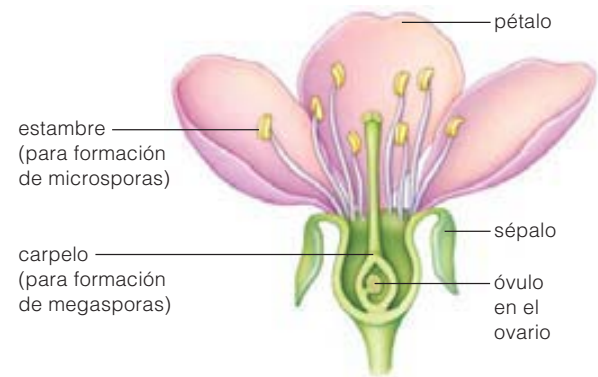


Figura 23.21 La estructura de una flor moderna típica. Tiene partes masculinas y femeninas (estambres y carpelos), y partes accesorias (pétalos y sépalos).

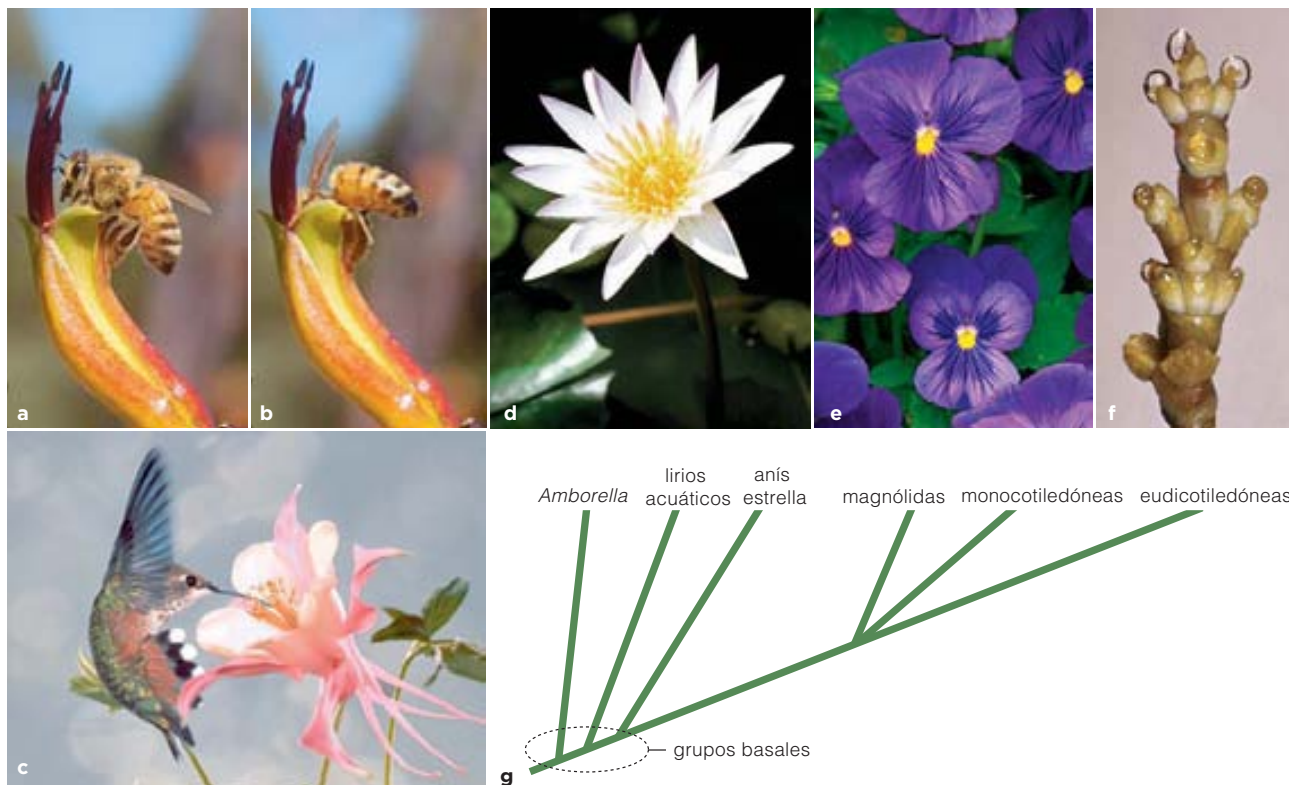


Figura 23.22 (a,b) Las flores son tallos modificados. Sus colores, fragancias y formas constituyen adaptaciones para atraer polinizadores, principalmente insectos. (c) El largo pico de este colibrí polinizador se adapta al largo y delicado tubo para néctar de la flor colombina o copa del rey (*Aquilegia*).

(d) Un nenúfar o lirio acuático (*Nymphaea*), miembro de uno de los primeros linajes, con pétalos ordenados en espiral.

(e) Violeta (*Viola*), una de las eudicotiledóneas más conocidas.

(f) Muérdago enano (*Arceuthobium*), una eudicotiledónea altamente especializada, parásito de las coníferas y con poca clorofila. Sus flores incoloras producen gotitas de néctar para atraer a los insectos.

(g) Cladograma para las plantas con flor.

Alguna vez las plantas con flor solían dividirse en sólo dos grupos, de acuerdo con su número de cotiledones u hojas con semillas que se forman en los esporofitos embrionarios. A las plantas con un cotiledón se les dio el nombre de monocotiledóneas, y a las que presentan dos se les llamó dicotiledóneas. En la actualidad parece haber indicios de que las monocotiledóneas se ramificaron a partir de un linaje de dicotiledóneas más antiguo.

Los investigadores han identificado los linajes más antiguos de plantas con flores. Se conocen tres de ellos, representados por sus descendientes modernos: lirios acuáticos, anís estrella y *Amborella* (figura 23.22g).

Las divergencias genéticas dieron lugar a otros grupos que predominaron: magnólicas, eudicotiledóneas (dicotiledóneas verdaderas) y monocotiledóneas. Entre las aproximadamente 9,200 magnólicas que existen se encuentran las magnolias y los árboles de aguacate. El grupo más diverso, el de las eudicotiledóneas, consta de más o menos 170,000 especies, e incluye la mayoría de las plantas herbáceas (no leñosas), como lechugas, col, dientes de león, margaritas y

cactus. Casi todos los árboles o arbustos con flores, como rosas, maples, encinos, olmos y árboles frutales, son eudicotiledóneas. Entre las casi 80,000 especies de monocotiledóneas clasificadas se encuentran las palmas, los lirios, los pastos y las orquídeas. La caña de azúcar y los pastos productores de cereal, en especial el arroz, el trigo, el maíz, la avena y la cebada, constituyen las plantas monocotiledóneas cultivables más importantes. Para una clasificación más detallada de las plantas consulta el Apéndice I.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las características de las angiospermas?

■ Las angiospermas son plantas con semillas, las cuales se desarrollan en el interior de los ovarios de las flores. Tras la polinización, el ovario se transforma en un fruto.

■ Las angiospermas son las plantas mejor adaptadas. Su ciclo de vida corto, su coevolución con los insectos polinizadores y diversificación de sus estructuras frutales les permitieron evolucionar con éxito.

- Las plantas con flores dan frutos y suministran a sus esporofitos embrionarios endospermo, un tejido nutritivo.

En la figura 23.23 se muestra el ciclo de vida de una planta con flores. El gametofito femenino se forma dentro del ovario de la flor. El polen se desarrolla en el interior de los estambres. Tras la polinización, un tubo de polinización aporta dos espermatozoides al ovario y ocurre doble fertilización. Un espermatozoide fertiliza la ovocélula, y el otro fertiliza una célula con dos núcleos, formando una célula triploide que se divide y se transforma en el **endospermo**, tejido rico en nutrientes exclusivo de las semillas de las angiospermas. El endospermo nutre al embrión en desarrollo.

El tejido del ovario madura para dar lugar al fruto, en cuyo interior que encuentran las semillas. Para contribuir

a la dispersión de semillas, el fruto atrae a los animales mediante su carne azucarada, pegándose a la piel o las plumas, o atrapando tábanos volátiles con alas y otras extensiones.

Para repasar en casa

¿Qué características son exclusivas del ciclo de la vida de las plantas con flor?

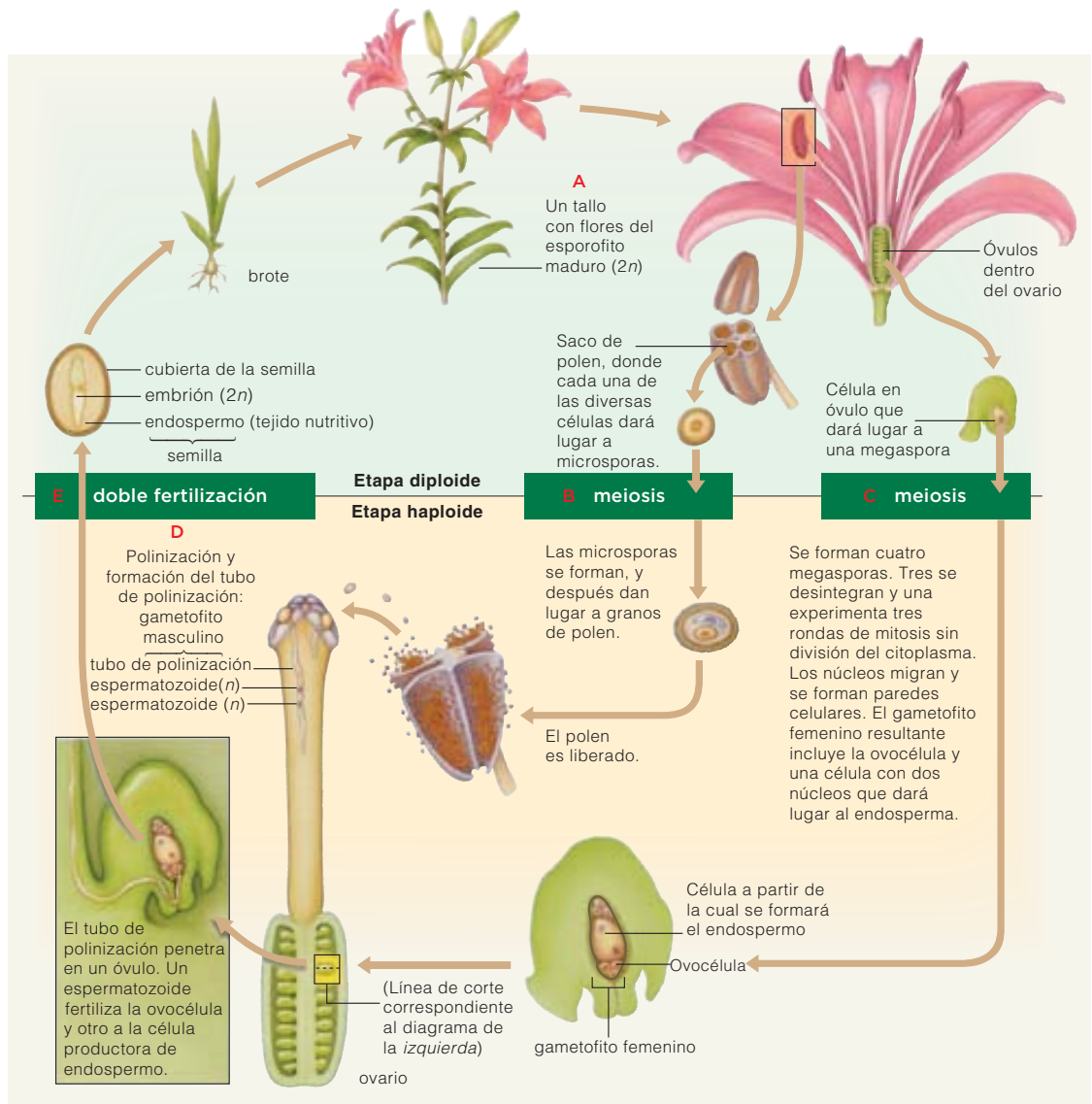
- Las plantas con flor forman óvulos dentro de ovarios y polen en los estambres.
- Sus semillas contienen endospermo, y están encerradas dentro de un fruto.

Figura 23.23

Animada Ciclo de vida de una de un lirio (*Lilium*), una de las monocotiledóneas.

(a) El esporofito domina este ciclo de vida. (b) El polen se forma en sacos de polen. (c) Los óvulos se desarrollan dentro del ovario. (d) Tras ocurrir la polinización crece un tubo que va del grano de polen al óvulo aportando dos espermatozoides.

(e) En todos los ciclos de vida de las plantas con flor ocurre doble fertilización. Un espermatozoide fertiliza a la ovocélula haploide; el otro fertiliza una célula diploide. La célula triploide resultante se divide repetidamente y forma el endospermo, un tejido que nutrirá al esporofito embrionario.



23.10 La planta más nutritiva del mundo

■ Los botánicos emplean sus conocimientos de biología vegetal y genética para encontrar nuevos métodos que permitan satisfacer el hambre del mundo.

■ Conexión con Aminoácidos y proteínas 3.5.

Alejandro Bonifacio creció en la pobreza en la zona rural de Bolivia. De niño hablaba el lenguaje que predomina entre los incas. Aprendió el español para asistir a la universidad. Allí se graduó en ciencias agrícolas, y luego se dedicó al cultivo de plantas para el departamento de agricultura de su país.

Su interés se ha centrado en la investigación de la *Chenopodium quinoa*, planta originaria de los Andes. La quinoa es una eudicotiledónea con hojas, pariente lejana de la espinaca y la remolacha. Sus nutritivas semillas no son granos de cereal, pero durante miles de años han constituido la dieta básica en esa región. Junto con el maíz y la papa, la quinoa ayudó a alimentar a la gran civilización inca.

Las semillas de quinoa contienen 16% de proteína en promedio, aunque algunas variedades superan ese porcentaje. Las semillas de trigo contienen alrededor de 12% de proteína, y las de maíz 8%. Lo más importante es que la quinoa tiene todos los aminoácidos que requiere el ser humano, mientras que las proteínas del trigo y el arroz muestran deficiencia respecto del aminoácido lisina. Además, la quinoa tiene más hierro que la mayoría de los granos de cereal, así como niveles bastante altos de calcio, fósforo y muchas vitaminas B.

Por otro lado, las plantas de quinoa son de fácil cultivo, por ser altamente resistentes a la sequía, las heladas y los suelos salinos. La quinoa es la única cosecha alimenticia capaz de cultivarse en los desiertos salinos predominantes en gran parte de Bolivia.

Más lejos, en las regiones del norte, incluso antes de que Bonifacio recibiera su beca universitaria, Daniel Fairbanks se graduó de botánico en la Brigham Young University. Fairbanks también observó el potencial de la quinoa para alimentar a millones de habitantes de Perú y Bolivia, países

ubicados en una de las regiones más pobres de América Latina. Muchas familias de esas naciones son agricultores de subsistencia. La deficiencia proteica es común entre ellas, lo que les acarrea problemas cutáneos, pérdida de músculo y fatiga, además de alterar su crecimiento y desarrollo.

En 1991 Bonifacio y Fairbanks coincidieron en una conferencia acerca de cosechas de los Andes, y se hicieron amigos. Algún tiempo después el boliviano recibió una beca para estudiar en Estados Unidos, y Fairbanks fue su consejero. Bonifacio obtuvo su doctorado y aprendió su tercer idioma: el inglés.

Actualmente son codirectores de un programa de investigación internacional con método holístico para mejorar la producción de quinoa entre agricultores que viven en la pobreza. Su trabajo consiste en recolectar cepas de quinoa y buscar la manera de conservar, mejorar y emplear la diversidad genética. El propósito es identificar los rasgos de las cepas de quinoa, y determinar la manera más efectiva de preservar semillas para futuros estudios. Además, Bonifacio y Fairbanks están desarrollando el mapa genético de la quinoa.

En la actualidad más de 20 científicos de cuatro países participan en este programa. Investigan el impacto económico de las nuevas cepas y las tecnologías agrícolas, y buscan sustitutos para los pesticidas químicos que les permiten controlar las polillas de la quinoa. Asimismo tienen en cuenta las preferencias culturales hacia semillas de determinados tamaños y colores. Los granjeros y quienes utilizan el producto en la cocina doméstica les ayudan a evaluar nuevas variedades.

Miles de familias bolivianas cultivan ahora más alimentos gracias a las nuevas cepas de quinoa. Los niños que hubieran muerto o enfermado por deficiencia proteica, actualmente asisten a la escuela.

En una carta reciente, Fairbanks reconoció que ha aprendido más de Bonifacio de lo que éste ha aprendido de él. Junto a la misiva incluyó una foto de su colega en el campo de investigación, parado al lado de una de sus nuevas variedades de quinoa (figura 23.24).



Figura 23.24 Alejandro Bonifacio estudia las plantas de quinoa genéticamente mejoradas.

El premio Nobel de la Paz 2004 fue concedido a la keniana Wangari Maathai (*derecha*), fundadora del Movimiento Cinturón Verde (*Green Belt Movement*). Maathai advierte que la destrucción del entorno da por resultado una escasez capaz de poner en riesgo la paz, y observa que las pequeñas acciones positivas de muchos individuos pueden producir un efecto colectivo considerable. Gracias a su aliento, los miembros de esta sociedad (en su mayoría mujeres pobres de regiones rurales) han plantado más de 25 millones de árboles.



¿Por qué opción votarías?

Se estima que más o menos 40 por ciento de la tala anual de árboles tiene por propósito la producción de papel. Por otro lado, el costo de procesamiento aumenta el precio del papel reciclado. ¿Estarías dispuesto a pagar más por productos fabricados con papel reciclado? Ve más detalles en CengageNOW, y después vota en línea.

RESUMEN

Secciones 23.1, 23.2 Las plantas terrestres, o **embriofitas**, evolucionaron a partir de las cariofitas, un tipo de algas verdes. Casi todas son fotótrofas. Los grupos listados en la figura 23.2 reflejan estas tendencias: El **gametofito** predomina en los ciclos de vida de las briofitas, mientras que el **esporofito** predomina en todos los demás grupos. Los caracteres que contribuyeron a la adaptación de las plantas a la tierra incluyen un **esporangio** que protege las esporas, **cutícula** y **estomas** que minimizan las pérdidas de agua, **xilema** y **floema** (dos tipos de **tejido vascular**), y **lignina** en las paredes celulares. En las plantas con semillas los **granos de polen** permitieron la reproducción en ausencia de agua, y los esporofitos embrionarios quedaron protegidos dentro de las **semillas**.

- Usa la animación de CengageNOW para investigar los ciclos de vida de las plantas.

Sección 23.2 Los musgos, las hepáticas y las ceratófilas son los tres linajes que conforman las **briofitas**. No son vasculares (carecen de xilema y floema). Los espermatozoides nadan en el agua para llegar a los óvulos. El esporofito se forma y es nutrido por el gametofito. Los **rizoides** unen el gametofito a la tierra o a otra superficie.

- Usa la animación de CengageNOW para observar el ciclo de vida de un musgo.

Secciones 23.4, 23.5 Los licopodios y *Selaginella* representan uno de los linajes de plantas vasculares sin semillas. Las colas de caballo, las psilotofitas y los helechos comunes constituyen otro. En el ciclo de vida de ambos predomina el

esporofito. Las raíces y los tallos que crecen por encima del suelo se desarrollan a partir de **rizomas**. Entre las estructuras formadoras de esporas están los **estróbilos**, en las colas de caballo, y los **zoozorios** en los helechos. Muchos helechos viven como **epífitas**, unidos a otra planta. Los espermatozoides nadan en el agua para llegar a los óvulos. Los restos compactados de los manglares pantanosos que había en el periodo Carbonífero, donde predominaban las licofitas gigantes, se transformaron en **carbón**.

- Usa la animación de CengageNOW para observar el ciclo de vida de un helecho.

Sección 23.6 Las gimnospermas y las plantas con flor, o angiospermas, son plantas vasculares formadoras de semillas.

Las plantas con semillas producen **microsporas** que se transforman en granos de polen, es decir, gametofitos masculinos productores de espermatozoides. Además, fabrican **megasporas** que dan lugar a gametofitos femeninos productores de ovocélulas en el interior de **óvulos**. La semilla es un óvulo maduro que incluye tejido nutritivo y una capa resistente para proteger al embrión del esporofito que está en su interior contra condiciones poco favorables.

Sección 23.7 Las **gimnospermas** incluyen **coníferas**, **cícadas**, **ginkgos** y **gnetofitos**. Muchas están bien adaptadas a climas secos, y sus óvulos se forman sobre estróbilos o, en el caso de las coníferas, sobre conos leñosos.

- Usa la animación de CengageNOW para observar el ciclo de vida de un pino.

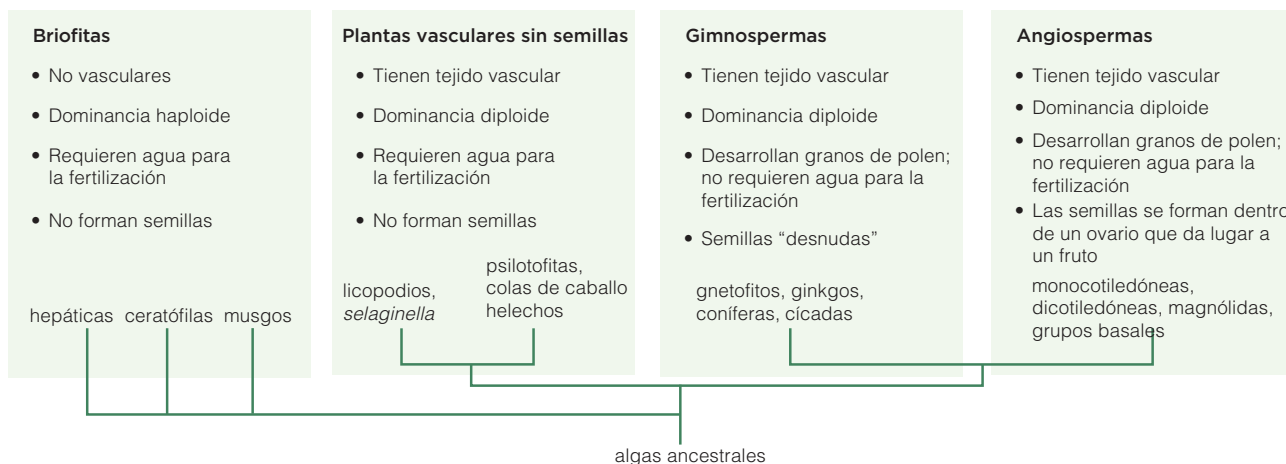


Figura 23.25 Resumen de las tendencias evolutivas de las plantas. Todos los grupos listados tienen representantes vivos en la actualidad.

Ejercicio de análisis de datos

La Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) reconoce la importancia de los bosques para la población humana, y vigila su conservación. En la figura 23.26 se muestran datos de la FAO acerca de la cantidad de bosques existentes en todo el mundo en los años 1990, 2000 y 2005.

- ¿Cuántas hectáreas de tierra boscosa había en América del Norte en 2005?
- ¿En qué región(es) aumentó la cantidad de bosques entre 1990 y 2005?
- ¿Cuántas hectáreas de bosque perdió el mundo entre 1990 y 2005?
- En 2002 China inició una ambiciosa campaña para sembrar 76 millones de hectáreas de árboles durante un periodo de 10 años. ¿Ves algún indicio de que esta campaña haya tenido éxito?

Área boscosa
(en millones de hectáreas)

Región	1990	2000	2005
África	699	656	635
Asia	574	567	572
América Central	28	24	22
Europa	989	988	1,001
América del Norte	678	678	677
Oceanía	233	208	206
América del Sur	891	853	832
Total mundial	4,077	3,988	3,952



Figura 23.26 Cambios en la extensión de áreas boscosas por región en los años 1990 a 2005. Para consultar en línea el informe completo sobre los bosques a nivel mundial, visita www.fao.org/forestry/homc/es/.

Secciones 23.8–23.10 Las **angiospermas** son las plantas más diversas. Tienen **flores** y han **coevolucionado** con los **polinizadores** animales. Los óvulos encerrados en el ovario maduro de la flor darán **frutos**. La doble fertilización produce **endospermo** en las semillas.

- Usa la animación de CengageNOW para observar el ciclo de vida de la planta con flores.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Las primeras plantas terrestres fueron _____.
a. las gnetofitas c. las briofitas
b. las gimnospermas d. las licofitas
- La lignina no se encuentra en los tallos de _____.
a. los musgos b. los helechos c. las monocotiledóneas d. a y b
- Una cutícula cerosa ayuda a que las plantas terrestres _____.
a. conserven el agua c. se reproduzcan
b. capten el dióxido de carbono d. se mantengan erectas
- ¿La siguiente afirmación es cierta o falsa? Los helechos producen semillas en el interior de los estróbilos.
a. Los rizoides c. Las raíces
b. Los rizomas d. Los micrófilos
- Sólo las briofitas tienen un _____ relativamente grande y un _____ dependiente unido a él.
a. esporofito; gametofito
b. gametofito; esporofito
- Los lycopodios, las colas de caballo y los helechos son plantas _____.
a. acuáticas multicelulares c. vasculares sin semillas
b. no vasculares con semillas d. vasculares productoras de semillas
- El carbón consta principalmente de residuos compactados de _____, que predominaban en los bosques de los pantanos en el periodo Carbonífero.
a. plantas vasculares sin semillas c. plantas con flores
b. coníferas d. ceratófilas
- Los espermatozoides de _____ nadan hasta los óvulos.
a. los musgos c. las coníferas
b. los helechos d. a y b
- Las semillas son _____.
a. gametofitos femeninos c. tubos de polen maduro
b. óvulos maduros d. microsporas maduras

- ¿La siguiente afirmación es cierta o falsa? Sólo las plantas con semillas producen polen.

- ¿Qué linaje de angiospermas incluye más especies?

- las magnólicas
- las eudicotiledóneas
- las monocotiledóneas
- los lirios acuáticos

- Relaciona cada término con su correspondiente.

- | | |
|------------------------------------|---|
| _____ briofitas | a. tiene semillas, pero carece de frutos |
| _____ planta vascular sin semillas | b. tiene flores y frutos |
| _____ gimnosperma | c. tiene xilema y floema, pero no cuenta con óvulos |
| _____ angiosperma | d. predomina el gametofito |

- Relaciona cada término con su correspondiente.

- | | |
|------------------|--|
| _____ óvulo | a. cuerpo productor de gametos |
| _____ cutícula | b. cuerpo productor de esporas |
| _____ gametofito | c. sitio donde se forman los óvulos |
| _____ esporofito | d. tallo del subsuelo |
| _____ fruta | e. ovario maduro |
| _____ endospermo | f. tejido nutritivo en las semillas |
| _____ rizoma | g. sitio donde se forman las esporas del helecho |
| _____ zooro | h. cubierta cerosa |

- Visita CengageNOW para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Los primeros botánicos admiraban los helechos, pero se sentían perplejos ante su ciclo de vida. Sin embargo, durante el siglo XVIII aprendieron a difundir la especie recolectando del interior de las frondas una especie de polvillo que, aparentemente, eran “semillas”. A pesar de muchos intentos, los científicos no pudieron encontrar la fuente del polen, y asumieron que estas “semillas” debían ser estimuladas para desarrollarse. Imagina que puedes enviar una carta a esos botánicos. ¿Cómo aclararías su confusión? Escríbelo.

2. La etapa dominante en casi todas las plantas es la diploide. Según cierta hipótesis, la dominancia diploide se vio favorecida porque permitió mayor diversidad genética. Supongamos que surgiera una mutación recesiva levemente desventajosa de momento, pero útil en algún entorno del futuro. Explica por qué tiene más probabilidades de persistir este tipo de mutación en una planta dominante diploide que en una dominante haploide.

Los hongos

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Hongos de altos vuelos

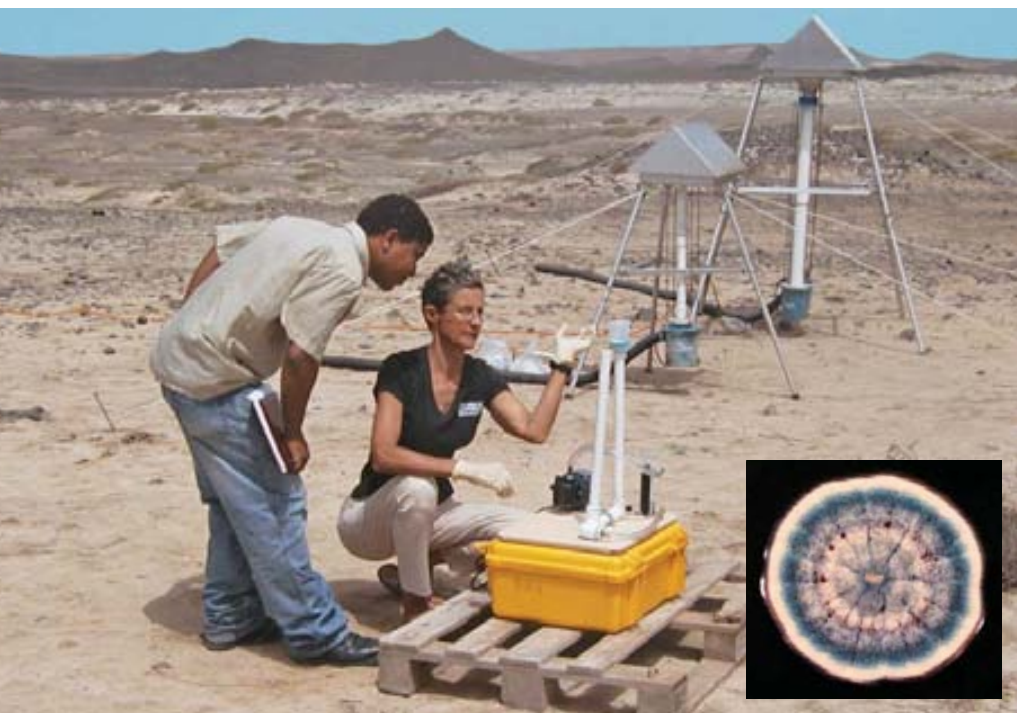
Es cierto que los hongos no se caracterizan por su movilidad. Probablemente crees que los hongos y sus parientes no son viajeros internacionales; sin embargo, sí lo son. Los hongos producen esporas microscópicas que pueden pegarse a las grietas de partículas diminutas. Cuando estas partículas son transportadas por el viento, las esporas viajan con ellas. Algunas esporas fúngicas viajan distancias sorprendentes de este modo, trasladadas por vientos que circulan en capas muy por encima de la superficie terrestre. Las tormentas de polvo de los desiertos de África y Asia, por ejemplo, lanzan partículas cargadas de hongos a la atmósfera. Cada año cientos de millones de toneladas de polvos procedentes de África se dispersan a través del Atlántico, llevando esporas de *Aspergillus sydowii* (figura 24.1). Cuando estas esporas aterrizan en aguas del Caribe, germinan y contaminan los abanicos de mar (cierto tipo de coral). La transportación trasatlántica del polvo de África se ha incrementado más de cien por ciento desde la década de 1970, como resultado de la sequía en la región de Sahel. Los investigadores sospechan que los pasajeros fúngicos a bordo de este polvo han contribuido a la declinación de los arrecifes del Caribe durante ese periodo.

La transportación aérea de esporas de hongos también puede afectar la salud de los humanos. Los días en que el viento arrastra mucho polvo de África a las naciones del Caribe, la cantidad de esporas fúngicas en las muestras de aire es mayor, lo mismo que

el ingreso de la gente al hospital, a consecuencia del asma. Los hongos que provocan alergias, problemas respiratorios y enfermedades cutáneas han sido encontrados entre el polvo procedente de África.

Otro ejemplo ocurre en el suroeste de Estados Unidos, en donde las tormentas de polvo introducen esporas de *Coccidioides immitis* a la atmósfera, las cuales pueden provocar brotes de fiebre del valle (Coccidioidomicosis). Casi todas las personas se recuperan de la infección tras sufrir sólo síntomas menores, o sin percatarse siquiera de ellos. Sin embargo, las mujeres embarazadas y quienes tienen un sistema inmune debilitado pueden verse gravemente afectados.

La constante lluvia de esporas fúngicas constituye tan sólo uno de los aspectos de la biología de los hongos. Como verás en este capítulo, la mayoría de ellos hongos viven en la tierra y son agentes de descomposición no patógenos. Por lo tanto, desempeñan un papel ecológico importante: descomponen los desechos y residuos orgánicos, dejando nutrientes disponibles para las plantas. Otros hongos forman sociedades con células fotosintéticas para dar lugar a líquenes. Los hongos sirven como alimento para muchos animales. Los humanos los aprecian por sus propiedades medicinales y como alimento. Los hongos unicelulares nos ayudan a fabricar pan y cerveza, y utilizamos cantidades ingentes de hongos en pizzas, ensaladas y salsas.



¡Mira el video! Figura 24.1

Ginger Garrison, investigadora del Servicio Geológico de Estados Unidos (USGS, por sus siglas en inglés), y un colega analizan muestras de polvo en Cabo Verde, una nación isleña cercana a la costa occidental de África. En el recuadro inferior se muestra un hongo (*Aspergillus sydowii*) que cruza el Atlántico como pasajero del polvo africano arrastrado por los vientos, y provoca enfermedades en algunos corales del Caribe.

Conceptos básicos



Características y clasificación

Los hongos son heterótrofos unicelulares y multicelulares. Secretan enzimas digestivas a la materia orgánica y luego absorben los nutrientes que se liberan. Se reproducen sexual y asexualmente a través de esporas. Los zigomicetos, los basidiomicetos (comunmente denominados mohos) y los ascomicetos (hongos saculares) constituyen los principales grupos. [Sección 24.1](#)



Grupos principales

Entre los zigomicetos, en los cuales se incluyen muchos mohos, el cigoto unicelular produce esporas por meiosis. Muchos ascomicetos y basidiomicetos, fabrican estructuras complejas que llevan esporas y es a partir de la meiosis de las células de estas estructuras que éstas se producen. [Secciones 24.2-24.5](#)



Vida en comunidad

Muchos hongos viven dentro, encima o con otras especies. Otros habitan las hojas, tallos o raíces de las plantas. Algunos más forman líquenes, una asociación simbiótica con algas o cianobacterias. [Sección 24.6](#)



Patógenos fúngicos

Una minoría de hongos son parásitos y algunas de sus especies provocan enfermedades en los humanos. Además, los hongos fabrican toxinas que pueden ser mortales si se consumen. [Sección 24.7](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Muchos hongos desempeñan un papel importante en el reciclado de nutrientes, tema presentado en la sección 1.2. Otros son patógenos, es decir, provocan enfermedades (21.8). Las reacciones de fermentación de otros grupos (8.5) se emplean para producir alimentos y bebidas.
- En este capítulo describiremos más a fondo las paredes de las células fúngicas (4.12) y el material estructural llamado quitina (3.3). Hablaremos de nuevo del flagelo eucarionte (4.13). La lignina de las plantas también será estudiada más a fondo (4.12, 23.2).
- Aprenderemos cómo interactúan los hongos con muchos otros organismos, incluyendo las cianobacterias (21.6), las algas verdes (22.9) y las plantas terrestres (capítulo 23).

¿Por qué opción votarías? La aspersión de esporas de hongos que infectan a las plantas podría ayudar a reducir las cosechas ilícitas, como las de amapolas del opio que se emplean para fabricar la heroína. ¿Se compensan los beneficios de esta acción con los riesgos ecológicos y sanitarios que conlleva? Ve más detalles en CengageNOW, y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

■ Los hongos son heterótrofos que obtienen sus nutrientes por digestión extracelular y se dispersan mediante la producción de esporas.

■ Conexiones con Ciclo de nutrientes 1.2, Carbohidratos 3.3.

Características y ecología

Los **hongos** son heterótrofos productores de esporas —que incluyen la quitina, un polisacárido nitrogenado— en su pared celular (sección 3.3). Algunos hongos, conocidos comúnmente con el nombre de levaduras, viven como células únicas. Sin embargo, la mayoría son multicelulares. Los mohos y las setas son los ejemplos más conocidos de hongos multicelulares (figura 24.2a,b).

Los hongos multicelulares crecen formando una malla compuesta de filamentos ramificados, llamados colectivamente **micelio**. Cada filamento es una **hifa**, la cual consta de células ordenadas extremo con extremo (figura 24.2c). Dependiendo del grupo de hongos, pueden existir o no paredes celulares entre las células de una hifa.

Todos los hongos se alimentan absorbiendo los nutrientes de su entorno. A medida que las células fúngicas crecen dentro o sobre la materia orgánica, secretan enzimas digestivas y absorben los productos de la descomposición. Esta forma de nutrición es conocida como digestión y absorción extracelular. Casi todos los hongos son saprófitos “despreocupados”, es decir, organismos que se alimentan de residuos y desechos orgánicos y los descomponen. Al hacerlo contribuyen a mantener el reciclado de nutrientes en los ecosistemas. Otros hongos viven en o sobre otros organismos, y algunos son parásitos. Unos más, benefician a sus huéspedes o no producen efecto alguno en ellos.

Los hongos forman sociedades mutuamente benéficas con muchos organismos, en particular con las plantas. De hecho, la mayoría de ellas presentan hongos benéficos que crecen en sus raíces o sobre éstas. Los hongos también se asocian con células fotosintéticas, formando lo que llamamos líquen. Otros más viven en el intestino de algunos herbívoros; estos hongos ayudan a su huésped a digerir la materia vegetal.

Los hongos infestan parasitariamente diversos tipos de organismos, desde algas hasta plantas, insectos y mamíferos. Son importantes como patógenos de las plantas de cultivo y algunos cuantos representan una verdadera amenaza para la salud humana.

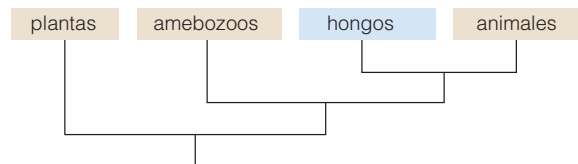
Generalidades de los ciclos de vida de los hongos

En los hongos, como en algunos protistas, la etapa diploide es la parte menos conspicua del ciclo de vida. Dependiendo del grupo de hongos, el ciclo es dominado por una fase haploide o una fase dicarionte. “Dicarionte” significa que una célula contiene dos núcleos genéticamente distintos ($n+n$).

Los hongos se dispersan mediante la producción de esporas. Las esporas fúngicas son células o conjunto de células, a menudo con una pared gruesa que les permite sobrevivir en condiciones difíciles. Con excepción de un grupo, las esporas fúngicas no son móviles, es decir, son incapaces de desplazarse de un sitio a otro. Pueden formarse por mitosis (esporas asexuales) o por meiosis (esporas sexuales). En gran medida, los científicos han clasificado tradicionalmente los hongos basándose en sus estructuras distintivas, en las cuales producen sus esporas sexuales.

Filogenia y clasificación

Las comparaciones de secuencias genéticas muestran que los hongos están relacionados de manera más cercana con los animales que con las plantas:



Los quítridos, los zigomicetos y los glomeromicetos son pequeños grupos no monofiléticos (tabla 24.1). No tienen etapa dicarionte y cada hifa es un tubo con pocas paredes



Figura 24.2 Hongos multicelulares. (a) Moho verde (*Penicillium digitatum*) creciendo sobre una toronja. (b) Hongo con capuchón escarlata (*Hygrophorus*) en el suelo de un bosque estadounidense.

Los mohos y las setas son dos ejemplos de hongos con micelio, un cuerpo multicelular constituido por hifas individuales similares a hilos. (c) La materia fluye con facilidad entre las células de una hifa.

24.2 Los hongos flagelados

Tabla 24.1 Principales grupos de hongos

Los grupos que carecen de etapa dicariótica tienen pocas paredes transversales (septos), o ninguna, entre las células de la hifa:

Quítridos

1,000 especies. Fabrican esporas asexual y sexualmente. Las esporas y los gametos son flagelados. Viven en agua salada y dulce, en la tierra húmeda y dentro y/o sobre otros organismos.

Zigomicetos

1,000 especies. Fabrican esporas asexual y sexualmente. Viven en la tierra y dentro o sobre otros organismos. Algunas especies son patógenos humanos.

Glomeromicetos

150 especies. No se sabe que se reproduzcan sexualmente. Todas viven dentro de las raíces de las plantas, sin dañarlas.

Los grupos con micelio dicarionte tienen paredes transversales regulares entre las células y las hifas:

Ascomicetos (Hongos saculares)

Más de 32,000 especies. Fabrican esporas asexual y sexualmente. Viven en la tierra, y dentro o sobre otros organismos. Algunas son patógenos humanos. Muchas se asocian con células fotosintéticas y forman líquenes.

Basidiomicetos

Más de 26,000 especies. Fabrican esporas asexual y sexualmente. Incluyen especies con las estructuras productoras de esporas más grandes y más complejas. Viven en la tierra y dentro o sobre otros organismos.

transversales (septos), o ninguna. Las relaciones entre estos grupos y sus conexiones con los dos grupos principales aún se encuentran bajo investigación.

Los grupos de hongos monofiléticos más grandes son los ascomicetos y los basidiomicetos. Sus miembros fabrican un micelio dicarionte, y las células de sus hifas están separadas por septos.

¿Por qué los hongos ascomicetos y los basidiomicetos lograron sobrevivir? Por una parte, el contar con un micelio dicarionte aumentó la diversidad genética de sus esporas, las cuales se reproducen sexualmente. Además, las hifas septadas representan una ventaja en hábitats secos. Si no tuvieran septos, cualquier lesión en una de sus células podría provocar que toda la hifa se secara y muriera.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las características de los hongos?

■ Los hongos son heterótrofos que absorben nutrientes de su entorno. Viven como células únicas o como micelio multicelular. Se dispersan mediante la producción de esporas.

■ Los quítridos son los únicos hongos modernos cuyo ciclo de vida incluye células flageladas.

■ Conexión con Flagelos 4.13.

Los **quítridos** son un antiguo linaje fúngico. Sus esporas y gametos flagelados nadan en estanques, mares, tierra húmeda y en el cuerpo de algunos animales. El flagelo quítrido tiene el mismo tipo de estructura que se observa en otros eucariontes (sección 4.13). Esta consistencia sugiere que el ancestro común de todos los eucariontes modernos era flagelado. Las comparaciones genéticas sugieren que se trataba de algún tipo de protista.

Casi todos los quítridos se alimentan de desechos y desperdicios orgánicos, por lo que contribuyen al reciclado de materia. Algunos tipos viven en el intestino del ganado lanar y vacuno, así como de otros herbívoros, ayudándoles a digerir la celulosa. Otros son parásitos.

El quítrido *Batrachochytrium dendrobatidis* es un parásito de los anfibios (figura 24.3). Fue descubierto a fines de la década de 1990, cuando los científicos investigaban la repentina declinación poblacional de las ranas en Australia y América del Sur. Desde entonces, *B. dendrobatidis* ha sido detectado en ranas salvajes de América del Norte, América del Sur, Europa, África y Asia.

La comercialización de anfibios como mascotas probablemente ha colaborado a la difusión de este parásito. La primera infección asiática fue reportada a fines de 2006 en Tokio, Japón, por un coleccionista que había adquirido ranas importadas. Desde entonces, también se han detectado infecciones en ranas silvestres de aquel país.

La diseminación mundial de *B. dendrobatidis* es causa de gran preocupación entre los ecologistas. Las ranas contribuyen a controlar las poblaciones de insectos dañinos y también sirven como alimento de muchos otros animales. La infección por quítridos podría hacer que especies en peligro de extinción tuvieran una amenaza adicional.



Figura 24.3 Las ranas y los hongos. (a) Rana arlequín, una de las muchas especies infectadas por el quítrido *B. dendrobatidis*. (b) Corte transversal de piel de una rana infectada por el quítrido. Las flechas indican estructuras en forma de matraz, que contienen esporas fúngicas. Las esporas de *B. dendrobatidis* pueden sobrevivir en el agua hasta siete semanas antes de infectar a un nuevo huésped.

24.3 Zigomicetos y sus parientes

- Los zigomicetos forman un micelio haploide ramificado sobre la materia orgánica y en el interior de plantas y animales vivos.
- Conexión con Mecanismos de división celular 9.1.

Zigomicetos típicos

Sólo los zigomicetos producen una cigospora durante la reproducción sexual. La mayor parte de su ciclo de vida lo pasan como micelio haploide con pocas paredes (o ninguna) entre las células. Carecen de hifas dicariontes. Casi todos los hongos tipo cigoto son saprófitos, pero algunos son parásitos de animales, protistas y otros hongos. Algunos más se asocian con las raíces de las plantas, en un arreglo mutuamente benéfico.

Rhizopus stolonifer, el hongo negro del pan, es un hongo zigomiceto con ciclo de vida típico (figura 24.4). Se reproduce asexual y sexualmente. Hay dos cepas que se aparean: la positiva (+) y la negativa (-). La reproducción sexual tiene lugar cuando las hifas de ambas cepas se encuentran.

Tras el contacto, se forma una estructura, llamada game-tangio, en la punta de cada hifa. La fusión citoplásmica de los gametangios va seguida por la fusión de sus núcleos y el resultado es una cigospora diploide con gruesa pared protectora (figura 24.4e). La meiosis ocurre conforme la cigospora germina. Entonces emerge una hifa que lleva un saco con esporas haploides en la punta. Después de que las esporas son liberadas, germinan y cada una da lugar a un micelio haploide, el cual crece con rapidez y forma esporas mediante mitosis en las puntas de las hifas elevadas.

Además de descomponer el pan, la especie *Rhizopus* descompone las frutas y verduras ya cosechadas en una especie de papilla. Además, el *Rhizopus oryzae* puede causar infecciones en las personas con sistema inmune debilitado. Las hifas de este hongo proliferan en los vasos sanguíneos y provocan cigomicosis, enfermedad frecuentemente mortal. El término “micosis” se aplica de manera general a cualquier enfermedad infecciosa causada por un hongo.

El *Pilobolus*, otro zigomiceto, es común en el estiércol de caballo (figura 24.5). Las esporas pasan por el intestino del caballo y terminan en las heces, donde germinan y produ-

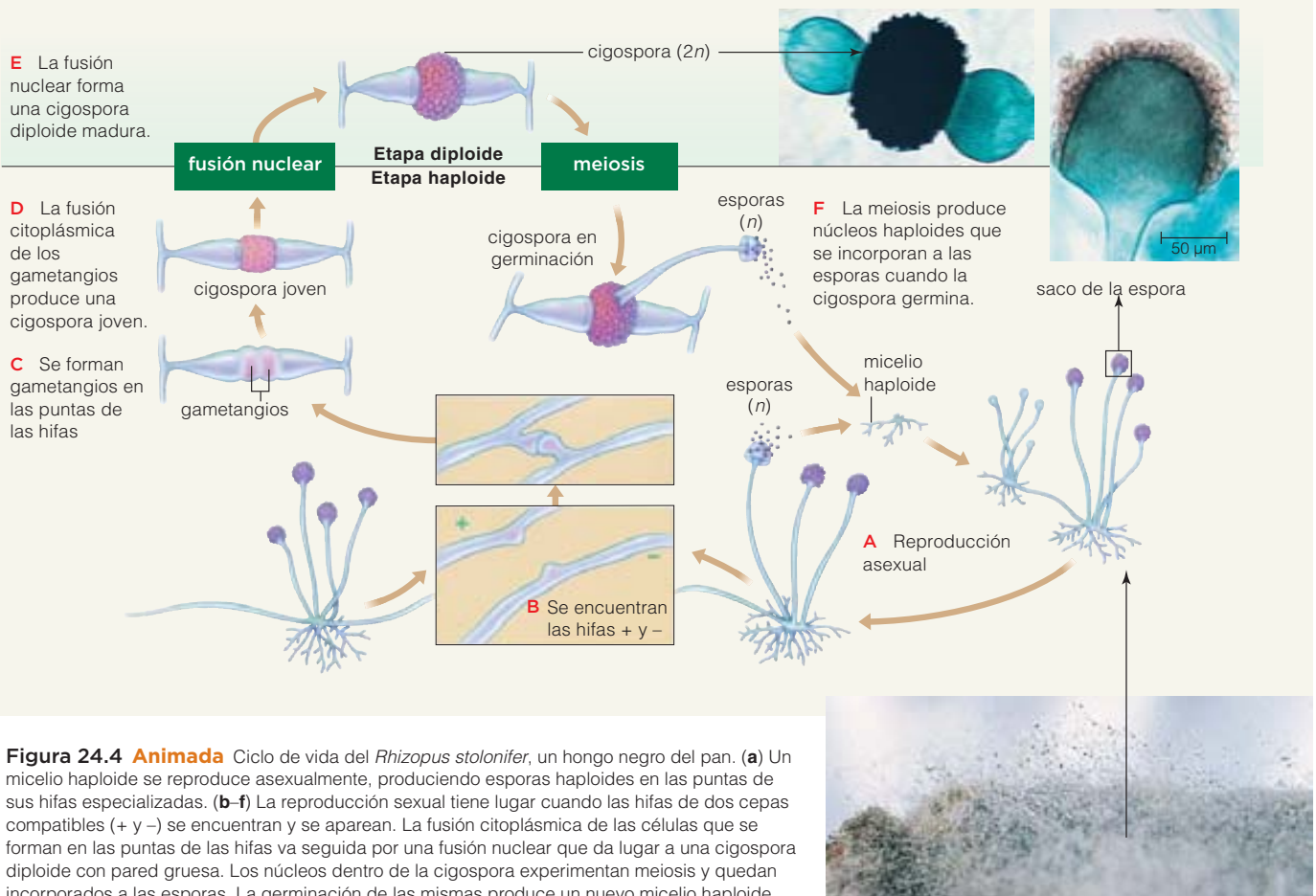




Figura 24.5 Estructuras encargadas de las esporas en el *Pilobolus*, cuyo nombre significa "lanzador de sombrero". Los "sombreros" oscuros son los sacos de esporas.

cen un micelio; éste, a su vez, genera hifas especializadas en la producción de esporas. En la punta de cada una de estas hifas hay un saco de paredes oscuras que contiene esporas. Por debajo del saco, el tallo se hincha por efecto de una vacuola central llena de fluido. El tallo se inclina durante el día, de manera que el saco de esporas entre en contacto con el Sol. Entonces, se acumula presión líquida en el interior de la vacuola central, hasta que la vesícula se rompe en una fuerte explosión que impulsa los sacos de esporas a una distancia de hasta dos metros; esto es algo sorprendente, ya que el tallo mide menos de 10 milímetros de alto.

Microsporidios: parásitos intracelulares

Los **microsporidios** son parásitos intracelulares presentes en casi todos los animales. Antiguamente se les consideraba protistas, pero las comparaciones genéticas indican una relación cercana con los zigomicetos. Algunos biólogos los colocan dentro de ese grupo, y otros los consideran un *phylum* aparte. Igual que algunos protistas parásitos, los microsporidios carecen de mitocondria, de manera que dependen sobre todo del ATP de la célula huésped.

La espora del microsporidio tiene un largo tubo polar que se almacena enroscado en el citoplasma. Cuando la espora entra en contacto con una célula huésped adecuada, el tubo se desenrolla y la penetra (figura 24.6). A continuación, el contenido infeccioso de la espora fluye por el tubo hacia el huésped.

Por lo menos catorce especies de microsporidios provocan infecciones en los humanos. La infección por *Enterocytozoon bieneusi* es la más común. Las esporas penetran en el cuerpo humano a través de los alimentos, las bebidas, o por inhalación. Las personas que padecen SIDA u otras condiciones inmunodepresoras corren mayor riesgo de desarrollar enfermedad por microsporidios. Los parásitos suelen instalarse en el intestino, provocando diarrea, dolor abdominal y náuseas. Además, los microsporidios pueden vivir dentro de células cutáneas, oculares, renales y cerebrales. La infección por microsporidios puede ser mortal si no se trata.

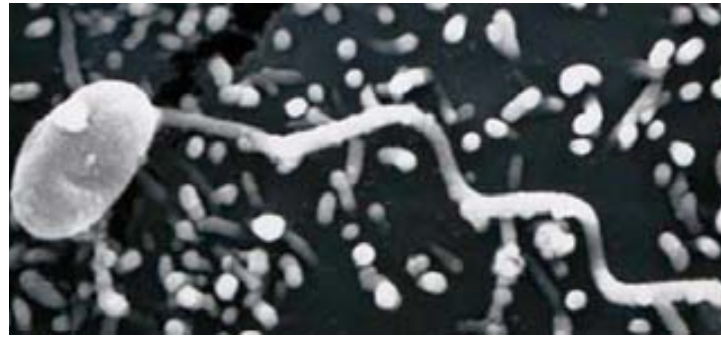


Figura 24.6 Microfotografía de barrido electrónico de una espora de microsporidio con tubo polar extruido.

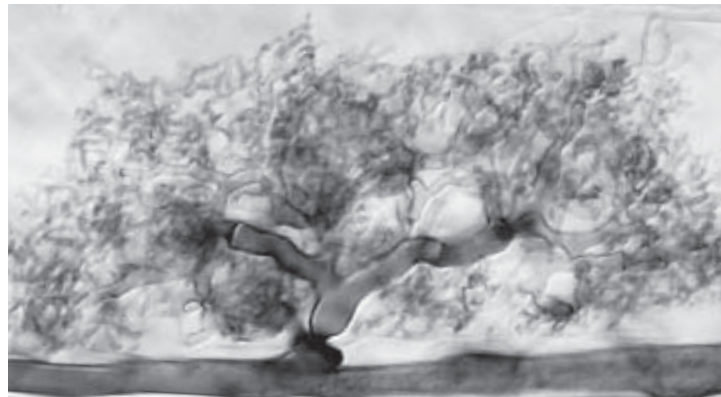


Figura 24.7 Hifa de un glomeromiceto, ramificándose dentro de una célula vegetal.

Glomeromicetos: simbioses vegetales

Antes los **glomeromicetos** se clasificaban entre los zigomicetos, pero actualmente se les considera un grupo aparte. No se sabe que se reproduzcan sexualmente. Todos ellos se asocian con raíces de plantas. La hifa crece en el interior de la raíz y se ramifica dentro de la pared de una célula de la misma, compartiendo el espacio con ella (figura 24.7). El compañero fúngico no daña a la célula de la raíz, pues el hongo comparte los nutrientes del suelo con su huésped. Volveremos a comentar las asociaciones entre hongos y plantas en la sección 24.6.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las características generales de los zigomicetos y sus parientes?

■ Los zigomicetos forman una espora diploide de pared gruesa al reproducirse sexualmente. Algunos descomponen los alimentos o provocan enfermedades. Los microsporidios son un subgrupo que vive dentro de las células de los animales.

■ Los glomeromicetos, un grupo relacionado, forman una sociedad con las plantas, e incluso las benefician.

24.4 Ascomycetos (hongos saculares)

- Los ascomycetos son el grupo fúngico más diverso. Entre ellos hay tipos unicelulares y multicelulares.
- Conexión con Fermentación 8.5.

De los **hongos saculares** ascomycetos, hay más de 32,000 especies reconocidas, incluyendo levaduras unicelulares y especies multicelulares. Las hifas tienen paredes transversales a intervalos regulares, y a menudo se entremezclan como elaborados cuerpos productores de esporas. Las hifas

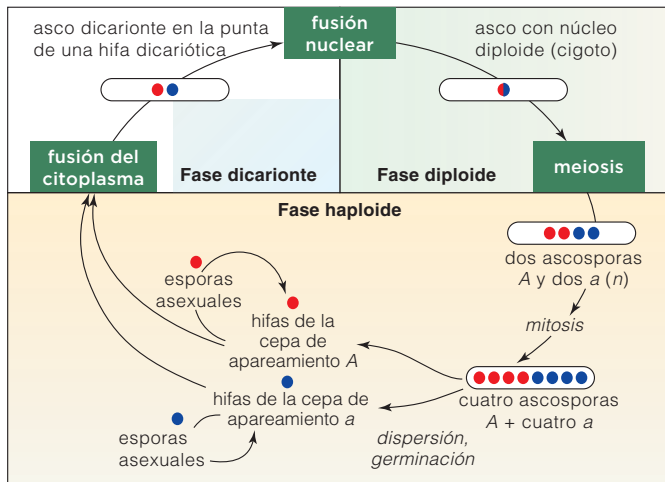


Figura 24.8 Un micelio haploide que produce esporas por mitosis domina el ciclo de vida del *Neurospora*. La reproducción sexual tiene lugar cuando las hifas de diferentes cepas se encuentran para aparearse. La fusión del citoplasma produce hifas dicariontes que, junto con las hifas haploides, forman el ascocarpo. La fusión nuclear tiene lugar en los ascos, células saculares en el interior del ascocarpo. El cigoto resultante experimenta meiosis y forma cuatro esporas haploides, las cuales se dividen por mitosis en ocho ascosporas.

septadas evolucionaron para dar lugar al ancestro común de los ascomycetos y los basidiomycetos. Las paredes transversales contribuyeron al éxito de ambos grupos. Las hifas reforzadas con pared cruzada pueden formar cuerpos productores de esporas más grandes. Las paredes transversales también dividen el citoplasma, de modo que el daño a una parte de la hifa no afecta al resto, evitando que ésta se seque y muera. Ésta es una de las razones por las que los ascomycetos y los basidiomycetos predominan más que los zigomycetos en los lugares secos.

Casi todos los hongos que se asocian con células fotosintéticas en los líquenes —como muchos patógenos fúngicos vegetales— son ascomycetos. La especie *Aspergillus*, asesina de coral, que se muestra en la figura 24.1 y el moho de la figura 24.2 son ascomycetos. Este tipo de hongos constituye también el grupo que con mayor frecuencia provoca enfermedades a los humanos, tema que examinaremos en la sección final de este capítulo.

Reproducción sexual

No todos los ascomycetos se reproducen sexualmente. En aquellos que lo hacen, las esporas se forman casi siempre dentro de una célula sacular llamada asco. En la figura 24.8 se muestra el ciclo de vida del *Neurospora crassa* (mojo rojo del pan). Esta especie suele utilizarse en investigaciones genéticas, porque puede cultivarse en laboratorio y los descendientes de sus cruces genéticos se observan con facilidad. La reproducción sexual se inicia cuando las hifas de dos tipos compatibles se encuentran y forman hifas dicariontes ($n+n$). La fusión nuclear, seguida por meiosis, tiene lugar en ascos que se forman en las puntas de las hifas.

Los ascomycetos multicelulares a menudo generan ascos sobre un órgano productor de esporas, o ascocarpo (figura 24.9), constituido típicamente por hifas haploides y dicariontes entrelazadas.



Figura 24.9 Ascocarpos. (a) *Sarcoscypha coccinea*, hongo escarlata tipo copa. La copa es un ascocarpo. Los ascos, cada uno de los cuales contiene ocho ascosporas, se forman en su superficie interna. (b) Colmenillas, los ascocarpos comestibles del *Morchella esculenta*. (c) Canasta de trufas. Estos ascocarpos se forman en el subsuelo y contienen esporas. Las trufas son un alimento gourmet muy apreciado.

Reproducción asexual

La mayoría de las levaduras son ascomicetos unicelulares. Por ejemplo, la *Candida* es un ascomiceto que provoca “infecciones por levadura” en boca y vagina. La levadura tiende a reproducirse asexualmente mediante brotes (figura 24.10a). Los ascomicetos multicelulares también se reproducen asexualmente, formando esporas haploides llamadas conidias o conidiosporas en las puntas de sus hifas especializadas. En la figura 24.10b se muestra un ejemplo.

Aplicaciones de los ascomicetos para los humanos

Los seres humanos empleamos ascomicetos en usos muy diversos. Como ya mencionamos, la *Neurospora* se utiliza en estudios genéticos.

Las colmenillas (figura 24.9b) y las trufas (figura 24.9c) son ejemplos de ascomicetos comestibles. La trufa se forma en el subsuelo. Cuando las esporas maduran, el hongo desprende un aroma similar al de un cerdo macho en etapa de apareamiento. Las cerdas que perciben el aroma dispersan las esporas de trufas al escarbar en la tierra, buscando un compañero aparentemente subterráneo. También es posible entrenar perros para detectar ese olor. La búsqueda de trufas puede ser productiva: en 2006, 1.5 kilogramos de trufas italianas se vendían a \$160,000 dólares.

Las reacciones de fermentación en los ascomicetos ayudan a preparar alimentos y bebidas. La levadura (figura 24.9c) para hornear, por ejemplo, contiene esporas de *Saccharomyces cerevisiae*. Cuando la masa del pan se deja fermentar en un sitio tibio, las esporas germinan y liberan células que se reproducen por brotes. El dióxido de carbono, subproducto de las reacciones de fermentación de estas células, ocasiona que la masa se expanda. La fermentación por *S. cerevisiae* también ayuda a producir cerveza y vino (sección 8.5). Una especie del *Aspergillus* se utiliza para fermentar el frijol de soya y el trigo con los que se prepara la salsa de soya. Otra, fabrica ácido cítrico, el cual se emplea como conservador y saborizante de refrescos. El *Penicillium roquefortii* aporta las sabrosas vetas azules a los quesos azules, como el roquefort y el gorgonzola.

Algunos ascomicetos sirven para la obtención de fármacos. El caso más conocido es el del *Penicillium chrysogenum*, un hongo del suelo que sirvió como fuente original para la producción de la penicilina. Otro antibiótico, la cefalosporina, fue aislado por primera vez a partir del *Cephalosporium*. Las estatinas del *Aspergillus* ayudan a disminuir los niveles de colesterol, y la ciclosporina del *Trichoderma* contribuye a evitar el rechazo de órganos trasplantados.

Los ascomicetos que infectan a las plagas de plantas o animales se emplean como herbicidas o pesticidas naturales. Por ejemplo, el *Arthrobotrys* es un ascomiceto depredador, que fabrica hifas especiales dotadas de asas, en las cuales quedan atrapadas las lombrices (figura 24.11). Tras alimentarse de la lombriz, el hongo fabrica esporas asexuales. Los investigadores esperan poder controlar los gusanos que dañan las cosechas esparciendo esporas de *Arthrobotrys* en los campos agrícolas.

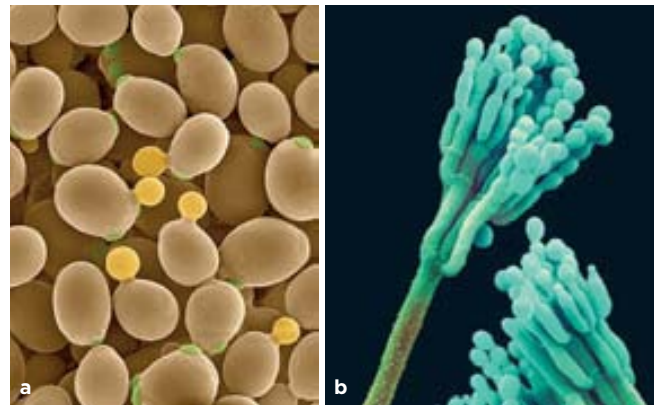


Figura 24.10 Reproducción asexual en ascomicetos. (a) Células de la levadura *Candida albicans*. Observa las pequeñas células que brotan de otras más grandes. (b) Conidiosporas (esporas asexuales) del *Eupenicillium*. La palabra “conidia” significa polvo.



Figura 24.11 Animada Un hongo depredador (*Arthrobotrys*) captura una lombriz y se alimenta de ella. Los anillos que se forman en las hifas constriñen y atrapan a los gusanos; luego las hifas crecen sobre el cautivo, y lo digieren.

Para repasar en casa

¿Qué son los ascomicetos?

- Los ascomicetos constituyen el grupo de hongos más grande. Algunos son células únicas, pero en la mayoría un micelio haploide domina el ciclo de vida. Los ascomicetos que se reproducen sexualmente suelen formar esporas dentro de un asco. La levadura se reproduce asexualmente mediante brotes, y las especies multicelulares lo hacen a través de la formación de conidias.
- Los ascomicetos se emplean como fuente de alimentos y bebidas, para obtención de fármacos y como agentes para controlar las plagas de distintos organismos.

24.5 Los basidiomicetos

■ Los basidiomicetos presentan los órganos productores de esporas más grandes y elaborados; algunas setas conocidas son ejemplo de este clase de hongos.

■ Conexión con Tendencias evolutivas entre las plantas 23.2.

Los basidiomicetos suelen ser multicelulares. La fase dicarionte ($n+n$) predomina en su ciclo de vida y forman esporas sexuales dentro de células con forma de maza o garrote. Por lo general, estas células se desarrollan sobre un órgano productor de esporas, o basidiocarpio, compuesto de hifas dicariontes entrelazadas.

Por ejemplo, las setas que se comercializan para preparar diversos alimentos, como pizzas, casi siempre son las partes productoras de esporas del *Agaricus bisporus*. Las hifas haploides del *A. bisporus* crecen en el subsuelo. Cuando las hifas de dos cepas compatibles se encuentran y se fusionan, se forma un micelio dicarionte (figura 24.12a,b) que crece en la tierra formando setas si las condiciones favorecen

la reproducción sexual. Debajo del capuchón de cada seta (píleo) se localizan una delgadas capas de tejido (láminas) llenas de células en forma de maza. Los dos núcleos de estas células dicariontes se fusionan y producen un cigoto diploide (figura 24.12c,d), el cual experimenta meiosis y da lugar a cuatro esporas haploides. Estas esporas son dispersadas por el viento, germinan e inician un nuevo ciclo (figura 24.12e,f).

Los basidiomicetos desempeñan un importante papel como agentes de descomposición de las plantas del bosque; son los únicos hongos capaces de descomponer la lignina que endurece el tallo de muchas plantas (sección 23.2). Algunos de estos hongos tienen gran antigüedad y dominan enormes extensiones de bosque. Por ejemplo, en Oregón, Estados Unidos, el micelio de un hongo denominado "seta miel" (*Armillaria ostoyae*) ocupa un terreno de más de 8 km². Se calcula que este hongo tiene 2,400 años de antigüedad. La especie ayuda a descomponer los troncos y restos de madera, pero también ataca a los árboles vivos, y puede matarlos.

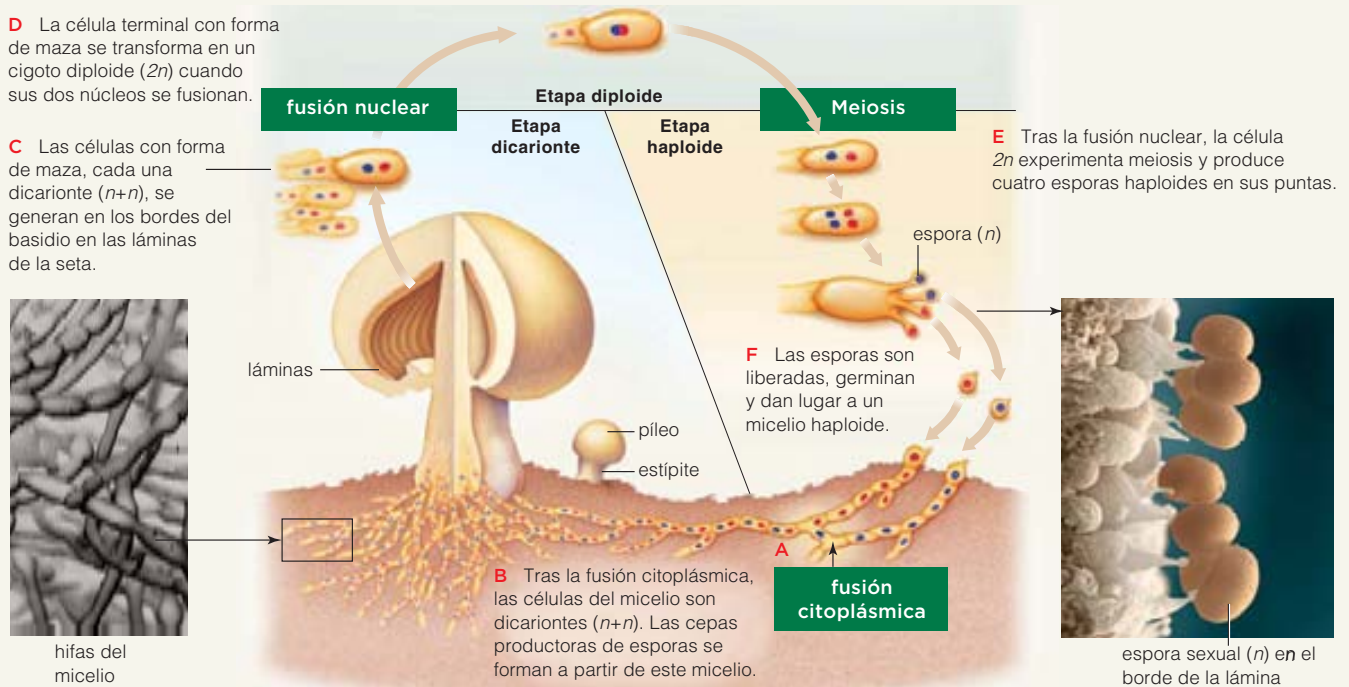


Figura 24.12 Animada Ciclo de vida típico de un basidiomiceto que tiene dos cepas de apareamiento de hifas. (a) Las células de hifas haploides de dos cepas compatibles se encuentran. Sus citoplasmas se fusionan, pero los núcleos no. (b) Las divisiones celulares de la célula (por mitosis) forman un micelio, en el cual cada célula tiene dos núcleos. En condiciones favorables, muchas hifas del micelio se entrelazan para producir la seta. (c,d) Se desarrollan basidios en las láminas de las setas. La célula final del basidio se hace diploide cuando dos núcleos se fusionan. (e) La meiosis da lugar a cuatro esporas haploides, que migran a cuatro extensiones cortas del citoplasma en la punta del basidio. (f) Las esporas se alejan de las láminas. (g) Cada una puede germinar y generar un nuevo micelio.

Investiga: ¿Qué son los puntos azules y rojos en esta figura? Respuesta: núcleos genéticamente distintos



Los hongos denominados tizones y añublos también son patógenos de las plantas. A diferencia de la mayoría de los basidiomicetos, no generan un órgano productor de esporas de gran tamaño. El tizón del tallo de trigo es un ejemplo (figura 24.13a). Las esporas color óxido, producidas asexualmente, pueden diseminar la infección con rapidez entre las plantas, reduciendo el rendimiento de la cosecha hasta en 70%.

Otros basidiomicetos son los bejines, los hongos de repisa, los hongos tipo coral y las chantarelas (figura 24.13). Las chantarelas son setas comestibles, pero algunas especies con apariencia similar son venenosas; este problema se presenta también entre otras setas silvestres comestibles. Por ejemplo, casi todos los bejines son comestibles cuando son jóvenes y de color blanco. Sin embargo, cuando la *Amanita phalloides* (conocida como oronja verde) brota de la tierra, se parece mucho a un bejín para el ojo no entrenado. Sólo más tarde forma el capuchón distintivo (figura 24.13f). El consumo de una especie de *Amanita* puede provocar náuseas y dolores abdominales, seguidos por insuficiencias hepáticas y renales —o ambas— y la muerte.

Para repasar en casa

¿Qué son los basidiomicetos?

■ Los basidiomicetos son aquellos en cuyo ciclo de vida domina el micelio dicarionte. Son importantes agentes de descomposición de la madera y tienen los órganos productores de esporas más grandes y complejos de todos los hongos.

Figura 24.13 Variedades de los basidiomicetos. (a) *Puccinia graminis*, un moho llamado tizón, que ataca el tallo del trigo y provoca la enfermedad conocida como roya en dicho cereal. Las esporas llevadas por el viento transmiten este mal. Su ciclo de vida es complejo y requiere dos especies distintas de plantas como huéspedes.

Ejemplos de basidiocarpos. (b) un bejín inmaduro (*Calvatia*). En su interior se forman esporas. Cuando madura adquiere una tonalidad marrón y las esporas escapan a través de la apertura de la parte superior o una grieta en la cubierta. Los bejines de mayor tamaño pueden llegar a medir más de un metro. (c) Las chantarelas, una de las variedades de setas silvestres más sabrosas. (d) Hongo tipo coral (*Ramaria*), con estructura altamente ramificada. (e) El hongo azufrado (*Laetiporus*) es patógeno. Sus hifas crecen en el árbol huésped y digieren sus tejidos internos.

(f) La seta conocida como oronja verde (*Amanita phalloides*). El estípite, el píleo y las esporas son tóxicos. Aun con tratamiento, aproximadamente la tercera parte de las intoxicaciones son mortales. Las especies *Amanita* provocan alrededor de 90% de las intoxicaciones por hongos en el mundo.

24.6 Los simbioses fúngicos

■ Los hongos forman asociaciones con plantas y con especies unicelulares fotosintéticas.

■ Conexiones con Cianobacterias 21.6; Algas verdes 22.9.

Líquenes

Casi todos los **líquenes** son resultado de una interacción simbiótica entre un ascomiceto y un alga verde o una cianobacteria. Algunos basidiomicetos también producen líquenes.

El líquen se forma después de que la punta de una hifa fúngica se une a una célula fotosintética adecuada. Ambas células pierden su pared y se dividen, dando como resultado un cuerpo multicelular que puede ser plano, erecto, similar a una hoja, o colgante. Algunos líquenes también se organizan en capas (figura 24.14).

El hongo constituye la mayor parte de la masa del líquen. Los tejidos fúngicos albergan una especie fotosintética, la cual comparte nutrientes con el hongo. ¿Podría decirse que el líquen es un caso de mutualismo? El **mutualismo** es una interacción simbiótica que beneficia a ambos participantes. Desde otro punto de vista, sin embargo, el hongo podría considerarse un explotador de la especie fotosintética que mantiene cautiva dentro de sus tejidos. El grado en que cada participante se beneficia varía de acuerdo con la especie.

Los líquenes se reproducen asexualmente por fragmentación. El compañero fúngico también puede liberar esporas. Para sobrevivir, un hongo recién germinado debe entrar en contacto con el compañero fotosintético adecuado.

Los líquenes son capaces de colonizar sitios demasiado hostiles para casi todos los demás organismos. Por ejemplo, cuando un glaciar se desplaza, los líquenes colonizan el lecho rocoso recién expuesto. Luego comienzan a despedazar las rocas liberando ácidos y reteniendo el agua que se congela y se derrite. Al mejorar las condiciones del suelo, las plantas llegan y se enraízan. Es posible que, hace millones de años, los líquenes hayan precedido a las plantas en su adaptación a la tierra.

En la actualidad algunos líquenes están amenazados por la contaminación ambiental, ya que absorben los contaminantes pero son incapaces de descomponerlos.

Hongos endófitos

Los **hongos endófitos** son, sobre todo, ascomicetos que residen en las hojas y tallos de la mayoría de las plantas. Por lo general, la interacción no es benéfica ni dañina para la planta, pero algunos huéspedes se ven favorecidos cuando el hongo produce químicos que desalientan a los herbívoros. Por ejemplo, un hongo que vive dentro de la festuca o cañuela alta (un tipo de pasto) fabrica alcaloides que producen malestar a los herbívoros. Una vez afectado, el animal evitará ese pasto. Otras endofitas protegen al huésped de los patógenos, incluyendo otros hongos u oomicetos, como la *Phytophthora* (sección 22.8).

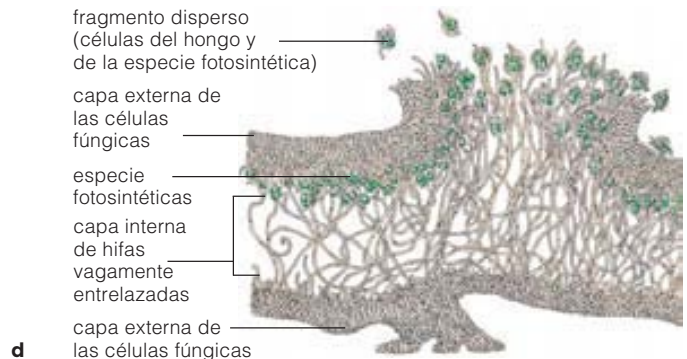


Figura 24.14 (a) Líquen con apariencia de hoja sobre un abedul. (b) *Usnea*, es uno de los líquenes colgantes. (c) Líquenes incrustados en granito. (d) Organización de un líquen estratificado, como se le vería en un corte transversal.

24.7 Los hongos nocivos

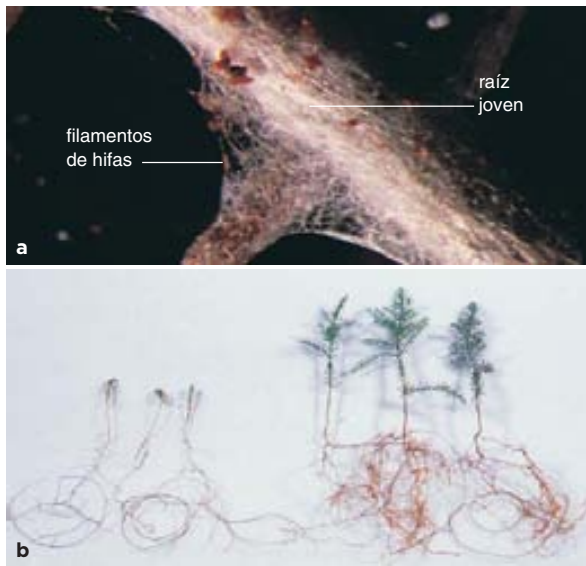


Figura 24.15 (a) Micorrizas formadas por un hongo y su compañero, un joven árbol cicuta. (b) Efectos de la presencia o ausencia de micorrizas en el crecimiento de plantas en tierra esterilizada con bajo contenido de fósforo. Las semillas de junípero de la izquierda son controles, y crecieron sin el hongo. Las semillas de seis meses que aparecen a la derecha conforman el grupo experimental, y crecieron con un hongo simbiote.

Las micorrizas: raíces fúngicas

Muchos hongos del suelo —incluyendo las trufas— viven dentro o sobre las raíces de los árboles, en una sociedad llamada **micorriza**. En algunos casos, las hifas forman una densa red en torno a las raíces, aunque sin penetrarlas. Los hongos tipo maza suelen participar en la micorriza con las raíces de árboles de bosques templados. Casi todas las setas del bosque son estructuras reproductivas de estos hongos. En otros casos, las hifas del hongo penetran las células de la raíz, como se muestra en la figura 24.7. Alrededor de 80% de las plantas vasculares forman este tipo de sociedad con un hongo glomeromiceto.

En ambos tipos de micorrizas, las hifas crecen en el suelo, aumentando funcionalmente la superficie de absorción de su compañero. Las hifas fúngicas son delgadas. Crecen entre partículas del suelo incluso mejor que las más pequeñas raíces de plantas. El hongo concentra nutrientes y los comparte con la planta. Ésta, a su vez, le cede azúcares al hongo. Es una sociedad benéfica, y muchas plantas se desarrollan mal en ausencia de micorrizas (figura 24.15).

Para repasar en casa

¿Qué tipo de relaciones simbióticas forman los hongos?

- Los líquenes están conformados por un hongo en sociedad con células fotosintéticas.
- Los hongos también forman sociedades mutuamente benéficas con las plantas; pueden vivir en tallos, hojas o raíces.

■ Aunque casi todos los hongos son inocuos y brindan servicios ecológicos benéficos, una pequeña minoría puede dañar la salud humana.

Los hongos suelen causar infecciones en la piel humana. Lo más frecuente es que provoquen descamación, enrojecimiento y comezón, aunque no suponen una amenaza grave para las personas con buena salud general. Por ejemplo, diversos hongos llegan a implantarse en la delgada piel que se encuentra entre los dedos del pie, provocando lo que se llama comúnmente “piel de atleta” (figura 24.16a). Estas infecciones pueden curarse con medicamentos sin prescripción. Para prevenir el pie de atleta, es conveniente evitar caminar descalzos en regaderas públicas u otros sitios donde quizá personas infectadas hayan diseminando esporas fúngicas previamente. Además, es preciso mantener los pies secos: los hongos cutáneos se desarrollan mejor en sitios con humedad constante.

Los ascomicetos del género *Candida* a menudo están presentes en la vagina, aunque en poca cantidad. No obstante, su incremento desproporcionado podría provocar vaginitis fúngica, o infección vaginal por levaduras. Por lo general, los síntomas de este padecimiento incluyen escozor y ardor, así como flujo vaginal blanquecino, inodoro y espeso, además de dolor durante las relaciones sexuales. Alterar las poblaciones normales de bacterias en la vagina mediante la utilización de duchas o antibióticos aumenta el riesgo de desarrollar vaginitis fúngica, lo mismo que el uso de anticonceptivos orales. La infección suele controlarse a través de medicamentos de libre comercialización que se introducen en la vagina. Si este tratamiento no funciona, lo mejor es que la mujer consulte a un médico.

La histoplasmosis es una enfermedad fúngica común en muchos lugares, sobre todo en aquellos donde la tierra contiene esporas de *Histoplasma capsulatum*. La mayoría de las personas que inhalan estas esporas no presentan síntomas, salvo quizá algún breve episodio de tos. Sin embargo, en algunos individuos (generalmente de edad avanzada o con inmunodepresión) el hongo puede diseminarse desde los pulmones a través de la sangre y llegar a otros órganos, con consecuencias mortales.

De manera similar, en algunos territorios se encuentran presentes esporas de *Coccidioides*, hongos capaces de provocar coccidioidomicosis, o fiebre del valle. Igual que la histoplasmosis, esta enfermedad puede ser mortal para personas de edad avanzada o para quienes tienen un sistema inmune debilitado.

Como ejemplo final de los efectos fúngicos en la salud humana, veamos el caso del *Claviceps purpurea*. Este hongo no es un patógeno humano, sino más bien un parásito del centeno y otros granos de cereal (figura 24.16b). Sin embargo, los alcaloides que el hongo sintetiza pueden contaminar la harina y provocar un tipo de intoxicación llamado ergotismo. Los síntomas incluyen vómito, alucinaciones visuales y auditivas, y convulsiones. El ergotismo severo puede ser mortal.

Quizá el ergotismo pudo desempeñar un papel en las cacerías de brujas que se realizaron en las primeras colonias estadounidenses, como Salem, Massachusetts. Los síntomas presentados por los “embruados”, como temblores y escucha de voces, concuerdan con los que provoca dicho padecimiento.



Figura 24.16 (a) Un caso de pie de atleta, provocado por el *Epidermophyton floccosum*. (b) Esporas de *Claviceps purpurea* en una planta de centeno infectada. Los alcaloides de este hongo provocan ergotismo.



El *Fusarium*, un ascomiceto, puede volar muy alto. David Schmale, del Virginia Tech (izquierda), ha recolectado de la atmósfera esporas de más de una docena de especies *Fusarium*. Muchas infectan las plantas, y algunas provocan enfermedades en los humanos. En 2006 las esporas de *Fusarium* entraron en contacto con cierta solución

para lentes de contacto, provocando infecciones oculares a nivel mundial. Un tercio de las 122 infecciones ocurridas en Estados Unidos fue

¿Por qué opción votarías?

Una cepa de *Fusarium* mata a las amapolas del opio. ¿Sería conveniente efectuar aspersión de esporas fúngicas sobre Afganistán para reducir el suministro de opio y heroína? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea.

tan fuerte que los pacientes requirieron intervención quirúrgica para reemplazo de la capa transparente del ojo, la córnea.

Resumen

Sección 24.1 Todos los **hongos** son heterótrofos que secretan enzimas digestivas sobre materia orgánica y absorben los nutrientes liberados. La mayoría son saprófitos que se alimentan de desechos orgánicos. Otros hongos son inocuos o simbioses benéficos, o parásitos. Los hongos están más emparentados con los animales que con las plantas. Incluyen levaduras unicelulares y especies multicelulares. En las especies multicelulares, las esporas germinan y dan lugar a filamentos llamados **hifas**. Estos filamentos suelen crecer a manera de una malla extensa, llamada **micelio**.

Secciones 24.2, 24.3 Los **quítridos** son un grupo fúngico antiguo, y representan los únicos hongos con esporas y gameos flagelados. Los quítridos que infectan a los anfibios provocan preocupación a nivel mundial.

Los **zigomicetos** incluyen a los mohos comunes. Sus hifas son tubos continuos con pocas paredes transversales, o ninguna. Durante la reproducción sexual se forma una cigospora diploide de paredes gruesas. La meiosis de las células del interior de la cigospora produce esporas haploides, que germinan y dan lugar a un micelio haploide. Los micelios también producen esporas asexuales.

Los **microesporidios** son hongos zigomicetos que viven en células animales. Como algunos otros zigomicetos, pueden provocar enfermedades a los humanos. Los **glomeromicetos**, parientes cercanos de los zigomicetos, viven dentro de las raíces de las plantas.

■ Usa la animación de CengageNOW para observar el ciclo de vida del moho negro del pan (*Rhizopus*), un zigomiceto.

Sección 24.4 Los **ascomicetos** constituyen el grupo fúngico más diverso. Incluyen levaduras unicelulares y especies multicelulares que tienen hifas con paredes intermedias. Muchos ascomicetos producen esporas asexuales o conidias. Las esporas sexuales se producen en los ascos. En las especies multicelulares estas estructuras saculares se forman sobre un ascocarpo, que consta de hifas dicariontes. Muchos hongos saculares son importantes desde el punto de vista económico.

■ Mira el video de CengageNOW y observa al hongo atrapador de nematodos en acción.

Sección 24.5 Los **basidiomicetos** —en su mayoría multicelulares— tienen hifas con paredes intermedias. Este grupo presenta los órganos productores de esporas más grandes y complejos (basidiocarpos). Muchos de ellos son importantes agentes de descomposición en los hábitats del bosque.

Por lo general, un micelio dicarionte domina su ciclo de vida. Crece por mitosis y, en algunas especies, se extiende por grandes territorios. Cuando las condiciones favorecen la reproducción, el basidiocarpo, también constituido por hifas dica-

riontes, se desarrolla. Un ejemplo son las setas. En este caso se forman esporas haploides por meiosis en las puntas de las células con forma de maza.

■ Usa la animación de CengageNOW para aprender acerca del ciclo de vida de un basidiomiceto.

Sección 24.6 Muchos hongos son simbioses: pasan todo su ciclo de vida o parte de él en o sobre otra especie. Los hongos endofíticos viven en muchos tallos y hojas sin dañar a la planta huésped. Algunos protegen al huésped de los herbívoros o de patógenos vegetales. Éste es un ejemplo de **mutualismo**, una interacción mutuamente benéfica.

Los **líquenes** son organismos compuestos, que constan de un simbionte fúngico y uno o más fotoautótrofos, como las algas verdes o cianobacterias. El hongo constituye la mayor parte del líquen, y obtiene suministro de nutrientes de su compañero fotosintético.

Las **micorrizas** (raíces fúngicas) son resultado de una interacción simbiótica entre un hongo y una planta. Las hifas fúngicas rodean o penetran las raíces e incrementan su superficie de absorción. El hongo comparte con la planta algunos iones minerales absorbidos y obtiene azúcares a cambio.

Sección 24.7 Varios hongos patógenos pueden provocar enfermedades en los humanos.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. Todos los hongos _____.
 - a. son multicelulares
 - b. forman esporas flageladas
 - c. son heterótrofos
 - d. todas las anteriores
2. Los hongos saprófitos derivan nutrientes de _____.
 - a. la materia orgánica inerte
 - b. las plantas vivas
 - c. animales vivos
 - d. la fotosíntesis
3. En _____ las hifas tienen pocas paredes transversales, o ninguna.
 - a. todos los hongos
 - b. los zigomicetos
 - c. los ascomicetos
 - d. los basidiomicetos
4. Una rebanada de pan blanco contiene restos de muchas células de levadura, que son un tipo de _____.
 - a. quítrido
 - b. zigomiceto
 - c. ascomiceto
 - d. basidiomiceto
5. En muchos _____, un micelio dicarionte extenso es la fase de más duración de su ciclo de vida.
 - a. quítridos
 - b. zigomicetos
 - c. ascomicetos
 - d. basidiomicetos
6. Una seta es _____.
 - a. la parte de un quítrido que absorbe nutrientes
 - b. la única parte del cuerpo fúngico no constituida por hifas
 - c. una estructura reproductiva que libera esporas sexuales
 - d. producida por meiosis en una cigospora

Ejercicio de análisis de datos

El basidiomiceto *Armillaria ostoyae*, infecta los árboles vivos y actúa como parásito, robándoles nutrientes. Cuando el árbol muere, el hongo continúa alimentándose de sus desechos. En las raíces de los árboles infectados y los tocones muertos crecen hifas fúngicas. Si estas hifas entran en contacto con las raíces de un árbol saludable, pueden invadirlas provocando una nueva infección.

Los patólogos de los bosques de Canadá plantearon la hipótesis de que retirar los tocones tras la tala ayudaría a evitar la muerte de más árboles. Para probarla, efectuaron un experimento. En la mitad del bosque retiraron los tocones tras la tala, mientras que en la otra mitad (área control) los dejaron. Durante más de 20 años registraron las muertes de árboles, incluyendo si fueron ocasionadas por el *A. ostoyae*. En la figura 24.17 se muestran los resultados.

- ¿Cuál especie de árbol resultó con más muertes por efecto del *A. ostoyae* en los bosques control? ¿Cuál se vio menos afectada por el hongo?
- Respecto de las especies más afectadas, ¿qué porcentaje de muertes ocasionó el *A. ostoyae* en los bosques experimental y control?
- ¿El análisis de los resultados generales respalda la hipótesis planteada? ¿La eliminación de tocones reduce los efectos del *A. ostoyae*?

- Las esporas liberadas en las láminas de las setas son _____.
 - con forma de maza
 - dicariontes
 - haploides
 - tanto a como c
- El antibiótico penicilina fue aislado a partir de _____.
 - un quítrido
 - un zigomiceto
 - un ascomiceto
 - un basidiomiceto
- Algunas algas verdes forman simbiosis con un hongo para dar lugar a _____.
 - un líquen
 - una micorriza
 - hifas
 - una cigospora
- A la interacción interespecífica a largo plazo que beneficia a sus participantes se le denomina _____.
 - provocan enfermedades en los humanos
 - se asocian con las raíces
 - son hongos tipo maza
 - forman parte de un líquen
- ¿La siguiente afirmación es cierta o falsa? Sólo los ascomicetos forman micorrizas.
- La histoplasmosis es un ejemplo de un(a) _____.
 - endofita
 - un líquen
 - micorriza
 - micosis
- Los ascomicetos unicelulares conocidos como levaduras pueden reproducirse asexualmente por _____.
 - formación de cigospora
 - conjugación
 - brotos
 - fragmentación
- Relaciona cada término de la izquierda con su correspondiente.

_____ quítrido	a. forma esporas en un asco
_____ ascomiceto	b. produce esporas flageladas
_____ líquen	c. vive en las células animales
_____ basidiomiceto	d. puede digerir la lignina
_____ hongo cigospora	e. forma una espora diploide de paredes gruesas
_____ micorrizo	f. hongo y células fotosintéticas
_____ microesporidio	g. hongo y raíz de una planta

■ Visita [CengageNOW](#) para encontrar preguntas adicionales.

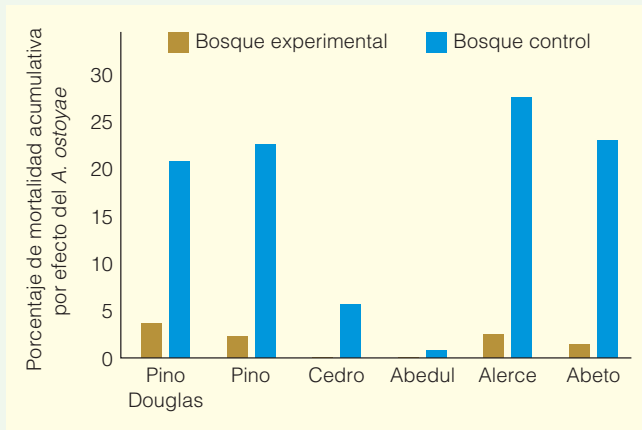


Figura 24.17 Resultados de un estudio a largo plazo sobre cómo afectan las prácticas de tala a los árboles, matándolos por efecto de la diseminación de hongo *A. ostoyae*. En el bosque experimental se retiraron árboles enteros, incluyendo tocones (barras color marrón). La mitad del bosque que funcionaba como control fue talada convencionalmente, dejando tocones (barras azules).

Pensamiento crítico

- Ciertos hongos venenosos tienen colores distintivos y brillantes que los animales aprenden a reconocer. Una vez que enferma, el animal aprende a evitar estas especies. Otros hongos tóxicos tienen la misma apariencia que los comestibles, aunque emiten un olor inusualmente fuerte. Algunos científicos piensan que el fuerte aroma les ayuda a defenderse contra los animales que se alimentan de hongos y que realizan su actividad de noche. Explica este razonamiento.
- Es probable que un hongo dermatofítico (que vive en la piel) esté afectándote a ti o a alguien que conozcas. El *Trichophyton*, el *Microsporum* y el *Epidermophyton* son los principales culpables, y provocan enfermedades llamadas tiña. Los profesionales de la salud se refieren a cada tipo según los tejidos del cuerpo que infecta. Como se ve en la tabla 24.2, los dermatofitos se desarrollan sobre casi cualquier superficie del cuerpo, alimentándose de las capas externas de piel muerta, y secretando enzimas que disuelven la queratina (la principal proteína cutánea) y otros componentes de la epidermis. Las áreas infectadas suelen inflamarse, enrojecer o presentar comezón. Las enfermedades por dermatofitos son persistentes, quizá porque los ungüentos o las cremas no llegan a las capas cutáneas más profundas. Hay menos fármacos fungicidas que bactericidas, y los primeros suelen producir efectos secundarios. Reflexiona sobre las relaciones evolutivas entre bacterias, hongos y humanos. ¿Por qué es más difícil luchar contra los hongos que contra las bacterias?

Tabla 24.2 Enfermedades comunes por dermatofitos

Enfermedad	Partes infectadas del cuerpo
<i>Tinea corporis</i> (tiña)	Tronco, extremidades
<i>Tinea pedis</i> (pie de atleta)	Pies, dedos de los pies
<i>Tinea capitis</i>	Cuero cabelludo, cejas, pestañas
<i>Tinea cruris</i> (tiña inguinal)	Ingle, área perianal
<i>Tinea barbae</i> (tiña de la barba)	Bigote, barba
<i>Tinea unguium</i> (tiña de la uña)	Uñas de las manos y los pies

Evolución animal: los invertebrados

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Antiguos genes, nuevos fármacos

Al este de Australia, pequeñas islas bordeadas de arrecifes puntean la gran extensión del Océano Pacífico del Sur. Los animales con concha abundan en las tibias aguas que bañan las playas de estas islas: Samoa, Fiji, Tonga y Tahití. Entre ellos se encuentran más de 500 tipos de moluscos depredadores, llamados caracoles cónicos (*Conus*), que han existido durante millones de años. Los humanos los encuentran sabrosos, además de bellos (figura 25.1).

Los caracoles cónicos fascinan a los biólogos por distintos motivos. Son cazadores furtivos y están siempre al acecho, a menudo enterrados en sedimentos y oliendo el agua para detectar el aroma de sus presas, como pececillos y otros invertebrados. Cuando las presas se acercan, el caracol saca un arpón cargado de conotoxinas, un veneno capaz de paralizar a un pez pequeño en pocos segundos, alterando las señales que fluyen en su sistema nervioso. Ocasionalmente mata inclusive a animales de mayor tamaño. Las personas que han sido picadas por el caracol han muerto de asfixia: la parálisis de los músculos torácicos les impide respirar.

Cada especie de *Conus* sintetiza una mezcla singular de 100 a 300 conotoxinas que afectan diferentes proteínas de membrana. La amplia gama de efectos específicos hace que las toxinas del caracol sean una fuente potencial de nuevos fármacos. Por ejemplo, una de las conotoxinas impide que las células liberen las moléculas señalizadoras que contribuyen a la sensación de dolor. El ziconotide, una versión sintética de esta toxina, alivia el dolor crónico severo. Este fármaco no adictivo es 1,000 veces más potente que la morfina.

Mientras estudiaban al *C. geographicus* (figura 25.1), los investigadores de la Universidad de Utah observaron que un gen involucrado en la síntesis de conotoxinas tiene raíces antiguas. En los caracoles cónicos el gen codifica la enzima gamma-glutamyl carboxilasa (GGC). Este gen también se encuentra en las moscas de la fruta y en los humanos, lo cual significa que su presencia data de por lo menos 500 millones de años. Sin duda surgió en un ancestro común a caracoles, insectos y vertebrados. Cuando estos grupos divergieron, el gen mutó independientemente en cada linaje, lo mismo que su producto. En los humanos, el GGC ayuda a la reparación de vasos sanguíneos. Aún es necesario investigar su función en moscas de la fruta.

Este ejemplo apoya un principio organizador en el estudio de los seres vivos. Al mirar hacia el pasado, se descubre que todos los organismos están emparentados. En cada punto de ramificación del árbol familiar de los animales, las mutaciones dieron lugar a cambios en bioquímica, plan de organización corporal o comportamiento. Las mutaciones fueron la fuente de los caracteres únicos que definen a cada linaje.

En este capítulo se describen los caracteres singulares de los principales linajes de los invertebrados. De más o menos dos millones de animales clasificados, sólo cerca de 50,000 son vertebrados, es decir, animales con columna vertebral. La gran mayoría, incluyendo los caracoles cónicos, son invertebrados. No asumas que los invertebrados son "primitivos". Simplemente surgieron mucho antes que los vertebrados, y su persistencia en el tiempo atestigua lo bien adaptados que se encuentran a su entorno.



¡Mira el video! Figura 25.1 (a) El molusco *Conus geographicus*, atrapando un pez pequeño. La estructura vertical con forma de tubo es un sifón que le permite detectar pequeñas cantidades de productos químicos en el agua, así como la presencia de peces pequeños y otras presas que nadan cerca de él. Este caracol cónico atrapó a su presa, un pez, con un dispositivo similar a un arpón. Después le bombeó conotoxinas paralizantes a través de él. (b) Pequeña muestra de diversos patrones de las conchas de *Conus*.

Conceptos básicos



Presentación de los animales

Los animales son heterótrofos multicelulares que se desplazan activamente durante todo su ciclo de vida o parte de él. Los primeros animales eran pequeños y estructuralmente sencillos. En sus descendientes evolucionaron estructuras más complejas, y se dio una mayor integración entre sus partes especializadas. [Secciones 25.1, 25.2](#)



Los invertebrados estructuralmente simples

Los placozoarios y las esponjas carecen de tejidos y simetría corporal. Los cnidarios con simetría radial, como las medusas, tienen dos capas de tejido y células singulares tipo aguijón que emplean para alimentarse y defenderse. [Secciones 25.3-25.5](#)



Principales linajes de los invertebrados

Un linaje importante de animales con tejidos incluye a los gusanos planos, los anélidos, los moluscos, los nematodos y los artrópodos. Todos ellos tienen simetría bilateral. Los artrópodos, entre los que se encuentran los insectos, son los más diversos de todos los grupos de animales. [Secciones 25.6-25.17](#)



De camino hacia los vertebrados

Los equinodermos se encuentran en la misma rama del árbol filogenético de los animales que los vertebrados. Son invertebrados con ancestros bilaterales, pero los adultos actuales decididamente tienen un plan de organización corporal radial. [Sección 25.18](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Este capítulo se basa en tu conocimiento de los niveles de organización (1.1), los caracteres adaptativos (17.3) y la exaptación (18.12). En él retomaremos el tema de cómo clasificar los organismos (19.1, 19.6).
- Analizaremos estudios genómicos comparativos (16.5), los genes homeóticos (15.3) y los patrones de desarrollo (19.3). Aprenderás de qué manera las proteínas de membrana (5.2) desempeñaron un papel en la evolución de los animales multicelulares.
- Sería recomendable que consultaras de nuevo la línea de tiempo geológico (17.8), para ubicar los eventos en perspectiva.
- En capítulos anteriores comentamos sobre enfermedades provocadas por bacterias (21.6, 21.8) y por protistas (22.2, 22.6). A continuación aprenderás un poco acerca de los vectores animales. También recordaremos la interacción entre los dinoflagelados (22.5) y los corales.

¿Por qué opción votarías? Los invertebrados marinos son importantes ecológicamente y como fuente de alimento para los humanos. Además, algunos fabrican productos químicos que se emplean como fármacos. La técnica de pesca conocida como arrastre destruye el hábitat de los invertebrados. ¿Sería conveniente prohibirla? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- Todos los animales son heterótrofos multicelulares, y la gran mayoría son invertebrados.
- Conexión con Proporción entre el área y el volumen 4.2.

¿Qué son los animales?

Los **animales** son heterótrofos multicelulares que se desplazan durante una parte o la totalidad de su ciclo de vida. Las células de su cuerpo carecen de pared, y son típicamente diploides. En la tabla 25.1 se presentan los phyla de los animales. En el apéndice I se dan más detalles sobre su taxonomía.

Muchos animales son invertebrados; es decir, carecen de columna vertebral. En este capítulo se describe la diversidad de los invertebrados, en el siguiente se habla de los vertebrados (animales con columna vertebral) y sus parientes invertebrados más cercanos.

Variaciones en el plan de organización corporal de los animales

Organización Todos los animales son multicelulares. Como se ve en la tabla 25.1, los linajes animales más antiguos, como

las esponjas, están organizados a manera de conglomerados de células. Hay diferentes tipos de células que llevan a cabo tareas distintas. Todos los animales presentan una división de trabajo interna de este tipo. Posteriormente, en el ancestro común de la mayoría de los animales, las células se organizaron formando tejidos. Un tejido consta de células de determinado tipo, organizadas en un patrón específico.

La formación de tejido se inicia en el embrión. En un principio, los embriones animales tenían dos capas de tejido: el ectodermo (capa externa) y el endodermo (capa interna). Las medusas y los gusanos planos aún tienen esta organización. Más adelante evolucionó una tercera capa embrionaria, llamada mesodermo, la cual se encuentra entre las capas interna y externa (figura 25.2). La evolución del mesodermo permitió un aumento de complejidad. La mayoría de los grupos animales tiene muchos órganos derivados del mesodermo.

Simetría corporal Los animales más simples desde el punto de vista estructural, como las esponjas, son asimétricos; es decir, resulta imposible dividir su cuerpo en mitades exactamente iguales. Las medusas y sus parientes, las hidras, tienen **simetría radial**, lo cual significa que las partes del cuerpo se repiten en torno a un eje central, como los radios de una rueda (figura 25.3a). La mayoría de los animales presentan **simetría bilateral**: muchas de sus partes están pareadas, una de ellas a cada lado del cuerpo (figura 25.3b). Casi todos los animales bilaterales han experimentado **cefalización**; en otras palabras, sus células nerviosas se han concentrado en el extremo de la cabeza. En algunos linajes esta concentración de células dio lugar a la formación de un cerebro.

Figura 25.2

Formación del embrión animal de tres capas. Casi todos los animales tienen este tipo de embrión.

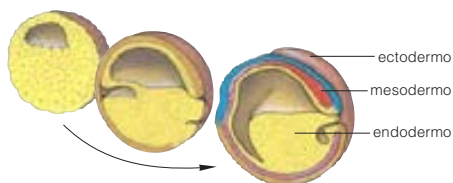


Tabla 25.1 Grupos de animales examinados en los capítulos 25 y 26

Phylum animal	Grupos representativos	Especies vivas	Organización	Simetría corporal	Digestión	Circulación
(placozoa)	Placozoarios (<i>Trichoplax</i>)	1	Células conectadas	Ninguna	Extracelular	Difusión
(porifera)	Esponjas tipo barril, esponjas incrustadas	8,000	Células conectadas	Ninguna	Intracelular	Difusión
(cnidaria)	Anémonas de mar, medusas, corales	11,000	2 capas de tejidos	Radial	Intestino sacular	Difusión
(platyhelminthos)	Planarias, gusanos planos, tremátodos	15,000	2 capas de tejidos, órganos	Bilateral	Intestino sacular	Difusión
(annelida)	Poliquetos, oligoquetos (lombrices de tierra), hirudíneos (sanguijuelas)	15,000	3 capas de tejidos, órganos	Bilateral	Intestino completo	Sistema cerrado
(mollusca)	Caracoles, babosas, almejas, pulpos	110,000	3 capas de tejidos, órganos	Bilateral	Intestino completo	Abierto en la mayoría, cerrado en algunos
(rotifera)	Rotíferos	2,150	3 capas de tejidos, órganos	Bilateral	Intestino completo	Difusión
(tardigrada)	Osos de agua	950	3 capas de tejidos, órganos	Bilateral	Intestino completo	Difusión
(nematoda)	Oxiuros, tenias	20,000	3 capas de tejidos, órganos	Bilateral	Intestino completo	Sistema cerrado
(arthropoda)	Arañas, cangrejos, milpiés, insectos	1,113,000	3 capas de tejidos, órganos	Bilateral	Intestino completo	Sistema abierto
(echinodermata)	Estrellas de mar, erizos de mar	6,000	3 capas de tejidos, órganos	Larvas: bilateral; adultos: radial	Intestino completo	Sistema abierto
(chordata)	Cordados invertebrados	2,100	3 capas de tejidos, órganos	Bilateral	Intestino completo	Sistema cerrado
	Vertebrados (peces, anfibios, reptiles, aves, mamíferos)	4,500	3 capas de tejidos, órganos	Bilateral	Intestino completo	Sistema cerrado

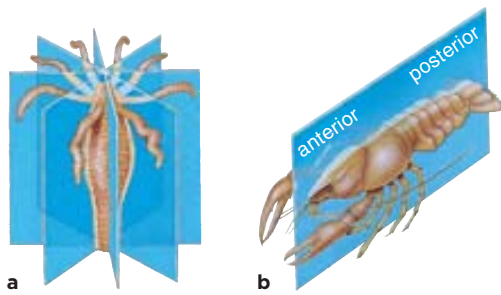


Figura 25.3 (a) Simetría radial del cuerpo de la *Hydra*, un cnidario. (b) Simetría bilateral de una langosta, un artrópodo. El extremo anterior corresponde a la cabeza, y el posterior a la cola.

El intestino y la cavidad corporal Casi todos los animales cuentan con una **cavidad digestiva**: un saco o tubo digestivo que se abre en la superficie del cuerpo.

El intestino sacular es un sistema digestivo incompleto: los alimentos entran y los desechos salen por la misma abertura del cuerpo. El intestino tubular es un sistema digestivo completo, con boca en un extremo y ano en el otro.

El sistema digestivo completo tiene ventajas. Diferentes partes del tubo pueden especializarse en captar alimentos, digerirlos, absorber los nutrientes o compactar los desechos. A diferencia del intestino sacular, el intestino completo es capaz de efectuar todas estas tareas simultáneamente.

En los gusanos planos el intestino está encerrado por una masa de tejidos y órganos más o menos sólida (figura 25.4a). Sin embargo, en la mayoría de los animales está rodeado por una cavidad llena de líquido (figura 25.4b,c). Cuando esta cavidad tiene un recubrimiento de tejido derivado del mesodermo, se le denomina **celoma** (figura 25.4c); si el tejido mesodérmico forma una recubierta incompleta se le llama **pseudoceloma**, término que significa falso celoma.

Los celomas o pseudocelomas llenos de líquido proporcionan tres ventajas. En primer lugar, los materiales pueden difundirse a través del líquido hasta las células del cuerpo; en segundo, los músculos pueden redistribuir el líquido, alterando la forma del cuerpo y contribuyendo a su locomoción. Por último, al no estar embebidos en una masa de tejidos, los órganos pueden crecer más y moverse con mayor libertad.

Los dos linajes principales de animales bilaterales difieren en la formación de su sistema digestivo y su celoma. En los **protostomados** la primera abertura que aparece en el embrión se transforma en la boca, y la segunda en el ano. En los **deuterostomados** la primera abertura da lugar al ano, y la segunda a la boca.

Circulación En los animales pequeños, los gases y nutrientes pueden difundirse por el cuerpo. Sin embargo, la difusión simple no puede desplazar las sustancias con suficiente rapidez como para mantener vivo a un animal de gran tamaño (sección 4.2). En casi todos los animales el sistema circulatorio acelera la distribución de materiales. En un sistema circulatorio cerrado, uno o varios corazones impulsan la sangre a través de un sistema continuo de vasos. Los materiales se difunden saliendo de los vasos y penetrando en las células. En un sistema circulatorio abierto, la sangre sale de los vasos e intercambia materiales

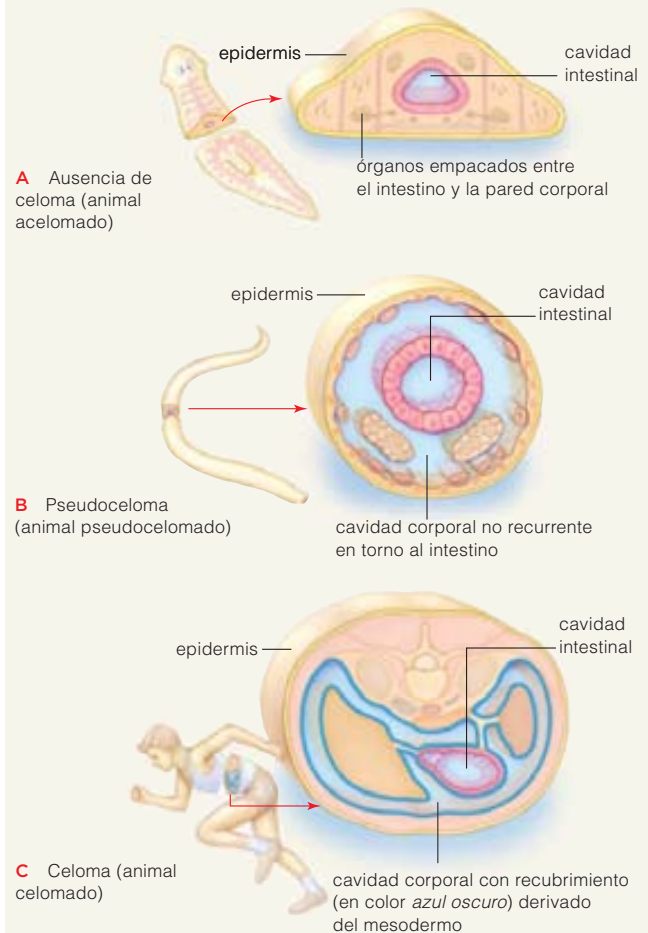


Figura 25.4 Animada (a) Los gusanos planos son acelomados: carecen de cavidad corporal. (b) Los gusanos redondos tienen una cavidad parcialmente recubierta (un pseudoceloma). (c) Todos los vertebrados son celomados. El peritoneo, tejido derivado del mesodermo (aquí en color azul oscuro), recubre el celoma de los vertebrados.

directamente con los tejidos antes de regresar al corazón. Los sistemas cerrados permiten un flujo sanguíneo más rápido que los sistemas abiertos.

Segmentación Muchos animales bilaterales están segmentados; es decir, presentan unidades similares repetidas a lo largo de su cuerpo. Como verás, la repetición abrió el camino a la especialización. Cuando muchos segmentos realizan una misma tarea, algunos pueden modificarse para llevar a cabo nuevas funciones.

Para repasar en casa

¿Qué rasgos caracterizan a los animales?

■ Los animales son heterótrofos multicelulares que generalmente ingieren alimentos. Sus células corporales diploides sin paredes suelen estar organizadas a manera de tejidos, aunque los planes de organización corporal varían.

■ Los fósiles y la comparación entre genes de especies modernas permiten comprender cómo surgieron y se diversificaron los animales.

■ Conexiones con Proteínas de membrana 5.2, Genes homeóticos 15.3, Especiación 18.10, Exaptación 18.12, Clasificación 19.1, 19.6.

Evolución multicelular

De acuerdo con la teoría colonial sobre el origen de los animales, los primeros habrían evolucionado a partir de un protista colonial. ¿Qué apariencia tenía? Los **coanoflagelados**, protistas modernos más estrechamente relacionados con los animales, nos dan algunos indicios. Su nombre significa “flagelado con collar”. Cada célula coanoflagelada tiene un collar de microvellosidades en torno a un flagelo (figura 25.5a). El movimiento del flagelo dirige el agua cargada de nutrientes a través de las microvellosidades, las cuales filtran los alimentos. Como veremos, las esponjas se alimentan también de este modo.

Algunos coanoflagelados viven como células únicas, mientras que otros forman colonias (figura 25.5b). Una colonia es un grupo de células que llevan a cabo las mismas funciones, por lo que cada una de ellas puede sobrevivir independientemente si se separa. En contraste, los organismos multicelulares tienen un cuerpo constituido por varios tipos de células que llevan a cabo diferentes tareas y están ordenadas en un patrón específico. Estas células deben interactuar para sobrevivir, y sólo algunas producen gametos.

Los estudios de coanoflagelados han demostrado que algunas proteínas asociadas con la multicelularidad tienen raíces evolutivas profundas. Estos protistas tienen proteínas semejantes a las involucradas en la adhesión o en la señalización intracelular en los animales. ¿Qué papel desempeñan en los protistas unicelulares? Las proteínas de adhesión pueden ayudar a las células a pegarse entre sí durante la reproducción sexual; aquellas que se emplean en las vías de señalización en los animales pueden ayudar a los protistas a detectar moléculas asociadas con alimentos o con patógenos. Como explicamos en la sección 18.12, los caracteres que evolucionan como adaptaciones en cierto contexto, a menudo cambian y con el tiempo se adaptan a un contexto ligeramente distinto o totalmente diferente en el grupo de descendientes.

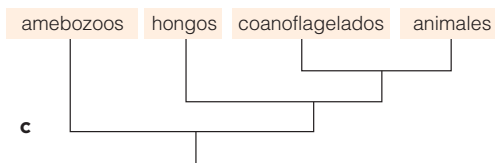
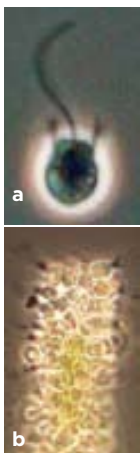


Figura 25.5 (a) Coanoflagelado independiente. Un collar de microvellosidades rodea su flagelo. (b) Colonia de coanoflagelados. Algunos investigadores la consideran modelo del origen de los animales. (c) Relaciones entre animales, coanoflagelados y grupos relacionados. Tanto los amebozoos como los coanoflagelados son protistas.

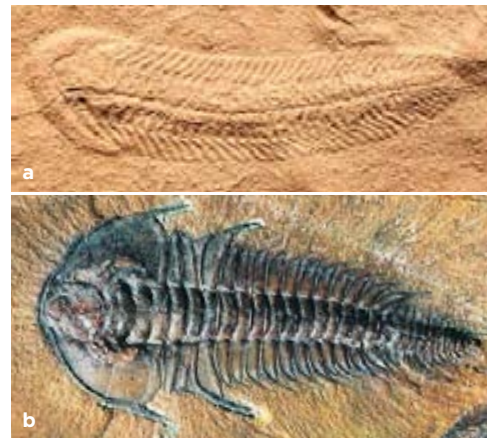


Figura 25.6 Animales fosilizados. (a) *Spriggina*, un Ediacarano que vivió hace más o menos 570 millones de años. Medía alrededor de 3 cm de largo. Según una hipótesis, es un ancestro de cuerpo blando de artrópodos como los trilobitos (b) surgidos durante el Cámbrico.

La gran radiación adaptativa

No sabemos con exactitud cuándo evolucionaron los primeros animales. Sin duda eran pequeños y de cuerpo blando y, por lo tanto, con poca probabilidad de dejar fósiles conspicuos. Sabemos que hace más o menos 570 millones de años un conjunto de organismos multicelulares diversos, incluyendo algunos de los primeros animales, vivían en los mares. Tales animales reciben el nombre de ediacaranos porque sus fósiles fueron descubiertos por primera vez en las colinas Ediacara, de Australia. Incluyen especies multicelulares que abarcan desde diminutos conglomerados hasta formas similares a frondas de más de un metro de alto. La mayoría de los linajes de ediacaranos carece de descendientes vivos. Sin embargo, los primeros representantes de algunos grupos animales modernos quizá hayan formado parte de ellos (figura 25.6).

Los animales experimentaron una drástica radiación adaptativa durante el Cámbrico (hace entre 542 y 488 millones de años). A finales de este periodo, todos los principales linajes de animales ya estaban presentes en los mares. ¿Qué ocasionó esta explosión de diversidad en el Cámbrico? El aumento de los niveles de oxígeno y los cambios en el clima global probablemente contribuyeron a ella. Además, los supercontinentes comenzaron a desintegrarse. El desplazamiento de las masas terrestres aisló a las poblaciones, aumentando así la oportunidad de especiación alopátrica (sección 18.10). Los factores biológicos también alentaron la especiación. Una vez que surgieron los primeros depredadores, sin duda se vieron favorecidas las mutaciones que produjeron partes protectoras duras. La evolución de nuevos genes que regulaban los planes de organización corporal probablemente aceleró las cosas (sección 15.3). Las mutaciones en estos genes permitieron que se produjeran cambios adaptativos en la forma del cuerpo, en respuesta a la depredación o a la modificación de las condiciones del hábitat.

Relaciones y clasificación

Los animales han sido clasificados tradicionalmente de acuerdo con su morfología (forma del cuerpo) y con sus patrones de desarrollo. Más recientemente se han empleado comparaciones de secuencias genéticas para investigar sus relaciones. Los resultados de ambos métodos suelen diferir. En la figura 25.7 se comparan los planes de clasificación tradicional y moderno con base en comparaciones genéticas. En ambos, los animales son colocados en una serie de grupos anidados, representados aquí por recuadros de distinto color. Sin embargo, los animales con embrión de tres capas (recuadros rosados) se subdividen de manera distinta según cada plan de clasificación.

El plan de clasificación tradicional (figura 25.7a) hace gran hincapié en la presencia de cavidad corporal y en las características de la misma. Los animales con embrión de tres capas se clasifican en tres grupos: los animales acelomados carecen de cavidad corporal; los celomados tienen cavidad totalmente recubierta de tejido derivado del mesodermo; los pseudocelomados tienen cavidad corporal parcialmente recubierta con tejido mesodérmico. En este plan los gusanos redondos y los rotíferos están agrupados juntos, porque ambos tienen un pseudoceloma. Los celomados se dividen además en protostomados y deuterostomados, según las características de su desarrollo.

El plan más moderno (figura 25.7b) ubica todos los animales con embrión de tres capas en el grupo de los protostomados o en el grupo de los deuterostomados. Dentro de los primeros hay dos linajes. Los ecdisozoa incluyen animales que **mudan** o cambian periódicamente la cobertura de su cuerpo al crecer. Los lofotrocozoos no mudan, y tienen caracteres distintivos. Este nuevo plan coloca a los gusanos redondos y los rotíferos, ambos pseudocelomados, en linajes distintos.

¿Cuál plan es más correcto? Los críticos del plan moderno argumentan que es poco probable que el celoma haya evolucionado independientemente en los dos linajes. Sin embargo, un ancestro común de todos los animales con embrión de tres capas podría haber tenido celoma. Según este escenario, los gusanos planos perdieron el celoma y los gusanos redondos y los rotíferos modificaron el suyo. Los caracteres a menudo se modifican o pierden con el transcurso del tiempo. Organizaremos el capítulo en torno a las relaciones que se muestran en la figura 25.7b entendiendo que, sin duda, la nueva información podría modificar estas clasificaciones.

Para repasar en casa

¿Qué se sabe acerca del origen de los animales y su diversificación?

■ Los animales probablemente evolucionaron a partir de un protista o coanoflagelado. La mayoría de los grupos modernos surgieron a partir de una radiación adaptativa durante el Cámbrico. Continuaremos investigando cómo se relacionan los grupos.

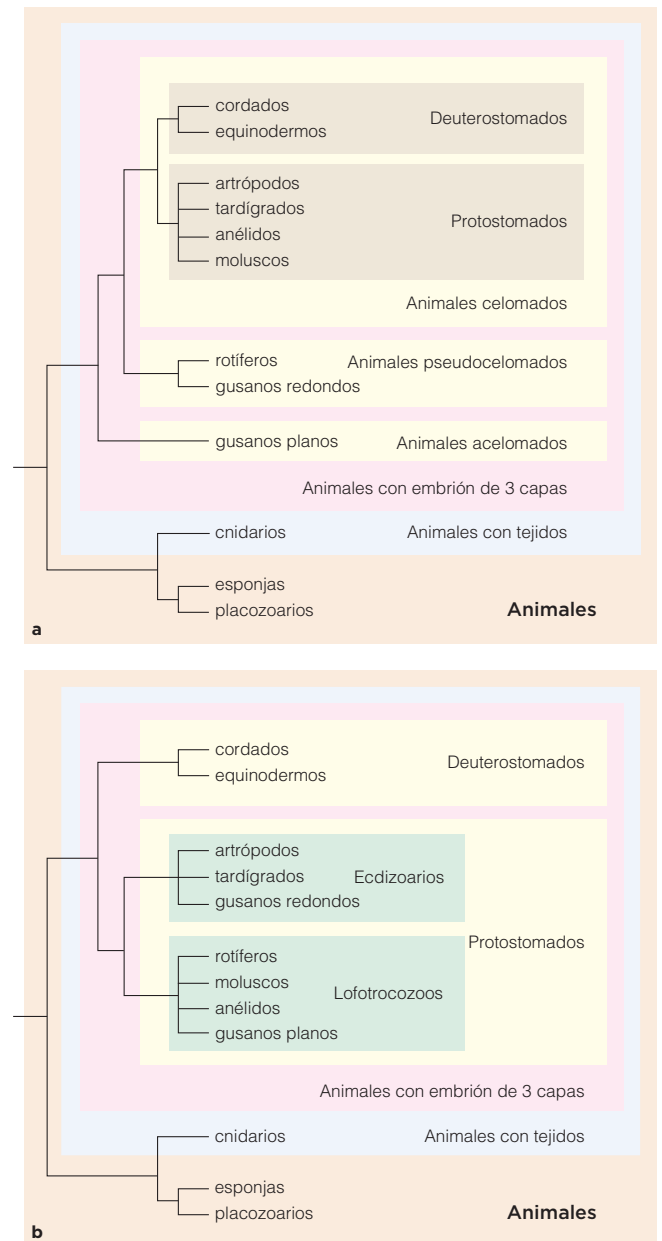


Figura 25.7 Árboles evolutivos propuestos para los animales. Los recuadros de color indican subgrupos. **(a)** Clasificación tradicional, basada principalmente en la morfología. **(b)** Un árbol propuesto más recientemente, con base en comparaciones genéticas y de proteínas. Ambos árboles difieren en la manera en que dividen a los animales con embrión de tres capas. A medida que se complete la secuencia de más genomas, los científicos lograrán diferenciar mejor las relaciones duraderas. **Investiga:** ¿Qué grupo de animales acelomados se consideran protostomados en el nuevo plan de clasificación (b)?

Respuesta: los gusanos planos

25.3 El animal vivo más simple

■ Los placozoarios, los animales más simples que se conocen, carecen de simetría corporal y de tejidos, y sólo tienen cuatro tipos de células distintos.

■ Conexión con Genes homeóticos 15.3.

El *Trichoplax adhaerens*, un animal marino asimétrico, de aproximadamente 2 milímetros de diámetro y 2 micrómetros de grueso, es el único **placozoario** conocido (figura 25.8). *Tricho* significa velludo, *plax* placa y *adhaerens* pegajoso. Para abreviar, el animal se asemeja a una placa velluda y pegajosa.

El *T. adhaerens* vive en las aguas costeras de los mares tropicales, donde se alimenta de bacterias y algas unicelulares. Sus cuatro tipos de células forman dos capas. Una superficie ciliada le permite deslizarse de un sitio a otro. Cuando *T. adhaerens* encuentra alimento, las células de las glándulas de su capa inferior secretan enzimas y absorben el producto de la descomposición. Además, las células también engullen pedazos de alimento por fagocitosis.

Las comparaciones de secuencia genética indican que el *T. adhaerens* es el pariente animal más cercano de los coanoflagelados. Su genoma es el más pequeño de todos los animales conocidos. En conjunto, esta información sugiere que los placozoarios representan una de las primeras ramificaciones del árbol filogenético de los animales.

La historia evolutiva del *T. adhaerens* y su pequeño genoma lo hacen un organismo ideal para la investigación. Se reproduce asexualmente y puede cultivarse en el laboratorio. El estudio del *T. adhaerens* puede revelar la historia de los genes humanos. Como se explica en la introducción del capítulo, un gen que evoluciona dentro de cierto contexto a menudo experimenta mutación y realiza funciones distintas o adicionales en los linajes descendientes.

Los científicos han descubierto que, aunque el *T. adhaerens* carece de células nerviosas, tiene genes como los que codifican moléculas señalizadoras en los nervios humanos. También cuenta con un gen similar a los genes homeóticos que regulan el desarrollo en animales más complejos (sección 15.3). Los investigadores a menudo descubren que los genes que actualmente participan en estructuras complejas tenían otras funciones en los animales más simples que evolucionaron con anterioridad.

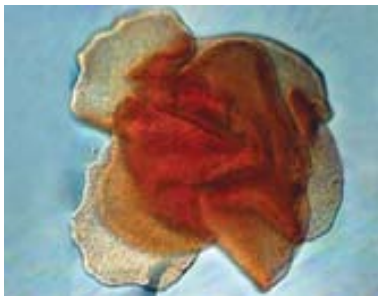


Figura 25.8 *Trichoplax adhaerens*, la única especie conocida de placozoario. Este espécimen se hizo crecer en el laboratorio de la Universidad de Yale. Su color rojo proviene de las células de algas rojas de las que se alimentó.

25.4 Las esponjas

■ Las esponjas son simples, pero han logrado sobrevivir en los mares desde el Precámbrico.

■ Conexiones con Flagelos 4.13, Fagocitosis 5.5.

Características y ecología

Las **esponjas** (del phylum Porifera) son animales acuáticos que carecen de simetría, tejidos y órganos. Tienen similitud con las colonias de coanoflagelados, pero presentan más tipos de células y mayor división del trabajo. Casi todas las esponjas viven en mares tropicales, pero hay algunas especies en mares del Ártico e incluso en agua dulce. Las esponjas se adhieren al suelo marítimo y a otras superficies. Algunas son lo bastante grandes como para sentarse sobre ellas, mientras que otras podrían sostenerse en la yema del dedo. Sus formas van desde muy ramificadas hasta planas, lobuladas, compactas o tubulares (figura 25.9).

El nombre del phylum Porifera significa que sus integrantes tienen poros; la esponja típica tiene muchos poros y una o más aberturas de mayor tamaño. Células aplanadas, no flageladas, recubren la superficie externa de la esponja, y un collar de células flageladas la interna. Hay una matriz tipo jalea entre las capas de células (figura 25.10).

La mayoría de las esponjas se alimenta filtrando bacterias del agua. Como en los coanoflagelados, el movimiento del flagelo impulsa el desplazamiento de agua cargada de nutrientes. El agua penetra en la esponja a través de los diversos poros que hay en su pared corporal, y sale por una o más aberturas de mayor tamaño. Al pasar el agua junto a las células del collar que está en la superficie interna de la esponja, sus vellosidades atrapan los alimentos y los engullen por fagocitosis (sección 5.5). La digestión es intracelular. Células similares a amibas se desplazan por la matriz. Reciben vesículas llenas de alimento de las células del collar y luego distribuyen alimento a otras células de todo el cuerpo.

Las esponjas no pueden escapar de los depredadores, pero tienen otras defensas. En muchas especies, las células del interior de la matriz secretan proteínas fibrosas o espinas vidriosas llamadas espículas (figura 25.9b). Este material áspero o vidrioso hace de las esponjas un alimento difícil de digerir para los depredadores. Además, algunas secretan baba o productos químicos que repelen a los depredadores. Por otro lado, estos productos les ayudan a defender el espacio donde viven frente a sus competidores.

Las esponjas por sí mismas pueden servir como hábitat para gusanos marinos, artrópodos, equinodermos y otros invertebrados. Algunas esponjas reciben azúcares de algas unicelulares o bacterias fotosintéticas que viven en sus tejidos. Las células bacterianas llegan a constituir hasta 40% de la masa corporal de las esponjas de este tipo.

Las esponjas han sido empleadas por los humanos desde la antigüedad. En la actualidad, su cosecha anual produce ganancias aproximadas de 40 millones de dólares. Las enfermedades y el exceso de explotación han provocado la reducción poblacional de las especies más deseadas; por ejemplo, hoy en día las esponjas para baño se cultivan en granjas submarinas.



Figura 25.9 (a) Esponja con forma de vaso. (b) Estructura de la canasta de Venus (*Euplectella*). En esta esponja marina las espigas de sílice fusionadas conforman una red rígida. Hay una capa delgada de células planas sobre la superficie externa. Un macizo de espículas ancla la esponja a la superficie. (c) Esponja tipo canasta, liberando una nube de espermatozoides. (d) Esponja incrustada que crece en la repisa de un mar templado.

Reproducción y dispersión de las esponjas

Las esponjas típicas son **hermafroditas**, lo cual significa que producen tanto óvulos como espermatozoides. La esponja libera sus espermatozoides en el agua, pero retiene sus óvulos (figura 25.9c). Después de ocurrida la fecundación, se forma un cigoto que da lugar a larvas ciliadas. La **larva** es una etapa sexualmente inmadura que vive en libertad en el ciclo de vida del animal. Las larvas de la esponja salen del cuerpo de la madre, nadan en torno a él brevemente, y después se depositan y se desarrollan como adultos.

Muchas esponjas también se reproducen asexualmente. Los nuevos individuos brotan de los ya existentes, o bien, los fragmentos que se desprenden dan lugar a nuevas esponjas.

Algunas esponjas de agua dulce pueden sobrevivir en condiciones desfavorables produciendo gémulas, diminutos grupos de células con cubierta endurecida. Las gémulas sobreviven a la congelación, al calor extremo y a la sequía. Cuando las condiciones mejoran, crecen para formar una nueva esponja.

Autorreconocimiento de las esponjas

Las esponjas muestran adherencia celular y autorreconocimiento. En algunas especies, las células individuales se reúnen para formar una esponja después de que ésta se rompe. Las células separadas no se encadenan al azar. Si se mezclan células de diferentes esponjas, éstas se clasifican separándose. En animales más complejos, dicha capacidad de autorreconocimiento sirve como fundamento para la respuesta inmune a los patógenos.

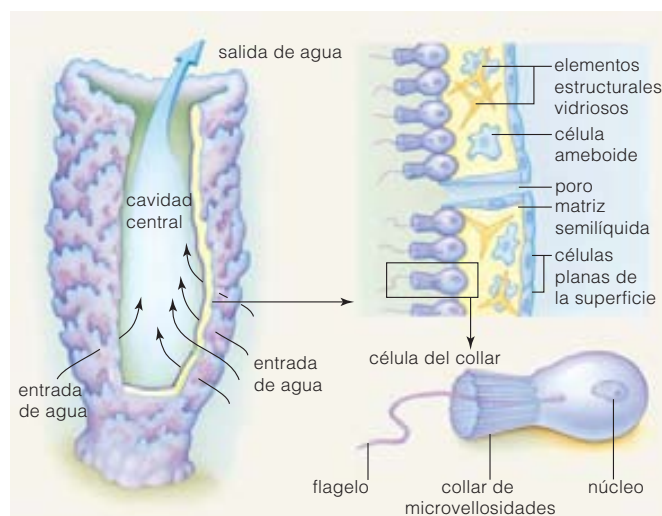


Figura 25.10 Animada Plan de organización corporal de una esponja simple. Células planas cubren la superficie externa y recubren los poros. Células flageladas en el collar recubren los canales internos y las cámaras. Las microvellosidades de estas células actúan como un tamiz, filtrando alimentos del agua. Las células ameboides de la matriz distribuyen nutrientes y secretan elementos estructurales.

Para repasar en casa

¿Qué son las esponjas?

■ Las esponjas son animales típicamente marinos que carecen de simetría corporal y de tejidos. Las larvas nadan brevemente, pero los adultos permanecen en un solo sitio. Absorben agua a través de su cuerpo y filtran los alimentos que hay en ella. Las toxinas y el material fibroso o puntiagudo que hay en su cuerpo alejan a los depredadores.

25.5 Cnidarios: tejidos verdaderos

- Los cnidarios son animales radiales con dos capas de tejidos. Tienen una larga historia; sus fósiles datan del Precámbrico.
- Conexión con Dinoflagelados 22.5.

Características generales

Los **cnidarios** (del phylum Cnidaria) incluyen 10,000 especies de animales con simetría radial, como corales, anémonas marinas y medusas. Casi todos viven en el mar. Su morfología corporal muestra dos variantes: medusa y pólipo (figura 25.11a,b). En ambas hay una boca rodeada de tentáculos que se abre hacia una cavidad sacular gastrovascular que participa en la digestión y el intercambio de gases.

Las medusas tienen forma de campana o sombrilla con boca en la superficie inferior. Casi todas ellas nadan o flotan en el agua. Por su parte, los pólipos, como las anémonas marinas, son tubulares y uno de sus extremos suele estar adherido a alguna superficie.

Las medusas y los pólipos constan de dos tejidos. La epidermis externa se desarrolla a partir del ectodermo, y la gastrodermis interna a partir del endodermo. La mesoglea, una matriz acelular secretada y con apariencia de jalea, llena el espacio entre las dos capas de tejido. Las medusas tienden a presentar mucha mesoglea y los pólipos suelen tener menos.

El nombre cnidario deriva de la palabra griega *cnidos*, que quiere decir ortiga, un tipo de planta con espinas. Los tentáculos de los cnidarios tienen células con aguijón y organelos singulares llamados **cnidoblastos**, los cuales ayudan a la defensa y captura de presas (figura 25.12). De manera similar a los muñecos con resorte que saltan de una caja, el cnidoblasto tiene un filamento debajo de una tapa con bisagra. Cuando algo frota contra el cnidoblasto, la tapa se abre y el filamento del interior se enreda en la presa o le clava una barba (especie de aguijón). Los desafortunados nadadores que se acercan a las medusas y desencadenan esta respuesta reciben piquetes dolorosos y en ocasiones mortales. Muchas veces los tentáculos que recubren el cnidoblasto atrapan diminutos invertebrados o peces. El alimento es absorbido por la boca hacia la cavidad gastrovascular. Las células de las glándulas de la gastrodermis secretan enzimas que digieren la presa.

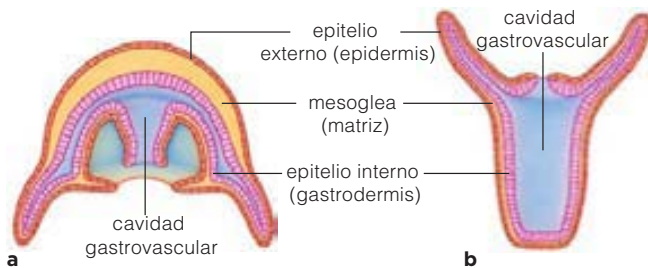


Figura 25.11 Animada Los dos planes de organización corporal de los cnidarios: (a) medusa y (b) pólipo (cortes transversales). Ambos son saculares, con dos delgadas capas de tejido, la epidermis externa y la gastrodermis interna. La mesoglea, una especie de jalea, se encuentra entre ambas.

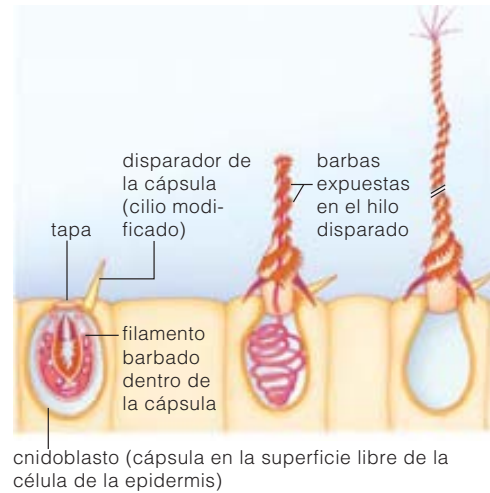


Figura 25.12 Animada Ejemplo de acción del cnidoblasto. La estimulación mecánica provoca que el filamento enroscado en el interior de la cápsula salga al exterior y penetre en la presa.

Hay células nerviosas interconectadas a través de los tejidos, formando una **red nerviosa**, o sistema nervioso simple. Las partes del cuerpo se desplazan cuando las células nerviosas envían señales a las células contráctiles. Estas contracciones redistribuyen la mesoglea, del mismo modo que un globo lleno de agua cambia de forma al apretarlo. La cavidad llena de líquido o masa celular sobre la cual ejercen fuerza las células contráctiles se llama **esqueleto hidrostático**.

Diversidad y ciclos de vida

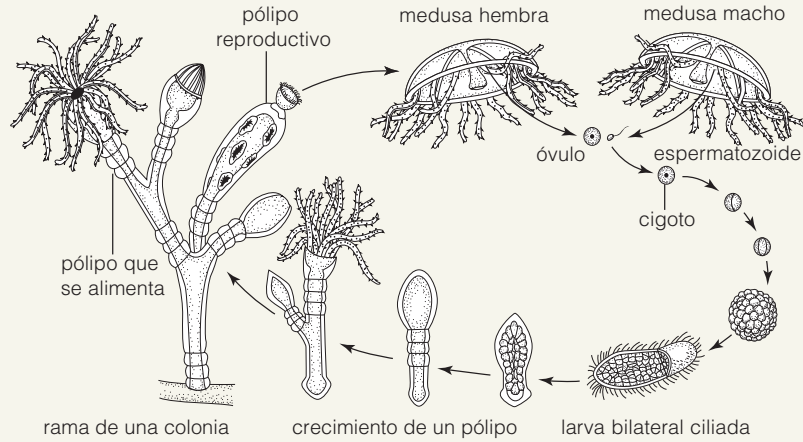
Los cnidarios se dividen en cuatro clases: Hidrozoa, Anthozoa, Cubozoa y Sciphozoa. La *Obelia* es un pequeño hidrozoario marino cuyo ciclo de vida incluye pólipo, medusa y fases larvarias (figura 25.13). La larva del cnidario, llamada plánula, es ciliada y bilateral. Da lugar a un pólipo que se reproduce asexualmente por brotes. Las medusas productoras de gametos se desarrollan en las puntas de pólipos especializados. Cada medusa mide menos de un centímetro de diámetro.

La *Hydra*, otro hidrozoario, vive en agua dulce. El pólipo depredador mide hasta 20 milímetros ($\frac{3}{4}$ de pulgada) de alto (figura 25.14a,b). No cuenta con fase de medusa, y su reproducción suele ocurrir asexualmente a través de brotes.

Los antozoarios, como los corales y las anémonas marinas, tampoco presentan fase de medusa (figura 25.14c,d). Los gametos se forman sobre pólipos. Los arrecifes de coral son colonias de pólipos que se encierran dentro de un esqueleto conformado a partir de la secreción de carbonato de calcio. Los dinoflagelados fotosintéticos (sección 22.5) viven dentro de los tejidos del pólipo en una relación mutualista. Los protistas obtienen cobijo y dióxido de carbono del coral, que a su vez recibe azúcares y oxígeno a cambio. Cuando un coral constructor de arrecifes pierde sus simbioses protistas, se

D Las medusas se forman en las puntas de pólipos especializados y luego son liberadas.

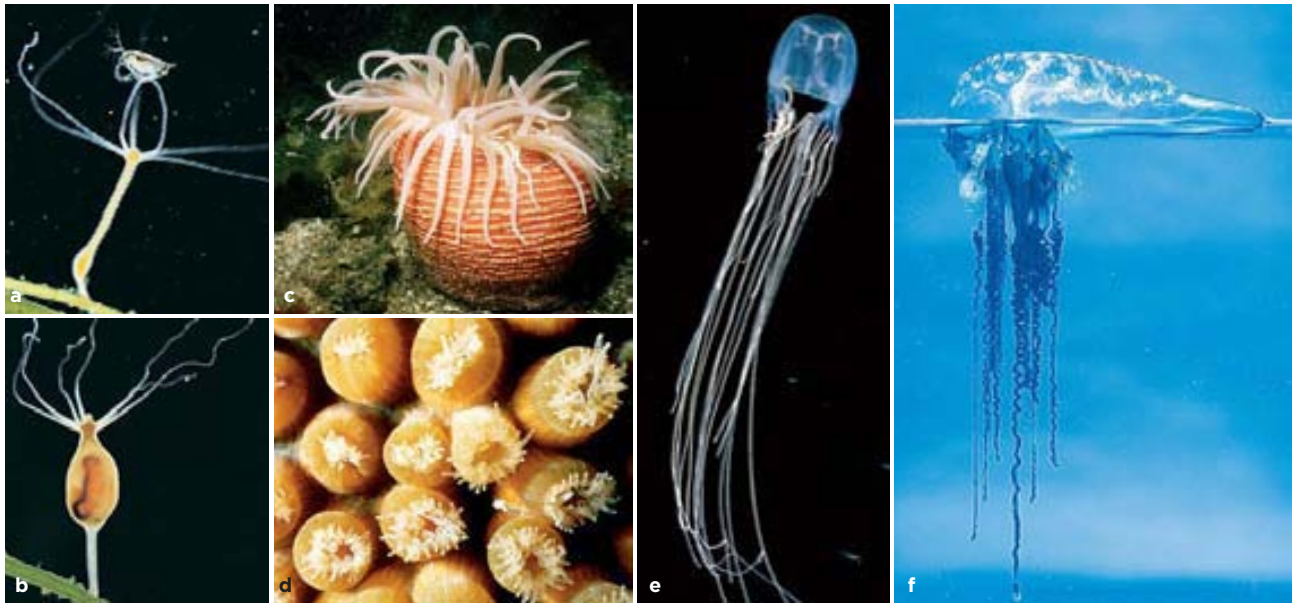
C La larva se desarrolla en un pólipo que se reproduce asexualmente por brotes, formando una colonia.



A Las medusas son la fase sexual de esta especie. Son diploides y forman huevos y espermatozoides por meiosis.

B La fertilización produce un cigoto que da lugar a larvas ciliadas bilaterales, llamadas plánulas.

Figura 25.13 Animada Ciclo de vida de la *Obelia*, un hidrozooario.



produce el evento llamado “blanqueamiento de coral”, que puede terminar con su muerte.

Las medusas tipo caja, bien conocidas por sus piquetes potencialmente mortales, son cubozoarios (figura 25.14e). Tienen ojos sorprendentemente complejos en torno al borde de su campana. El pólipo es diminuto y da lugar a una sola medusa, en vez de producir y liberar varias de ellas.

A los escifozoarios se les llama en ocasiones “medusas verdaderas”. Incluyen a la mayoría de las especies que comúnmente llegan a las playas. Algunos escifozoarios son cosechados y secados para utilizarse como alimento, en particular en Asia. La variedad conocida como carabela de guerra portuguesa o agua mala (*Physalia*) es un tipo colonial. Debajo de su flotador se encuentran muchos pólipos y medusas especializadas (figura 25.14f). Los tentáculos de los pólipos pueden extenderse varios metros.

Figura 25.14 Diversidad de los cnidarios. (a,b) Uno de los pocos cnidarios de agua dulce, un hidroide (*Hidra*), capturando una pulga de agua y digiriéndola. (c) Anémona marina, y (d) pólipos en un coral constructor de arrecifes; ambos son antozoarios. (e) La medusa tipo caja, *Chironex*, es un cubozoario que fabrica una toxina capaz de matar a las personas. (f) La llamada agua mala o carabela portuguesa (*Physalia*) es una colonia de escifozoarios. El flotador lleno de aire (de color azul púrpuro) es un pólipo modificado que mantiene la colonia en la superficie del agua.

Para repasar en casa

¿Qué son los cnidarios?

■ Los cnidarios son animales radiales, como las medusas, los corales y las anémonas marinas, y cuentan con organelos únicos llamados cnidoblastos. Sus dos morfologías corporales más comunes son la medusa y el pólipo. Una red nerviosa y el esqueleto hidrostático les permiten desplazarse.

■ Los gusanos planos tienen un embrión de tres capas, el cual se desarrolla para dar lugar a un adulto con muchos sistemas de órganos, pero sin celoma.

■ Conexión con Niveles de organización 1.1.

Los órganos son unidades estructurales de dos o más tejidos que se desarrollan en patrones predecibles e interactúan en una o más tareas. Cada sistema de órganos consta de dos o más órganos que interactúan químicamente, físicamente o de ambas maneras al efectuar tareas especializadas.

Los **gusanos planos** (del phylum Platyhelminthes) forman un embrión de tres capas y tienen sistemas de órganos. El nombre del phylum proviene de los términos griegos *platy*, que significa plano y *helminth*, gusano. Los turbelarios, los tremátodos y las tenias (céstodos) son los tipos principales. La mayoría de los turbelarios son marinos, pero algunos viven en agua dulce, y unos pocos en ambiente terrestre con humedad. Los tremátodos y las tenias son parásitos de los animales.

Los gusanos planos son bilaterales y cefalizados. Aunque carecen de celoma, tienen genes semejantes a los que regulan el desarrollo del celoma en otros animales. Los gusanos planos cuentan con segmentos distintivos; aunque los turbelarios no tienen segmentos externos, poseen órganos repetitivos internos. Según una hipótesis, el ancestro de todos los gusanos planos era segmentado y celomado, caracteres que se perdieron al evolucionar los linajes.

Estructura de los gusanos planos independientes

Las planarias son turbelarios independientes que se arrastran en los estanques y arroyos. Los cilios que tienen en la superficie de su cuerpo les suministran fuerza de propulsión. Un tubo muscular, llamado **faringe**, conecta la boca

con el intestino y sirve para succionar alimentos y expulsar desechos; por lo tanto, el sistema digestivo de las planarias es incompleto (figura 25.15a).

Un par de **cordones nerviosos**, cada uno de los cuales representa una línea de comunicación, corren a lo largo del cuerpo (figura 25.15b). Los **ganglios**, grupos de cuerpos de células nerviosas, sirven como cerebro simple. La cabeza tiene también receptores químicos y manchas oculares que detectan la luz.

Las planarias son hermafroditas, es decir, tienen órganos sexuales masculinos y femeninos (figura 25.15c). Algunas especies también se reproducen asexualmente. El cuerpo se divide en dos cerca de la parte media, y después cada fragmento vuelve a crecer hasta completar la parte faltante.

Un sistema de tubos regula los niveles de agua y los solutos. Las células en forma de flama parecen “parpadear” a medida que los cilios impulsan el exceso de agua hacia el interior de estos tubos, que se abren a la superficie del cuerpo en un poro (figura 25.15d).

Tremátodos y tenias: los parásitos

Los tremátodos y tenias son parásitos de muchos animales. En etapas inmaduras suelen pasar tiempo en uno o más huéspedes intermedios, y a continuación se reproducen en el huésped definitivo. Por ejemplo, en la figura 25.16 se muestra el ciclo de vida de un tremátodo sanguíneo (*Schistosoma*). Los caracoles acuáticos le sirven como huéspedes intermedios, pero su reproducción sólo puede efectuarse en un mamífero como el humano.

Es probable que los ancestros de las tenias hayan tenido intestino y boca. Pero dentro del intestino de los vertebrados, un hábitat rico en alimento predigerido, estas características resultaron innecesarias, de manera que fueron perdién-

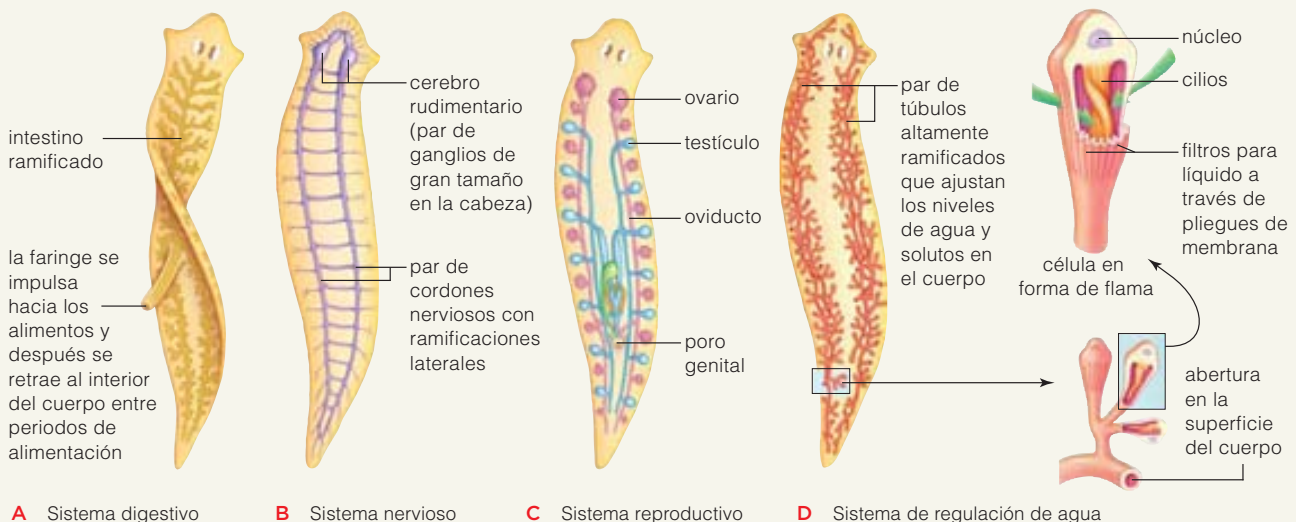


Figura 25.15 Animada Sistemas de órganos de una planaria, uno de los gusanos planos. La repetición de órganos a lo largo del cuerpo sugiere que su ancestro era segmentado.

dose en el transcurso de muchas generaciones. Las especies modernas se anclan sobre la pared intestinal mediante un escólex, estructura con ganchos o piezas de succión en el extremo de la cabeza. Los nutrientes llegan a las células difundándose a través de la pared del cuerpo de la tenia.

El cuerpo de la tenia consta de **proglótidos**, y crece a medida que estas unidades repetitivas del cuerpo se forman y brotan de la región localizada detrás del escólex. La tenia puede fertilizarse a sí misma, porque cada uno de sus proglótidos es hermafrodita: el espermatozoide de uno puede fertilizar los huevos de otro. Los proglótidos más antiguos (aquellos que se encuentran más lejos del escólex) contienen huevos fertilizados. Estos proglótidos se desprenden y salen del cuerpo humano en las heces. Los huevos fertilizados pueden sobrevivir varios meses por sí solos, antes de llegar al huésped intermedio.

Algunas tenias parasitan a los humanos. Las larvas entran al cuerpo cuando la persona consume carnes o pescados mal cocidos que contienen la larva. Por ejemplo, en la figura 25.17 se muestra el ciclo de vida de la tenia del ganado vacuno.

Para repasar en casa

¿Qué son los gusanos planos?

■ Los gusanos planos se desarrollan a partir de un embrión de tres capas, son bilaterales y tienen órganos. Algunos viven de manera independiente y otros son parásitos.



Figura 25.16 Ciclo de vida del *Schistosoma japonicum*, un gusano plano que se encuentra principalmente en China, Indonesia y las Filipinas. Este trematodo sanguíneo parasita a los humanos. Los primeros síntomas de la enfermedad resultante (esquistosomiasis) no son evidentes. Posteriormente, los efectos secundarios de respuesta inmune a los huevos del trematodo dañan los órganos internos. Se calcula que más o menos 200 millones de personas están infectadas actualmente por algún tipo de esquistosoma en el mundo.

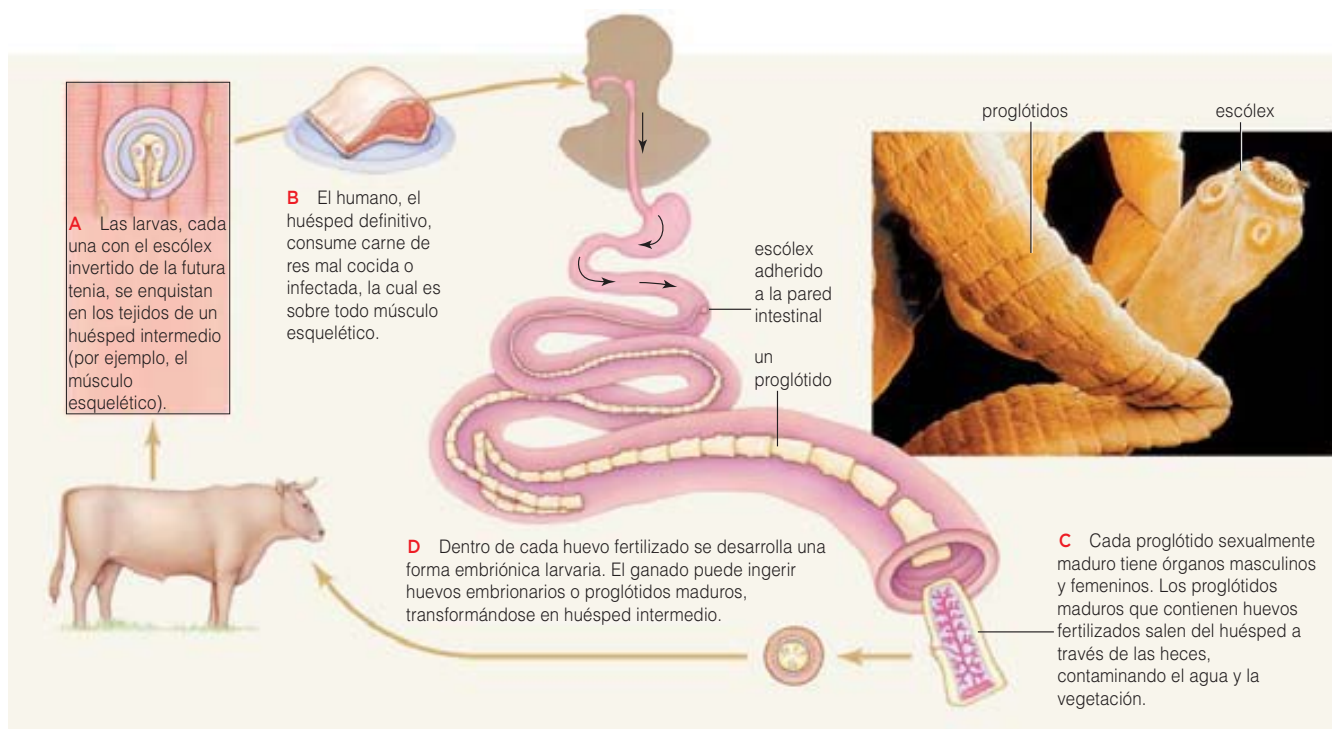


Figura 25.17 Animada Ciclo de vida de una tenia del ganado (*Taenia saginata*). Los gusanos adultos pueden medir hasta 7 metros (22 pies) de largo. En la fotografía se muestra la tenia del puerco, la *T. solium*.

25.7 Los anélidos: gusanos segmentados

- El cuerpo del anélido es celomado y segmentado; consta de muchas unidades repetitivas.
- Conexión con Presión de Líquidos 5.6.

Los **anélidos** (del phylum Anélidos) son gusanos bilaterales con un celoma y un cuerpo segmentado por dentro y por fuera. De las aproximadamente 12,000 especies clasificadas, la mayoría son gusanos marinos llamados poliquetos. Los otros dos grupos son oligoquetos (incluyendo la lombriz de tierra) y sanguijuelas. Con excepción de estas últimas, casi todos los segmentos presentan quetas, o cerdas reforzadas de quitina (de ahí el nombre de poliquetos y oligoquetos: *poly* = muchos, *oligo* = pocos).

Los poliquetos marinos

Los poliquetos más conocidos son las lombrices de arena, o *Nereis* (figura 25.18a). A menudo se venden como carnada para pesca en agua salada. Estos depredadores activos tienen quijadas reforzadas de quitina, que emplean para capturar a otros invertebrados de cuerpo blando. Cada segmento del cuerpo tiene un par de apéndices similares a palas, llamadas parapodios, que ayudan al gusano a enterrarse en los sedimentos y seguir a sus presas.

Otros poliquetos muestran modificaciones de este plan corporal básico. Los plumeros marinos y los gusanos poliquetos tubulares viven dentro de un tubo fabricado con mucosidad secretada y granos de arena. El extremo de la cabeza sobresale del tubo, y sus elaborados tentáculos capturan el alimento cercano (figura 25.18b). Los gusanos no se desplazan mucho, y sólo tienen parapodios diminutos.

Sanguijuelas hematófagas y de otros tipos

Las sanguijuelas se encuentran en el océano, en hábitats húmedos sobre la tierra y, con mayor frecuencia, en agua dulce. Su cuerpo carece de cerdas conspicuas y tiene un órgano de succión en ambos extremos. Muchas sanguijuelas son carroñeras y depredadoras de pequeños inver-



Figura 25.19 La sanguijuela *Hirudo medicinalis* alimentándose de sangre humana. La sanguijuela se pega a la piel con las estructuras de succión que tiene en los extremos de su cuerpo, y succiona la sangre a través de sus "quijadas" endurecidas con quitina.

tebrados. Otras se adhieren a un vertebrado, perforan su piel y succionan su sangre (figura 25.19). Su saliva tiene una proteína que impide que la sangre se coagule mientras la sanguijuela se alimenta. Por este motivo los médicos a menudo aplican sanguijuelas a dedos u orejas cercenados al reimplantarlos en su lugar. Al alimentarse las sanguijuelas impiden la formación de coágulos dentro de los vasos sanguíneos de la parte recién unida.

La lombriz de tierra: un oligoqueto

Los oligoquetos incluyen lombrices marinas y de agua dulce, pero las lombrices de tierra son las más conocidas. A continuación analizaremos su cuerpo a detalle, como ejemplo de la estructura de los anélidos (figura 25.20).

El cuerpo de las lombrices de tierra es segmentado por dentro y por fuera. La capa externa es una cutícula de proteínas secretadas. Las muescas visibles en su superficie corresponden a las segmentaciones internas. Hay un celoma lleno de líquido a todo lo largo del cuerpo, el cual está dividido en cámaras celómicas, una por segmento.

Los gases se intercambian a través de la superficie del cuerpo, y su sistema circulatorio cerrado le ayuda a distribuir oxígeno. Cinco corazones en el interior de la lombriz suministran la potencia de impulso necesaria para el desplazamiento de la sangre.

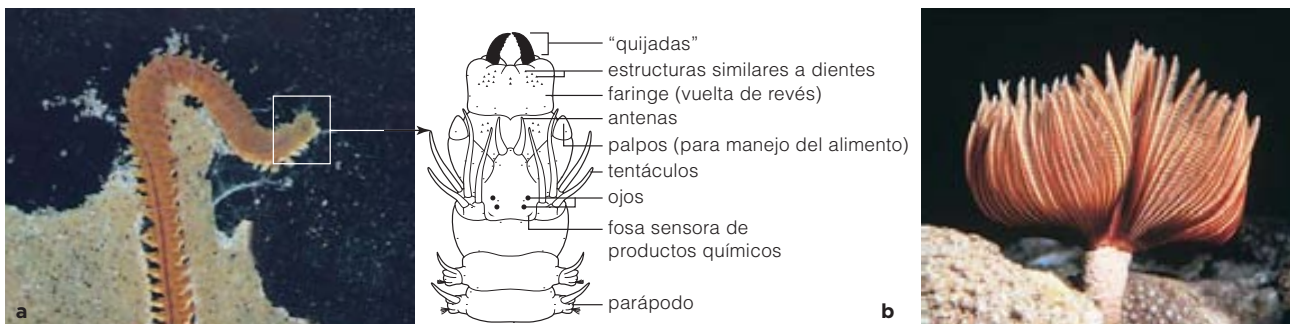


Figura 25.18 Poliquetos. (a) La lombriz de arena (*Nereis vexillosa*) se entierra en los sedimentos lodosos de las planicies marinas empleando sus múltiples parapodios. Es un depredador activo con quijadas duras. (b) El plumero marino (*Eudistylia*) habita en un tubo y filtra alimentos del agua con sus tentáculos.

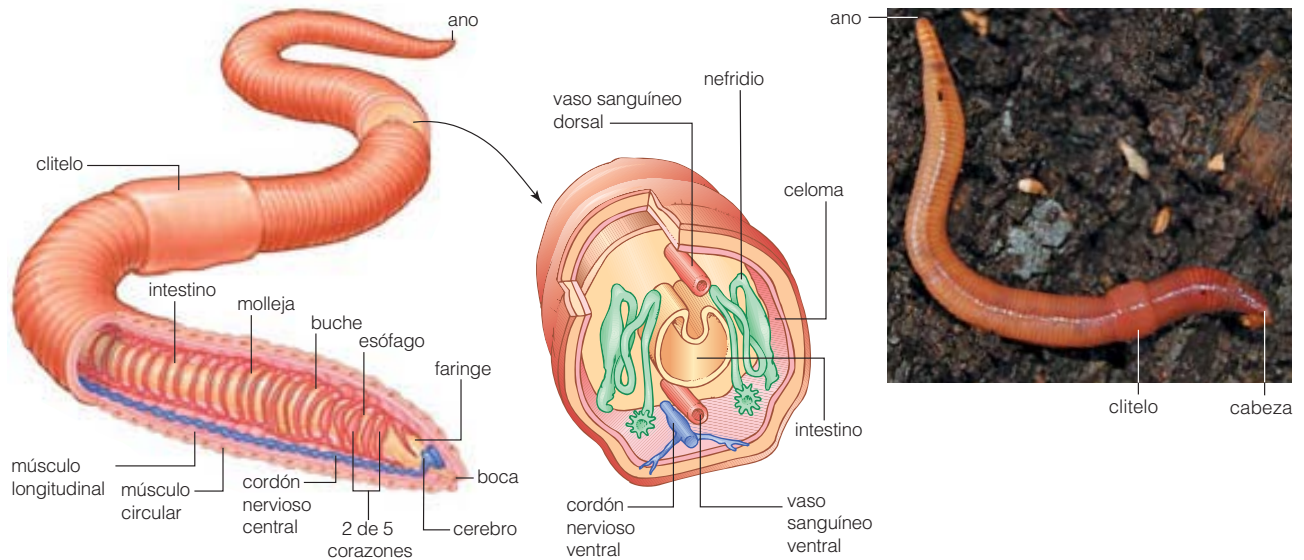


Figura 25.20 Animada Plan de organización corporal de la lombriz de tierra. Cada segmento contiene una cámara celómica llena de órganos. El intestino, el cordón nervioso ventral y los vasos sanguíneos dorsal y ventral corren a través de todas las cámaras celómicas.

Un sistema digestivo completo se extiende a través de todas las cámaras celómicas. La lombriz de tierra va alimentándose conforme avanza por el suelo, digiriendo los desechos orgánicos a su paso. Los pedazos no digeridos son eliminados por el ano. El “excremento” de lombriz de tierra se comercializa como fertilizante.

La composición de solutos y el volumen del líquido celómico son regulados por **nefridios** que se encuentran en casi todos los segmentos. Cada nefridio recolecta líquido celómico, ajusta su composición y expele los desechos a través de un poro excretor en el siguiente segmento.

La lombriz de tierra tiene un “cerebro” rudimentario: un par de ganglios fusionados que coordina las actividades. El cerebro envía señales a través de un par de cordones nerviosos. En respuesta a las órdenes nerviosas, los músculos se contraen provocando presión sobre el líquido que está en el interior de las cámaras celómicas. Este líquido es el esqueleto hidrostático.

Dos conjuntos de músculos (longitudinales paralelos al eje del cuerpo y circulares alrededor del mismo) trabajan de manera opuesta. Cuando los músculos longitudinales de un segmento se contraen, el segmento se acorta y se hace más ancho; cuando los músculos circulares se contraen, el segmento se alarga y se adelgaza. En conjunto, estos dos conjuntos de músculos redistribuyen el líquido, provocando que los segmentos del cuerpo cambien de forma y que el gusano pueda desplazarse (figura 25.21).

Las lombrices de tierra son hermafroditas. La región secretoria, llamada clitelo, produce mucosidad que mantiene unidas dos lombrices mientras intercambian espermatozoides. Posteriormente el clitelo secreta una cubierta sedosa para encerrar los huevos fertilizados.

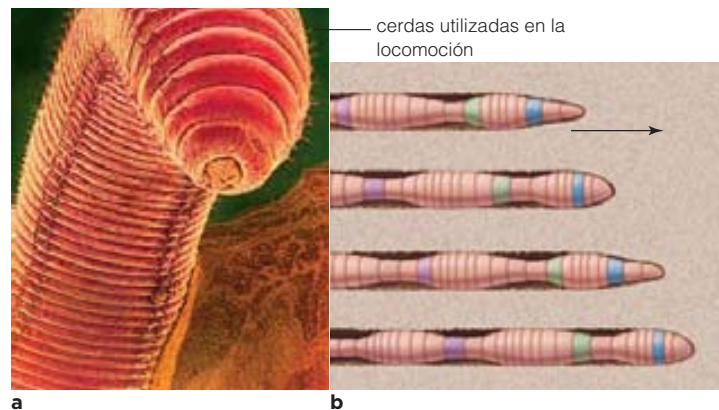


Figura 25.21 Desplazamiento de las lombrices sobre la tierra. **(a)** Las cerdas ubicadas a los costados del cuerpo se extienden y se retraen conforme las contracciones musculares actúan sobre el líquido celómico en el interior de cada segmento. **(b)** Las cerdas están extendidas cuando el diámetro del segmento se encuentra extendido a su anchura máxima (cuando el músculo circular está relajado y el músculo longitudinal está contraído), y se retraen cuando el segmento se alarga y adelgaza. El extremo frontal de la lombriz es empujado hacia adelante, y las cerdas lo anclan para jalar al frente la parte trasera del cuerpo.

Para repasar en casa

¿Qué son los anélidos?

■ Los anélidos son gusanos marinos, lombrices de tierra y sanguijuelas segmentados, celomados y bilaterales. Tienen sistema circulatorio, excretorio, nervioso y digestivo.

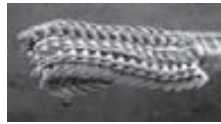
25.8 Los moluscos: animales con manto

- La capacidad de secretar una concha protectora dio a los moluscos una ventaja sobre otros invertebrados de cuerpo suave.
- Conexiones con Patrones del desarrollo 19.3.

Características generales

Los **moluscos** (del phylum Mollusca) son invertebrados de simetría bilateral con celoma reducido. La mayoría vive en el mar, pero algunos se desarrollan en agua dulce o sobre la tierra. Todos ellos tienen **manto**, una extensión –especie de falda– de la pared superior del cuerpo que cubre una cavidad. Por lo general, los moluscos acuáticos tienen uno o más órganos respiratorios llamados branquias dentro de su cavidad de manto llena de líquido. Los cilios de la superficie de las branquias hacen que fluya agua a través de la cavidad. En los moluscos con concha, ésta es resultado de la secreción de un material rico en calcio, similar al hueso, que brota del manto.

Muchos moluscos se alimentan usando una **rádula**, órgano similar a una lengua, endurecida con quitina (*derecha*). El sistema digestivo del molusco siempre es completo.



Diversidad de los moluscos

Con más de 100,000 especies vivas, los moluscos sólo son superados por los artrópodos en cuanto a diversidad. Hay cuatro clases principales: Poliplacófora (quitones), Gastrópoda, Bivalvia y Cefalopoda (figura 25.22).

Los **quitones** son probablemente los moluscos más ancestrales. Todos ellos son marinos y tienen concha dorsal constituida por ocho placas (figura 25.22a). Los quitones se pegan a las rocas y atraen algas con su rádula. No tienen cabeza

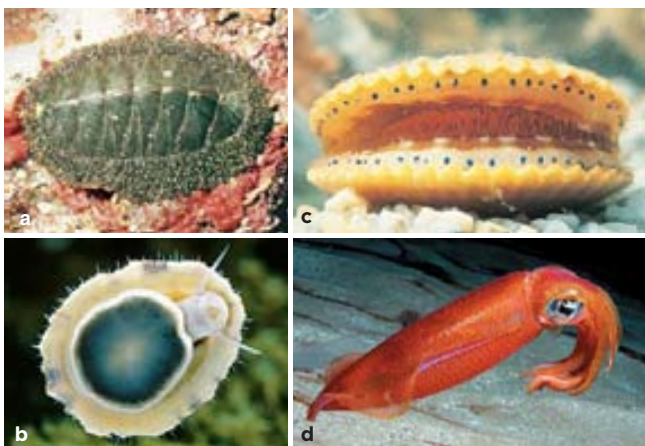


Figura 25.22 Grupos de moluscos. (a) Un quitón con concha de placas empalmadas. (b) Este caracol acuático es un gastrópodo que emplea su gran “pie” para desplazarse sobre el vidrio de un acuario. (c) Un bivalvo (escalopa) con concha doble articulada y muchos ojos (puntos azules) a lo largo del borde de su manto. (d) Un calamar, un cefalópodo.

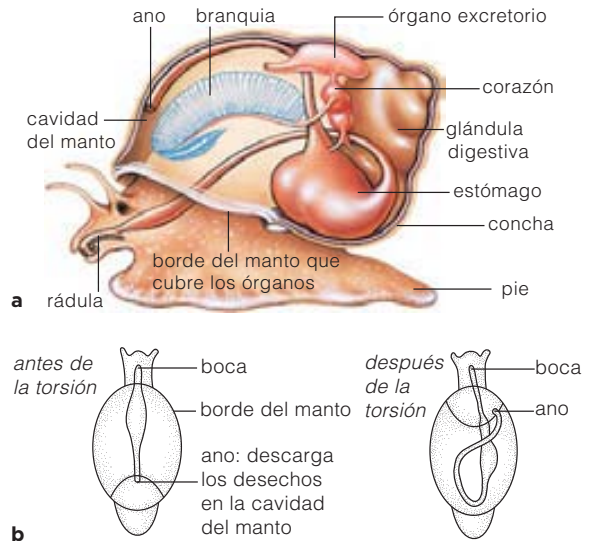


Figura 25.23 Animada Plan de organización corporal de un gastrópodo. (a) Plan de organización de un caracol acuático. (b) La torsión es un proceso de desarrollo único de los gastrópodos, que hace girar el cuerpo en relación con la raíz.

diferenciada y no se desplazan rápido ni lejos. Cuando es perturbado, el quitón simplemente se afianza con fuerza en su sitio de apoyo y emplea su concha como protección.

Con más o menos 60,000 especies de caracoles y babosas, los gastrópodos son los moluscos más diversos. Su nombre significa “pie en el vientre”. Casi todos los especímenes se desplazan sobre su amplio pie muscular, mismo que constituye la mayor parte de la masa inferior de su cuerpo (figuras 25.22b y 25.23a). La concha del gastrópodo –si la hay– es de una pieza y a menudo enrollada.

Los **gastrópodos** tienen una cabeza distintiva que por lo general cuenta con tentáculos sensoriales y ojos. En muchas especies acuáticas, una parte del manto forma un sifón succionante, tubo a través del cual atraen el agua hasta la cavidad del manto. Los caracoles cónicos a que se hace referencia en la introducción del capítulo emplean el sifón para detectar a sus presas; estos animales son depredadores y su rádula está modificada a manera de arpón, pero la mayoría de los gastrópodos son herbívoros.

Durante su desarrollo los gastrópodos realizan un proceso único de reordenamiento de las partes del cuerpo, llamado **torsión**. La masa de su cuerpo gira, colocando las partes previamente posteriores (incluyendo el ano) por encima de la cabeza (figura 25.23b).

Entre los gastrópodos se hallan los únicos moluscos terrestres. En los caracoles y babosas que habitan en tierra (figura 25.24a,b) un pulmón reemplaza la agalla. Las glándulas del pie continuamente secretan una mucosidad que protege al animal cuando éste se desplaza por superficies abrasivas y secas. Casi todos los moluscos tienen sexos diferenciados, pero los que viven en tierra suelen ser hermafroditas. A diferencia de otros moluscos que producen larvas natatorias, los embriones de estos grupos se desarrollan directamente en adultos.

Figura 25.24 Variaciones del plan de organización corporal de los gastrópodos. Los caracoles terrestres **(a)** y las babosas **(b)** están adaptados a vivir en hábitats secos. Tienen un pulmón en vez de branquias. La huella de baba que el caracol deja al desplazarse sobre una superficie es mucosidad secretada por su gran pie. **(c)** Dos ejemplares del nudibranquio conocido como manto español (*Flabellina iodínea*). Estas babosas marinas se alimentan de cnidarios y almacenan cnidoblastos no descargados dentro de sus brillantes órganos respiratorios de color rojo.



Las babosas terrestres y marinas carecen de concha. También experimentan detorsión: igual que otros moluscos, hacen girar su cuerpo en una etapa temprana de su desarrollo. Posteriormente repiten el proceso, de modo que su ano termina en la parte trasera. ¿No sería más sencillo evitar la torsión? Quizá, pero la evolución se lleva a cabo a través de pequeños cambios ocasionados por mutaciones aleatorias, independientemente de si éstas tienen un propósito o no.

Al carecer de concha, las babosas terrestres y marinas deben defenderse de otro modo. Algunas fabrican y secretan sustancias desagradables. Ciertas babosas marinas consumen cnidarios, como las medusas, y almacenan sus cnidoblastos no descargados, los cuales les sirven posteriormente de defensa. Por ejemplo, las llamativas puntas que lleva en su costado el nudibranquio conocido como manto español, sirven para intercambio de gases y contienen cnidoblastos (figura 25.24c).

Entre los **bivalvos** se hallan muchos de los moluscos comestibles, incluyendo ostras, mejillones, almejas y veneras (figura 25.22c). Todos los bivalvos tienen concha de dos partes articuladas, o valvas, que se mantienen unidas gracias a poderosos músculos abductores (figura 25.25). La contracción de estos músculos hace que las valvas se cierren; el cuerpo queda en el interior, protegido de los depredadores y la sequedad. Algunas veneras pueden “nadar” abriendo y cerrando repetidamente su concha. Cuando ésta se cierra, la fuerza de expulsión del agua impulsa la venera hacia atrás. Los bivalvos tienen cabeza reducida, pero los ojos ordenados a todo lo largo del borde de su manto lo alertan de los peligros.

Los bivalvos tienen un pie triangular, que utilizan comúnmente para asirse a una superficie enterrándolo. Por ejemplo, una almeja se entierra en la arena y extiende sus sifones hacia el agua que está por encima de ella. Igual que otros bivalvos carece de rádula. Se alimenta introduciendo agua a su cavidad del manto y atrapando los pedazos de alimento en la mucosidad de sus branquias. El desplazamiento de los cilios dirige la mucosidad cargada de partí-

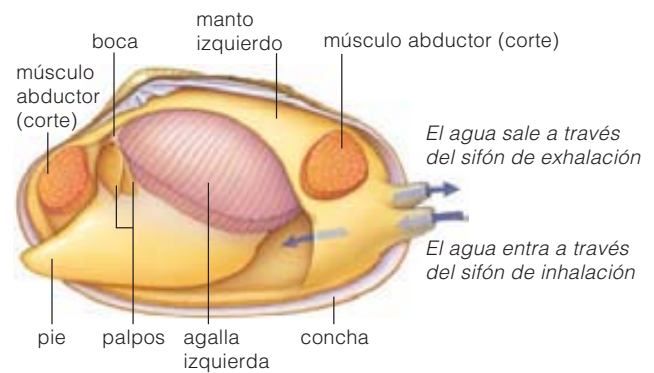


Figura 25.25 Animada Plan de organización corporal de una almeja, un bivalvo.

culas hacia la boca. Un par de palpos labiales clasifica las partículas e impulsa los alimentos hacia la boca.

Los **cefalópodos** son el cuarto de los principales grupos de moluscos. Todos ellos son acuáticos, e incluyen a los calamares (figura 25.22d), los pulpos y sus parientes. En comparación con otros moluscos, los cefalópodos son más rápidos e inteligentes, y también más grandes en general. Son los únicos moluscos con sistema circulatorio cerrado. Examinaremos este grupo con más detalle en la siguiente sección.

Para repasar en casa

¿Qué son los moluscos?

- Los moluscos son invertebrados con plan de organización corporal bilateral, celoma reducido y manto que recubre sus órganos internos. En la mayoría de las especies el manto secreta una concha endurecida y protectora.
- Casi todos los moluscos son acuáticos, pero algunos gastrópodos se han adaptado a la vida terrestre. Además de los gastrópodos, los moluscos incluyen quitones, bivalvos y cefalópodos.

25.9 Los cefalópodos: rápidos y con cerebro

■ *Cefalópodo* significa “pie en la cabeza”; los tentáculos unidos a la cabeza (alrededor de la boca) de estos animales son modificaciones evolutivas del pie. Su boca presenta una especie de pico o cuerno duro.

Hace 500 millones de años, durante el Ordovícico, los cefalópodos eran los principales depredadores en mar abierto (figura 25.26a). Todos ellos vivían dentro de una concha con cámaras múltiples. Con excepción de algunas especies de nautilus, sus descendientes modernos tienen una concha muy reducida o carecen de ella (figura 25.26b-d).

¿Por qué se redujeron las conchas? Los peces con quijada iniciaron una radiación adaptativa hace más o menos 400 millones de años (sección 18.12). Los peces que cazaban cefalópodos o competían con ellos por presas se hicieron más rápidos y más grandes. En lo que parece haber sido una carrera a largo plazo para adquirir mayor velocidad, la mayoría de los cefalópodos perdieron su concha externa. Adquirieron líneas aerodinámicas, se hicieron rápidos y sorprendentemente inteligentes.

En los cefalópodos, la propulsión a chorro fue el método favorecido. Lograron desplazarse más rápido expulsando

un chorro de agua de la cavidad del manto a través de un sifón con forma de embudo. Todos los cefalópodos modernos emplean este método de propulsión. El cerebro controla la actividad del sifón y rige la dirección hacia donde se desplaza el cuerpo.

El aumento de velocidad fue acompañado por ojos cada vez más complejos. Los cefalópodos, igual que los vertebrados, tienen un ojo con cristalino que enfoca la luz entrante. La velocidad también hizo necesario un cambio de los sistemas respiratorio y circulatorio. Entre todos los grupos de moluscos, sólo los cefalópodos tienen sistema circulatorio cerrado. La sangre es bombeada por el corazón principal, para ceder el dióxido de carbono y recoger oxígeno en dos branquias. Dos corazones accesorios mantienen el rápido desplazamiento de la sangre hacia y desde todos los tejidos corporales.

Los cefalópodos incluyen a los vertebrados más rápidos (calamares), a los más grandes (calamar gigante) y a los más inteligentes (pulpos). Entre todos los invertebrados, los pulpos tienen el cerebro más grande en relación con su tamaño corporal, y presentan el comportamiento más complejo. Los pulpos cautivos aprenden con facilidad a navegar por laberintos o abrir la tapa de un recipiente que contiene alguna presa deseable.

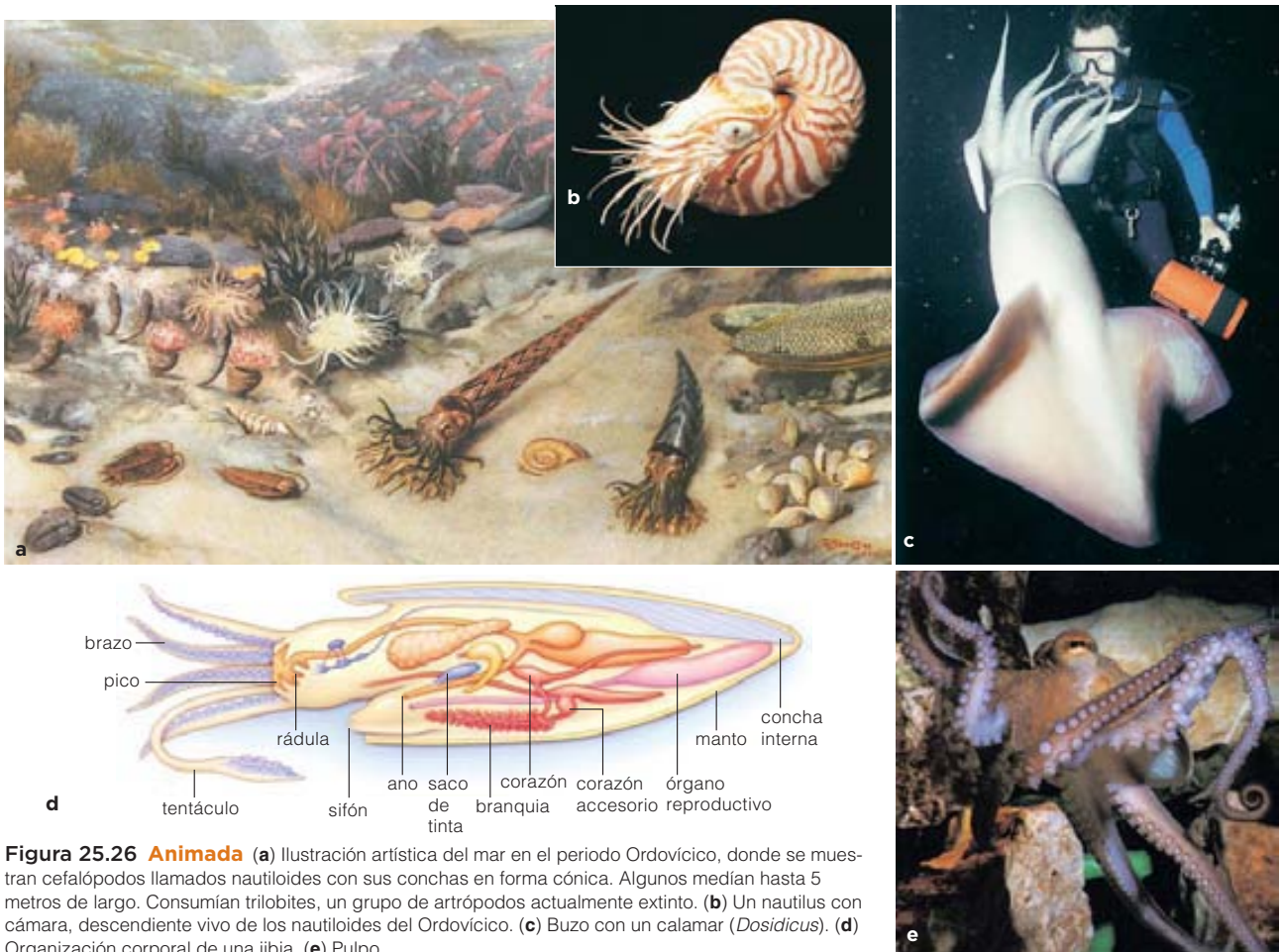


Figura 25.26 Animada (a) Ilustración artística del mar en el periodo Ordovícico, donde se muestran cefalópodos llamados nautiloides con sus conchas en forma cónica. Algunos medían hasta 5 metros de largo. Consumían trilobites, un grupo de artrópodos actualmente extinto. (b) Un nautilus con cámara, descendiente vivo de los nautiloides del Ordovícico. (c) Buzo con un calamar (*Dosidicus*). (d) Organización corporal de una jibia. (e) Pulpo.

25.10 Rotíferos y tardígrados: diminutos y resistentes

■ Los rotíferos y los tardígrados están entre los animales más pequeños. Su posición dentro del árbol de la familia de los animales resulta bastante oscura.

De las 2,150 especies de **rotíferos** (phylum Rotifera) clasificadas, la mayoría vive en hábitats de agua dulce o de tierra húmeda, y suelen medir menos de un milímetro de largo. El nombre del grupo deriva del latín para “portador de rueda”, y se refiere a los cilios de la cabeza de estos animales, que tienen apariencia de rueda y se mueven de manera constante dirigiendo alimentos a la boca (figura 25.27). Presentan órganos excretorios (protonefridios) y un sistema digestivo completo, pero carecen de órganos circulatorios y respiratorios.

Los órganos digestivos y excretorios están ubicados dentro de un pseudoceloma. Tradicionalmente los rotíferos y gusanos redondos fueron agrupados juntos como pseudocelomados. Sin embargo, las comparaciones genéticas sugieren que los rotíferos están relacionados de manera más estrecha con los anélidos y los moluscos.

Algunos rotíferos se pegan a las superficies mediante sus pies, aunque la mayoría de ellos nada o se arrastra. Algunas especies están constituidas únicamente por hembras. Los nuevos individuos se desarrollan a partir de huevos no fertilizados, a través del proceso llamado partenogénesis. Otras especies producen machos estacionalmente o presentan dos sexos.

Los **tardígrados** (phylum Tardigrada) también son animales diminutos que suelen vivir junto a los rotíferos en estanques temporales y musgo húmedo. Llamados comúnmente osos de agua, se desplazan sobre cuatro pares de patas rechonchas (figura 25.28). “Tardígrado” significa “que camina con lentitud”.

Se han registrado alrededor de 950 tardígrados. Casi todos ellos absorben jugos de plantas o algas. Algunos, incluyendo el de la figura 25.28a, son depredadores. Consumen gusanos redondos, rotíferos y miembros de su propia especie. Su sistema digestivo es completo y presenta órganos excretorios, pero carece de órganos circulatorios y respiratorios. El celoma es reducido.

Igual que los gusanos redondos y los insectos, los tardígrados cubren su cuerpo con una capa externa y realizan muda (la cambian periódicamente) al crecer. La muda y la secuencia genética sugieren que los tardígrados pertenecen a los Ecdisozoarios, aunque sus relaciones con este grupo no resultan muy claras.

Los tardígrados y los rotíferos que viven en hábitats susceptibles de secarse por completo han desarrollado una capacidad notable: sobreviven a los periodos de sequía entrando a un tipo de animación suspendida. Conforme el hábitat se resaca, el azúcar reemplaza el agua en sus tejidos y su metabolismo se hace lentísimo, casi imperceptible. El contenido de agua corporal en los tardígrados puede descender hasta 1% de lo normal.

Los tardígrados en etapa latente toleran frío y calor extremos. Han sobrevivido durante algunos días a menos de -200°C (-328°F), y por algunos minutos a 151°C (304°F). Además pueden permanecer en latencia durante años, y revivir en pocas horas si se les coloca en agua. Por este motivo se dice que los tardígrados son los animales más resistentes.

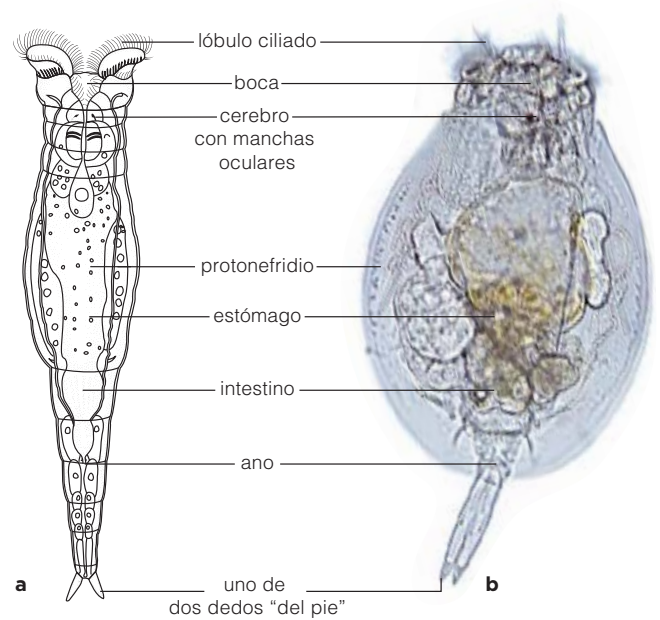


Figura 25.27 (a) Organización corporal de un rotífero bdeloide. (b) Microfotografía del *Euchlanis*, que secreta una cobertura transparente alrededor de su cuerpo.

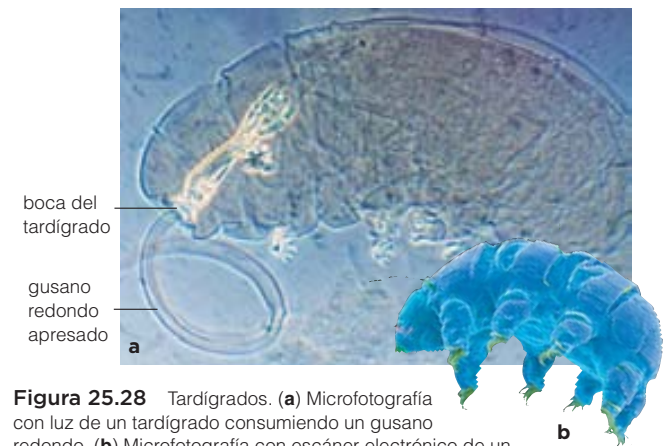


Figura 25.28 Tardígrados. (a) Microfotografía con luz de un tardígrado consumiendo un gusano redondo. (b) Microfotografía con escáner electrónico de un tardígrado, coloreada. El tardígrado se desplaza sobre sus cuatro pares de patas. Las garras en las puntas de las patas le ayudan a adherirse a las superficies, por ejemplo, a las tiras de musgo húmedo.

Para repasar en casa

¿Qué son los rotíferos y los tardígrados?

■ Los rotíferos y los tardígrados (osos de agua) son diminutos animales bilaterales. La mayoría vive en hábitats húmedos o de agua dulce. Algunos se han adaptado a los entornos susceptibles de secarse, desarrollando la capacidad de entrar en etapas de latencia.

■ Los rotíferos tienen un pseudoceloma, pero las comparaciones genéticas sugieren que son más cercanos a los anélidos y a los moluscos. Los tardígrados tienen un celoma y experimentan muda; probablemente sean parientes de los gusanos redondos y los insectos.

- Los gusanos redondos son de los animales más abundantes. Una paletada de tierra fértil puede contener millones de ellos.
- Conexión con Genómica 16.5.

Los **gusanos redondos** o nematodos (phylum Nematoda), son gusanos bilaterales, no segmentados, con cuerpo cilíndrico recubierto por cutícula (figura 25.29). Succionan los alimentos con su faringe muscular, y su sistema digestivo es completo. Casi todas las 22,000 especies registradas miden menos de 5 milímetros de largo, pero una de ellas, que vive como parásito dentro de ciertas ballenas, puede medir hasta 13 metros de largo.

Los gusanos redondos tienen una cutícula flexible rica en colágeno que experimenta repetidas mudas a medida que el animal crece. Los gusanos redondos eran agrupados tradicionalmente como pseudocelomados junto con los rotíferos. Sin embargo, muchos gusanos redondos pequeños carecen de cavidad corporal. Además, las semejanzas genéticas y el carácter compartido de cutícula que experimenta muda sugieren que los gusanos redondos son más cercanos a los insectos.

El gusano redondo *Caenorhabditis elegans* es uno de los favoritos para realizar experimentos genéticos, porque se reproduce rápido, tiene los mismos tipos de tejidos que los animales complejos pero es transparente, y sólo cuenta con 959 células corporales. El tamaño de su genoma es aproximadamente 1/30 del nuestro. Gracias a este tipo de características, es fácil vigilar el destino de cada célula durante el desarrollo.

La mayoría de los gusanos redondos se alimenta de materia orgánica que halla en la tierra o en el agua, pero algunos son parásitos de plantas o animales. Ciertos gusanos redondos parasitarios alteran la salud de los humanos.



Figura 25.29 Animada Plan de organización corporal y micrografía del *Caenorhabditis elegans*, un gusano redondo que vive independiente. Tiene sexos separados; el que se muestra es una hembra.

Por ejemplo, al comer carne de puerco mal cocida o de animales salvajes se puede adquirir infección por *Trichinella spiralis*. La enfermedad resultante, llamada triquinosis, es mortal. El gusano redondo utiliza la sangre como medio de desplazamiento, yendo de los intestinos hacia los músculos, en donde forma quistes (figura 25.30a).

El *Ascaris lumbricoides*, un gusano redondo de gran tamaño, infecta actualmente a más de mil millones de personas, principalmente en Asia y en América Latina (figura 25.30b). Las personas se infectan al comer sus huevecillos, que sobreviven en la tierra y entran en contacto con las manos y los alimentos. Cuando suficientes adultos han invadido al huésped, pueden taponar sus vías digestivas.

Las tenias también infectan a más de mil millones de personas. Las tenias juveniles que se hallan en la tierra pasan a través de la piel humana y migran por los vasos sanguíneos hasta los pulmones. Ascenden por la tráquea y entran al aparato digestivo cuando el huésped deglute. Una vez en el intestino delgado, las tenias se adhieren a la pared intestinal y succionan sangre.

El *Wuchereria bancrofti* y algunos otros gusanos redondos provocan filariasis linfática. Las infecciones repetidas lesionan los vasos linfáticos, de modo que la linfa se acumula dentro de las piernas y los pies (figura 25.30c). El nombre común de esta enfermedad, elefantiasis, hace referencia a la inflamación extrema de las piernas a consecuencia de la retención de líquido, hasta el punto de parecerse a las patas del elefante. Los mosquitos transmiten las larvas de los gusanos redondos a los nuevos huéspedes.

Los oxiuros (*Enterobius vermicularis*) suelen causar infecciones en los niños. Los gusanos hembra, de menos de un milímetro de largo, salen del recto por la noche y ponen huevecillos cerca del ano. La migración provoca escozor, y al rascarse el huésped, los huevecillos se ocultan bajo sus uñas. De ahí pueden pasar a los alimentos y a los juguetes. Deglutir los huevecillos provoca nueva infección.

Para repasar en casa

¿Qué son los gusanos redondos?

- Los gusanos redondos son gusanos pseudocelomados no segmentados, con cutícula secretada que experimenta muda. La mayoría de los gusanos redondos son agentes de descomposición, aunque algunos son parásitos humanos.



Figura 25.30 (a) Larvas de *Trichinella spiralis* en el tejido muscular de un animal huésped. (b) Gusanos redondos vivos (*Ascaris lumbricoides*). Estos parásitos intestinales provocan dolor estomacal y apendicitis. (c) Un caso de elefantiasis por infección del gusano redondo *Wuchereria bancrofti*.



25.12 Artrópodos: animales con patas articuladas

■ Hay más de un millón de especies de animales con patas articuladas que conocemos como artrópodos.

■ Conexiones con Chitones 3.3, Rasgos adaptativos 17.3.

Los **artrópodos** (phylum Artropoda) son bilaterales y tienen celoma reducido. Presentan un esqueleto externo articulado y duro, sistema digestivo completo, sistema circulatorio abierto, y órganos respiratorios y excretorios. Si recorriéramos al número de especies como parámetro, los artrópodos podrían considerarse los animales más exitosos. Uno de sus linajes principales, los trilobites, ya está extinto (figura 25.6b). Los subgrupos modernos son quelicerados, crustáceos y miriápodos e insectos. En la tabla 25.2 se dan ejemplos de cada grupo. Examinaremos estos grupos en las siguientes secciones, pero antes describiremos las cinco adaptaciones clave que continúan contribuyendo a su considerable éxito evolutivo.

Principales adaptaciones de los artrópodos

Exoesqueleto endurecido Los artrópodos secretan una cutícula de quitina (sección 3.3), proteínas y ceras. Éste es su **exoesqueleto**, es decir, un esqueleto externo duro que les ayuda a defenderse de los depredadores; los músculos unidos a él mueven las partes del cuerpo. El exoesqueleto ayuda a los artrópodos terrestres a conservar el agua y soportar su propio peso.

El exoesqueleto endurecido no restringe el crecimiento, porque igual que los gusanos redondos, los artrópodos experimentan muda de la cutícula después de cada periodo de crecimiento. Las hormonas regulan la muda, provocando la formación de una nueva cutícula debajo de la vieja, misma que termina por desprenderse (figura 25.31a).

Apéndices articulados Si su cutícula fuera uniformemente dura y gruesa como un molde de plástico, impediría el movimiento de los artrópodos. Sin embargo, las cutículas de los artrópodos son delgadas en las articulaciones, lugar en donde se encuentran dos partes duras del cuerpo. Las partes del cuerpo se mueven gracias a las articulaciones; el término “artrópodo” significa, precisamente, piernas articuladas (figura 25.31b). Estas piernas con frecuencia sufren modificaciones para realizar tareas especializadas.

Segmentos altamente modificados En los primeros artrópodos, los segmentos del cuerpo eran distintos y todos los apéndices eran semejantes. En muchos de sus descendientes los segmentos se fusionaron en unidades estructurales como la cabeza y el tórax (parte media) y el abdomen (parte posterior). Los apéndices se modificaron para realizar tareas especiales. Por ejemplo, en los insectos, las delgadas extensiones de la pared de algunos segmentos evolucionaron formando alas (figura 25.31c).

Especializaciones sensoriales La mayoría de los artrópodos tiene uno o más pares de ojos: órganos que perciben el mundo visual. En insectos y crustáceos, los ojos son compuestos, con varios cristalinios. Con excepción de los quelicerados, la mayoría de los artrópodos también tiene **antenas** apareadas, que les permiten tener sensaciones

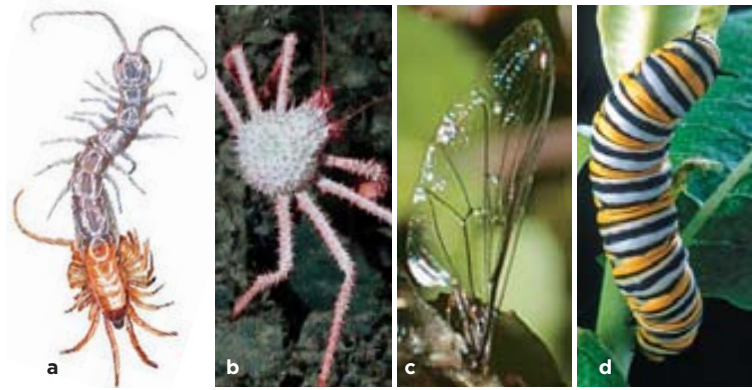


Figura 25.31 (a) Ciempiés mudando su viejo exoesqueleto (gris). (b) Patas articuladas del cangrejo. (c) Ala unida al tórax de la mosca. (d) Larva de una mariposa monarca, etapa especializada en que se alimenta de hojas de plantas.

Tabla 25.2 Subgrupos de artrópodos que viven en la actualidad

Grupo	Representantes	Especies registradas
Quelicerados	Cangrejos herradura	4
	Arácnidos (escorpiones, arañas, garrapatas, ácaros)	70,000
Crustáceos	Cangrejos, camarones, langostas, lapas, cochinillas	42,000
Miriápodos	Milpiés y ciempiés	2,800
Insectos	Escarabajos, hormigas, mariposas, moscas	> 1 millón

táctiles y detectar productos químicos en la atmósfera o el agua.

Etapas especializadas del desarrollo El plan de organización corporal de muchos artrópodos se modifica a lo largo del ciclo de vida. Los individuos suelen experimentar **metamorfosis**: los tejidos se remodelan a medida que se transforman en adultos. Cada etapa está especializada en una tarea distinta. Por ejemplo, las orugas carecen de alas y se alimentan de plantas, pero luego de experimentar metamorfosis se convierten en mariposas aladas que se dispersan y encuentran compañero (figura 25.31d). Tener cuerpos tan distintos también impide que adultos y jóvenes compitan por los mismos recursos.

Para repasar en casa

¿Qué son los artrópodos?

■ Los artrópodos son el phylum animal más diverso. Se caracterizan por tener exoesqueleto articulado, plan de organización corporal segmentado con secciones especializadas, particularidades sensoriales y ciclo de vida que suele incluir metamorfosis, factores que han contribuido a su sobrevivencia.

■ Los trilobites son un grupo de artrópodos ya extinto. Los grupos modernos de artrópodos incluyen cangrejos herradura, arañas, garrapatas, cangrejos, langostas, ciempiés e insectos.

- Los quelicerados incluyen el linaje más antiguo de artrópodos vivos (cangrejos herradura) y otros artrópodos sin antenas.
- Conexión con Bacterias causales de enfermedad 21.6.

Los **quelicerados** incluyen cangrejos herradura, escorpiones, arañas, garrapatas y ácaros (figura 25.32). Su cuerpo tiene un cefalotórax (fusión de cabeza y tórax) y abdomen. Cuentan con cuatro pares de patas para caminar. La cabeza

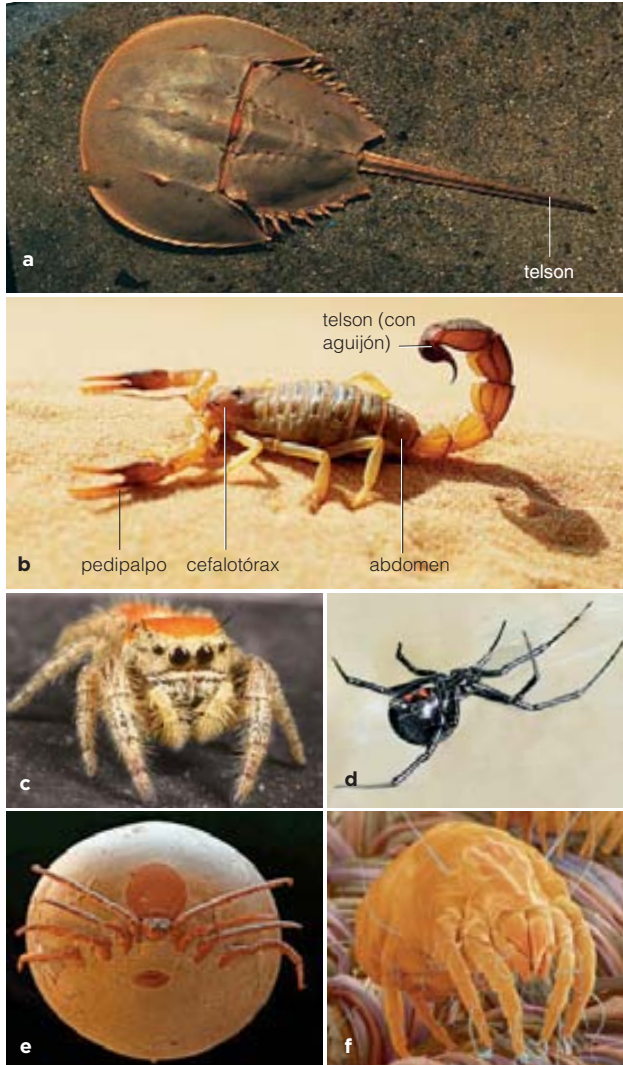


Figura 25.32 Quelicerados. (a) Cangrejo herradura (*Limulus*). Todos los cangrejos herradura son marinos. Son los parientes más cercanos vivos de los trilobites extintos.

Miembros del subgrupo de los arácnidos. (b) Escorpión. Algunos piquetes de escorpión pueden ser mortales para los humanos. (c) Araña saltarina. No teje red, sino que salta sobre sus presas. (d) Viuda negra tejedora de red (*Latrodectus*); su veneno puede ser mortal para los humanos. Sólo las hembras pican. Tienen una marca similar a un reloj de arena de color rojo sobre su abdomen. (e) Garrapata hinchada después de alimentarse de sangre. (f) Ácaro del polvo.

tiene ojos, pero carece de antenas. Cerca de la boca se observan apéndices pareados para alimentación, llamados quelíceros y pedipalpos.

Los cangrejos herradura viven en el mar, se alimentan de almejas y gusanos, y tienen una cubierta dura sobre el cefalotórax (figura 25.32a). Un segmento similar a un aguijón (el telson) les sirve de timón al nadar. Los huevos de cangrejo herradura, que colocan en la playa en primavera, son alimento esencial para algunas aves migratorias.

Todos los quelicerados terrestres, incluyendo arañas, escorpiones, garrapatas y ácaros, son arácnidos. Los escorpiones y las arañas son depredadores que subyugan a sus presas con veneno. Los escorpiones lo inyectan a través del aguijón de su telson (figura 25.32b). Las arañas lo hacen al morder. Sus quelíceros, similares a quijadas, tienen glándulas venenosas (figuras 25.32c,d y 25.33). De las 38,000 especies de arañas que existen, aproximadamente 30 producen veneno capaz de dañar a los humanos. La mayoría de las arañas son de ayuda indirecta, pues consumen insectos que constituyen plagas.

El abdomen de la araña tiene órganos hilanderos apareados que expulsan seda para construir sus nidos y redes. Su sistema circulatorio abierto permite que la sangre se mezcle con los líquidos de los tejidos. Los **túbulos de Malpighi** desplazan el exceso de agua y los desechos nitrogenados provenientes de los tejidos al intestino, para que éste los deseche. En muchas especies el intercambio de gases ocurre en "pulmones tipo libro", similares a hojas.

Todas las garrapatas se alimentan de sangre de vertebrados (figura 25.32e). Algunas transmiten bacterias que provocan la enfermedad de Lyme u otros padecimientos (sección 21.6). Entre las aproximadamente 45,000 especies de ácaros registradas se encuentran parásitos, depredadores y agentes de descomposición (figura 25.32f). La mayoría mide menos de un milímetro de largo.

Para repasar en casa

¿Qué son los quelicerados?

- Los quelicerados son artrópodos que carecen de antenas. Los cangrejos herradura son un linaje marino de tamaño pequeño. Los arácnidos son mucho más diversos, y la mayoría de ellos vive en tierra firme.

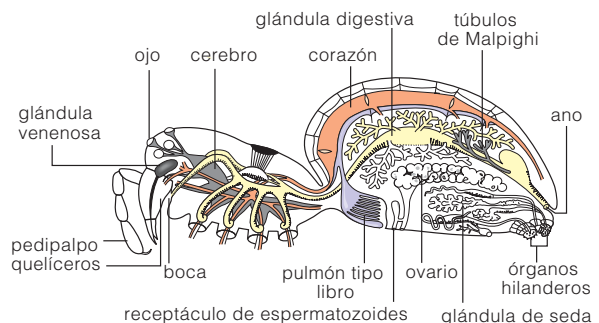


Figura 25.33 Plan de organización corporal de una araña.

25.14 Los crustáceos: enamorados del mar

■ Los crustáceos constituyen el único grupo de artrópodos principalmente acuáticos. Casi todos ellos viven en el mar.

Los **crustáceos** son un grupo de artrópodos principalmente marinos, dotados con dos pares de antenas. Algunos viven en agua dulce, y unos cuantos, como los piojos de la madera (figura 25.34a), son terrestres.

Los crustáceos pequeños se dan en grandes cantidades en el mar y constituyen una importante fuente de alimento para animales de mayor tamaño. El krill (eufáusido) tiene forma similar a la del camarón, mide pocos centímetros de largo y nada en las aguas superiores de mar abierto (figura 25.34b). La mayoría de los copépodos son también zooplancton marino, pero otros viven en agua dulce (figura 25.34c). Algunos copépodos parásitos de peces o ballenas alcanzan gran tamaño, llegando a medir lo mismo que el antebrazo de un hombre.

En su etapa larvaria nadan, aunque los adultos están encerrados en una concha calcificada y viven adheridos a muelles, rocas e inclusive a ballenas (figura 25.34d). Filtran los alimentos del agua con sus patas plumosas. En la etapa adulta no pueden desplazarse, de modo que quizá les resulte difícil aparearse. Sin embargo, tienden a formar colonias y la mayoría son hermafroditas. Un individuo extiende su pene, que a menudo mide varias veces la longitud de su cuerpo, hacia sus vecinos.

Las langostas, los langostinos, los cangrejos y los camarones pertenecen al mismo subgrupo de crustáceos (los decápodos). Todos obtienen sus alimentos en las profundidades acuáticas y cuentan con cinco pares de patas para caminar (figura 25.35). En algunas langostas, langostinos y cangrejos, el primer par de patas se ha modificado, transformándose en garras.

Como todos los artrópodos, los cangrejos experimentan muda al crecer (figura 25.36). Algunas cangrejos araña



Figura 25.34 Crustáceos representativos. (a) Un piojo de la madera (conocido también como cochinita o insecto de la madera); es un agente de descomposición terrestre. (b) El krill de la Antártida (*Euphausia superba*) puede medir hasta 6 centímetros de largo. Las poblaciones alcanzan densidades hasta de 10,000 individuos por metro cúbico de agua de mar. (c) Un copépodo de los Grandes Lagos (*Macrocyclops albidus*); es independiente, de sexo femenino, y mide aproximadamente un milímetro de largo. (d) Lapa tipo ganso. Los adultos se adhieren cabeza abajo en un punto de la superficie, y filtran los alimentos del agua gracias a sus patas articuladas de tipo plumoso.

Para repasar en casa

¿Qué son los crustáceos?

■ Los crustáceos son, en su mayoría, artrópodos marinos con dos pares de antenas. Son ecológicamente importantes como fuente de alimento, y entre ellos se incluyen los artrópodos vivos de mayor tamaño.

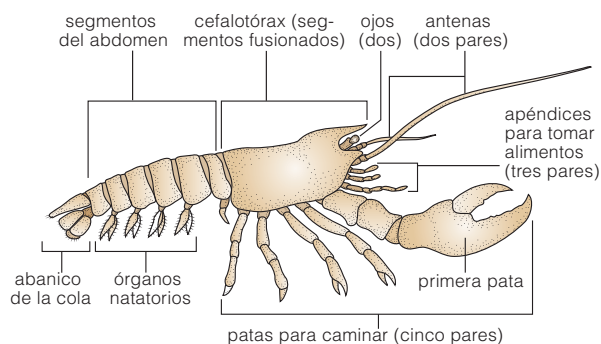


Figura 25.35 Plan de organización corporal de una langosta (*Homarus americanus*).

se desarrollan bastante. Con patas de más de un metro de largo, estos cangrejos son los artrópodos vivos de mayor tamaño que se conocen.

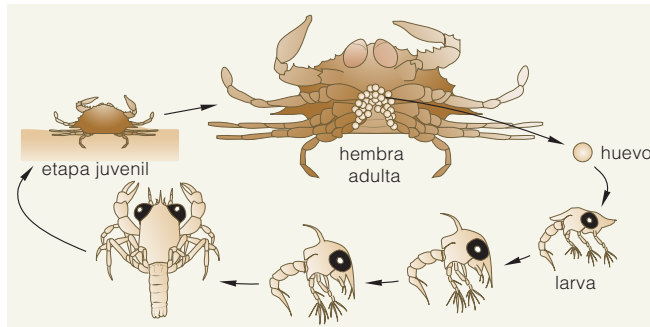


Figura 25.36 Animada Ciclo de vida del cangrejo. Las etapas larvianas y juveniles experimentan mudas repetidas y aumentan de tamaño hasta llegar a la etapa adulta. Los adultos continúan mudando. Una hembra porta los huevos fertilizados bajo su abdomen, hasta que brotan.

25.15 Los miriápodos: patas al por mayor

■ Los ciempiés y los milpiés usan sus abundantes patas para caminar por la tierra en busca de presas o desechos.

La palabra **miriápodo** significa “muchos pies”, y describe a la perfección a los ciempiés y los milpiés. Ambos tienen cuerpo largo con muchos segmentos similares (figura 25.37). La cabeza tiene un par de antenas y dos ojos simples. Los miriápodos viven en el subsuelo y se desplazan por la noche, ocultándose bajo las rocas y bajo las hojas durante el día.

Los ciempiés tienen un cuerpo bajo y plano, con un solo par de patas por segmento, haciendo un total de 30 a 50. Son depredadores que se desplazan con rapidez. Su primer par de patas se modificó para formar una especie de colmillos con los que inyecta veneno paralizante. Casi todos los ciempiés se alimentan de insectos, aunque algunas especies tropicales de gran tamaño consumen vertebrados pequeños (figura 25.37a).

Los milpiés son animales que se desplazan más lento y se alimentan de vegetación en descomposición. Su cuerpo es redondeado y tiene dos pares de patas en la mayoría de los segmentos, hasta un total de 250, aproximadamente (figura 25.37b).

Para repasar en casa

¿Qué son los miriápodos?

■ Los miriápodos son artrópodos terrestres con dos antenas y muchos segmentos corporales. Los ciempiés son depredadores, y los milpiés son agentes de descomposición.

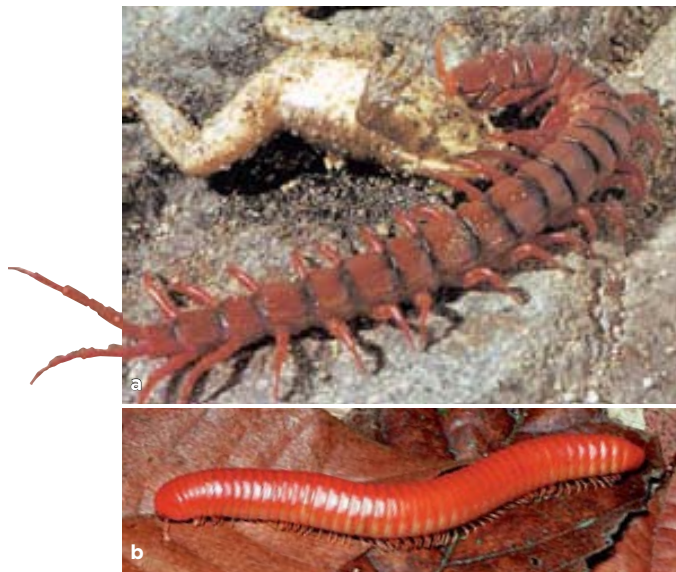


Figura 25.37 (a) Ciempiés del sureste de Asia alimentándose de una rana que capturó. Las antenas falsas del último segmento impiden que los depredadores ataquen la cabeza del ciempiés. (b) Un milpiés.

25.16 Los insectos

■ Los artrópodos son el phylum de animales más exitoso y, entre ellos, los insectos son los mejor adaptados.

■ Conexión con Genómica 16.5.

Características de los insectos

Con más de un millón de especies, los insectos son el grupo de artrópodos más diverso. Además, son sorprendentemente abundantes. Según algunas estimaciones, las hormigas constituyen cerca de 10% de la biomasa animal del mundo (el peso total de todos los animales vivos).

El cuerpo de los insectos está dividido en tres partes, cabeza, tórax y abdomen (figura 25.38). La cabeza tiene un par de antenas y dos ojos compuestos que constan de unidades individuales, cada una con un cristalino. Cerca de la boca poseen mandíbulas similares a quijadas y otros apéndices para la alimentación. Los insectos se alimentan de diversas formas y sus estructuras bucales reflejan su especialidad (figura 25.39).

Tres pares de patas se extienden a partir del tórax del insecto. En algunos grupos el tórax tiene también uno o dos pares de alas. Los insectos son los únicos invertebrados con alas.

Aunque algunos insectos pasan parte del tiempo en el agua, el grupo es principalmente terrestre. Su sistema respiratorio consta de tubos traqueales que llevan el aire de las aberturas que se localizan en la superficie del cuerpo a los tejidos en el interior del mismo. Como otros artrópodos, los insectos tienen sistema circulatorio abierto.

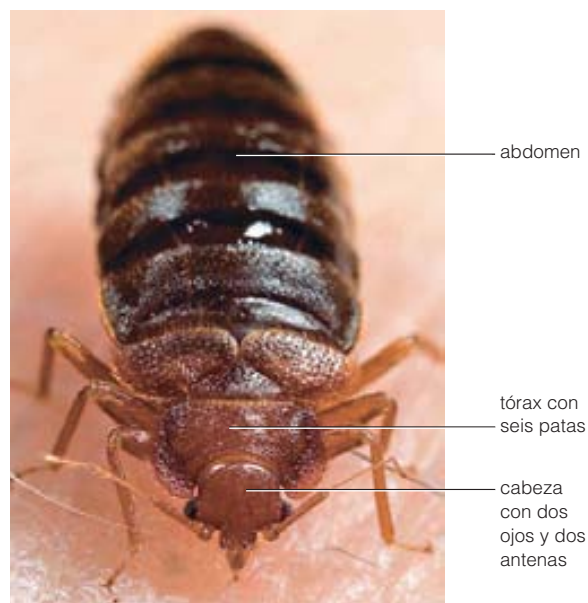


Figura 25.38 Esta chinche de la cama (*Cimex lectularius*) ilustra el plan básico del cuerpo de un insecto: cabeza, tórax y abdomen. Este insecto mide 7 milímetros de largo y se alimenta de sangre humana.

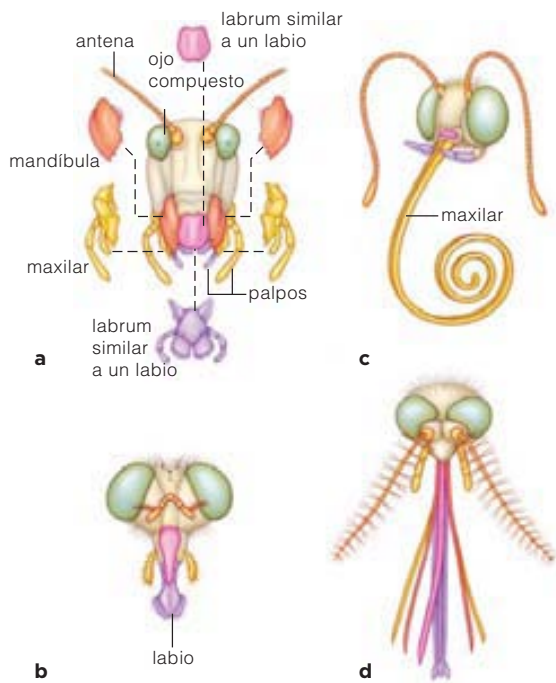


Figura 25.39 Animada Ejemplos de apéndices en los insectos. Partes de la cabeza de (a) grillos, que se alimentan masticando plantas fibrosas; (b) moscas, que succionan nutrientes; (c) mariposas, que absorben por succión el néctar de las plantas con flor, y (d) mosquitos, que pican al huésped y succionan su sangre.

Los insectos tienen un sistema digestivo completo, dividido en intestino anterior, intestino medio (donde se digieren los alimentos) e intestino posterior (donde se reabsorbe el agua). Igual que en las arañas y otros artrópodos terrestres, los túbulos de Malpighi que tienen en el interior del abdomen realizan funciones de excreción. Los desechos ricos en nitrógeno producidos por la digestión de proteínas se difunden de la sangre hacia estos tubos. Allí, las enzimas transforman los desechos en cristales de ácido úrico, que el insecto excreta. Los túbulos de Malpighi ayudan a que el insecto elimine desechos metabólicos tóxicos sin perder el agua, muy importante para la sobrevivencia.

El abdomen del insecto también contiene órganos sexuales. Tiene sexos separados. Dependiendo del grupo, el huevo fertilizado brota para producir una versión del adulto en pequeño, o una etapa juvenil que experimenta **metamorfosis** posterior. Durante la metamorfosis los tejidos de la etapa juvenil se reorganizan (figura 25.40). La metamorfosis incompleta implica que los cambios de forma corporal se realizan poco a poco. Los individuos juveniles, llamados ninfas, cambian un poco en cada muda. La metamorfosis completa es más radical. En este caso, el individuo juvenil, llamado larva, crece y experimenta mudas sin cambio en el plan de organización corporal. Después se transforma en una pupa, la cual realiza una remodelación de los tejidos para producir al adulto.

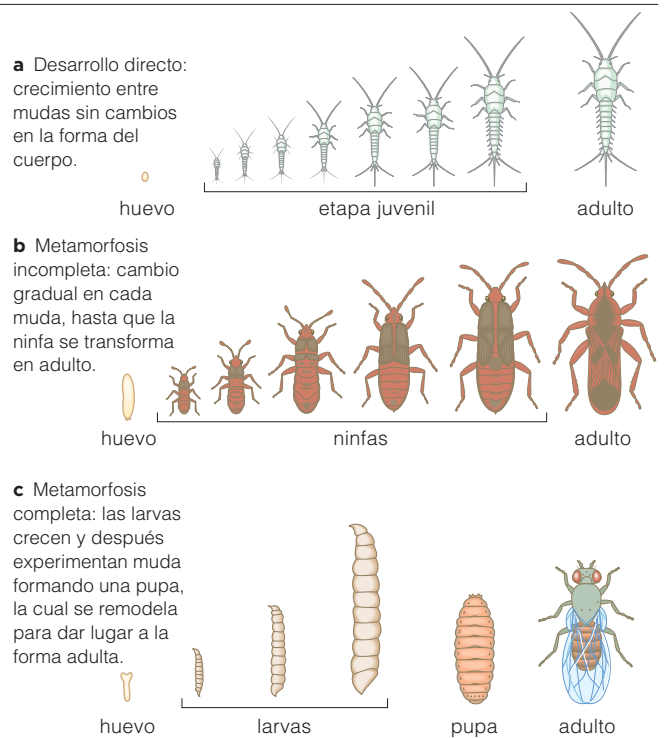


Figura 25.40 Desarrollo de los insectos. (a) Los peces de plata (*Lepisma saccharina*) muestran un desarrollo directo. Las crías simplemente cambian de tamaño en cada muda. (b) Los insectos, incluyendo a las chinches, experimentan metamorfosis *incompleta*, presentando algunos cambios en cada muda. (c) Las moscas de la fruta muestran metamorfosis *completa*. La larva se desarrolla formando una pupa, la cual se remodela para dar lugar a un adulto.

Orígenes de los insectos

Hasta hace poco se creía que los insectos eran parientes cercanos de los miriápodos. Ambos grupos tienen un solo par de antenas y patas no ramificadas. Entonces (como ha ocurrido tantas veces) la nueva información hizo que los científicos encontraran otras conexiones. La hipótesis actual afirma que los insectos están relacionados más estrechamente con los crustáceos. De manera específica, se cree que los insectos descienden de crustáceos de agua dulce, y que su primer linaje fue el llamado pez de plata (*Lepisma saccharina*) (figura 25.40a). Si esta hipótesis es correcta, los insectos son crustáceos terrestres.

Para repasar en casa

¿Qué son los insectos?

- Los insectos son los animales más diversos y abundantes. Tienen un plan de organización corporal de tres partes: cabeza, tórax y abdomen. La cabeza tiene ojos compuestos, un par de antenas y piezas bucales especializadas; el tórax tiene tres pares de patas y, en algunos linajes, alas.
- Los insectos están adaptados para vivir en tierra. Un sistema de tubos traqueales aporta aire a sus tejidos. Los túbulos de Malpighi que están en su abdomen les permiten expulsar desechos reduciendo al mínimo la pérdida de agua.
- Según las hipótesis más recientes, los insectos evolucionaron a partir de un linaje de crustáceos.

■ Es un hecho que los insectos constituyen un grupo animal muy importante, tanto por sus aportaciones positivas como por sus efectos negativos.

■ Conexiones con Protozoarios flagelados 22.2, Paludismo 22.6.

Un vistazo a la diversidad de los insectos

Como se comentó antes, los insectos muestran una diversidad considerable, con más de un millón de especies. Los representativos de la figura 25.41 constituyen tan sólo una muestra de su variedad. Entre ellos, sólo los pececillos de plata (figura 25.41a) experimentan desarrollo directo. Además de los insectos simples, aquellos con metamorfosis incompleta incluyen tijerillas, piojos, cigarras, libélulas, termitas y grillos. Las tijerillas son agentes de descomposición con cuerpo plano (figura 25.41b). Al igual que los peces de plata, es fácil encontrarlos en garajes y sótanos. Los piojos no tienen alas, son hematófagos y se alimentan a partir de animales de sangre caliente (figura 25.41c). Las cigarras (figura 25.41d) y los grillos y pulgones relacionados con ellas tienen alas, y se alimentan de jugos de plantas. Las libélulas (figura 25.41e) son ágiles depredadores aéreos de otros insectos. Las termitas viven en grandes grupos familiares. Tienen simbiosis procariotas y protistas en su intestino, los cuales les permiten digerir la madera (figura 25.41f). No son bienvenidas cuando devoran construcciones de madera, aunque son importantes agentes de descomposición. Los grillos no se alimentan de madera, pero son capaces de masticar las partes de plantas no leñosas (figura 25.41g).

Los cuatro linajes de insectos más exitosos tienen alas y experimentan metamorfosis incompleta. Existen aproximadamente 150,000 especies de moscas o dípteros (figura 25.41h), y por lo menos el mismo número de escarabajos o coleópteros (figura 25.41i,j). La avispa de la figura 25.41k es uno de los más o menos 130,000 himenópteros registrados. Este grupo también incluye abejas y hormigas. Los lepidópteros, como polillas y mariposas (figura 25.41l) constituyen alrededor de 120,000 especies. Como comparación, considera que hay alrededor de 4,500 especies de mamíferos.

Servicios ecológicos

Como vimos en la sección 23.8, las plantas con flor coevolucionaron con sus insectos polinizadores. La gran mayoría de estas plantas son polinizadas por miembros de uno de los cuatro grupos de insectos más exitosos. Los otros grupos incluyen pocos polinizadores o ninguno. Según una hipótesis, la interacción cercana entre grupos de insectos polinizadores y plantas con flor contribuyó a un aumento en la velocidad de especiación de ambos.

En la actualidad, la declinación en poblaciones de insectos polinizadores es preocupante. El desarrollo de áreas naturales, el uso de pesticidas y la diseminación de enfermedades recién introducidas, están reduciendo las poblaciones de insectos que polinizan plantas nativas y cosechas

agrícolas. Analizaremos este problema con más detalle en el capítulo 30.

Los insectos también son importantes como alimento para animales silvestres. Casi todas las aves cantoras alimentan a sus polluelos con una dieta que consta principalmente de insectos. Muchas aves cantoras migratorias viajan grandes distancias para anidar y criar a sus polluelos en áreas donde la abundancia de insectos es alta estacionalmente. Las larvas acuáticas de insectos, como las libélulas, las llamadas moscas efímeras (efemerópteros) y los mosquitos, sirven de alimento a truchas y otros peces de agua dulce. Los anfibios y reptiles se alimentan principalmente de insectos. Hasta los humanos consumen insectos: en muchas culturas son considerados como una sabrosa fuente de proteínas.

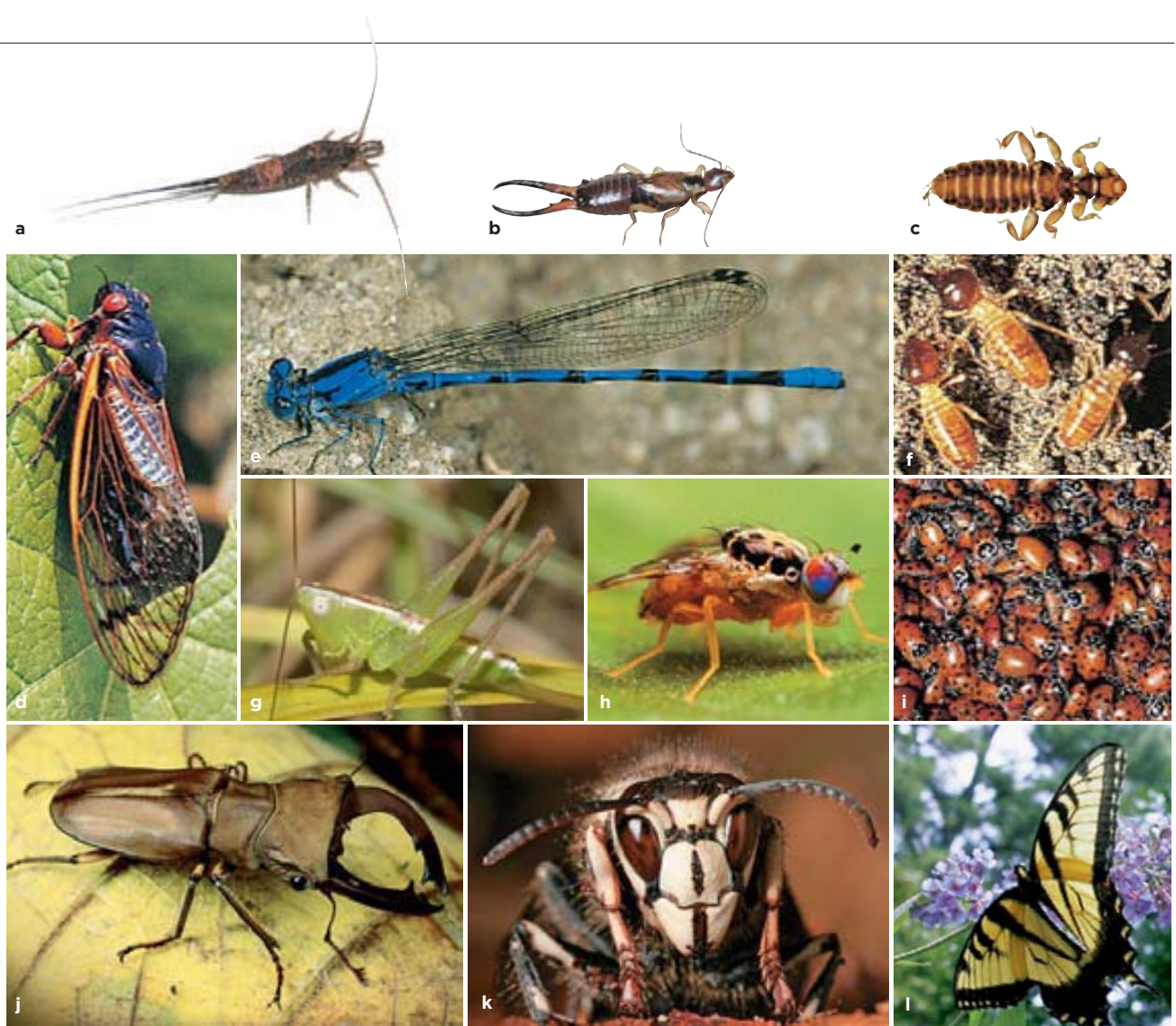
Los insectos aprovechan los desechos y residuos. Las moscas y escarabajos descubren con rapidez cadáveres de animales o pilas de heces. Ponen sus huevos en o sobre dicha materia orgánica, y las larvas que brotan la devoran. Gracias a estas acciones, los insectos evitan la acumulación de desechos y residuos orgánicos, y ayudan a la redistribución de nutrientes en el ecosistema.

Efectos sobre los cultivos

Los insectos son nuestros principales competidores por alimentos y otros productos vegetales. Se estima que alrededor de la cuarta o tercera parte de todas las cosechas que se cultivan en Estados Unidos se pierden a causa de los insectos. Además, en una era de comercio y viajes globales, tenemos que preocuparnos por algo más que las plagas naturales de la región. Consideremos la mosca de la fruta del Mediterráneo (figura 25.41h). Ésta pone huevos en cítricos y otros frutos, así como en muchas verduras. Los daños causados a las plantas y los frutos por las moscas del Mediterráneo pueden reducir a la mitad el rendimiento de una cosecha. Aunque estas moscas no son nativas del continente americano, algunas logran llegar a esta región. Hasta el momento los esfuerzos de erradicación han tenido éxito, pero han costado cientos de millones de dólares. No obstante, el problema económico pierde importancia cuando se piensa que si la mosca del Mediterráneo se estableciera permanentemente en América, muy probablemente la pérdida de cosechas resultaría mucho más cara.

Vectores de enfermedad

¿Cuál es el animal más mortífero? Quizá el mosquito. Como vimos con anterioridad, ciertas especies de mosquitos transmiten el paludismo, enfermedad que provoca la muerte de más de un millón de personas al año (sección 22.6). Además, los mosquitos son vectores de virus y gusanos redondos causales de enfermedades. Otros insectos que pican pueden diseminar diversos patógenos. Las moscas mordedoras transmiten el mal del sueño africano; los insectos mordedores provocan la enfermedad de Chagas (sección 22.2). Las pulgas que pican a las ratas y después a



los humanos pueden transmitir la peste bubónica. Los piojos corporales inoculan el tifo.

Hasta donde sabemos, las chinches (figura 25.38) no causan enfermedades. Sin embargo, una fuerte infestación de estos insectos podría provocar debilidad como resultado de pérdida de sangre, especialmente en los niños.

Para repasar en casa

¿Qué efectos tienen los insectos?

■ Hay muchos grupos de insectos. Los cuatro más diversos incluyen miembros polinizadores de plantas con flor. Como tales, los insectos colaboran al aumento de las cosechas. Estos animales desempeñan, además, un importante papel ecológico como alimento para otros y como agentes para disposición de desechos.

■ Un reducido número de especies de insectos compete con nosotros por las cosechas o transmiten patógenos.

Figura 25.41 Muestra de la diversidad de los insectos. (a) Uno de los pececillos de plata, único grupo de insectos con desarrollo directo.

Insectos con metamorfosis incompleta: (b) Tijerilla europea, una plaga doméstica común. Las pinzas curvas de la cola indican que es un macho. En las hembras las pinzas son rectas. (c) Piojo del pato. Se alimenta de pedazos de pluma y piel. (d) Cigarra. Las cigarras macho son de los insectos más ruidosos. Tienen órganos especializados para producir sonido, los cuales emplean para atraer a las hembras. (e) Libélula. Uno de los insectos cuya etapa larvaria es acuática. (f) Las termitas soldado son estériles; sus cabezas emiten sustancias pegajosas para defender su colonia. (g) Grillo.

Miembros de los cuatro grupos más diversos. Todos tienen alas y experimentan metamorfosis completa. (h) Mosca de la fruta del Mediterráneo. Las larvas de este insecto destruyen los cítricos y otras cosechas. (i) Mariquita con una cubierta de alas distintiva de color rojo y negro. (j) Escarabajo cuerno de venado de Nueva Guinea. Los machos, como el que se muestra, tienen enormes mandíbulas; las de las hembras son más pequeñas. (k) El avispon cara blanca es un himenóptero. Ésta es una hembra fértil o reina, que vive en un lecho recubierto con sus abundantes descendientes. (l) Mariposa cola de golondrina, hermoso lepidóptero que aquí se muestra actuando como polinizador.

25.18 Los equinodermos de piel espinosa

■ Los equinodermos comienzan su vida como larvas bilaterales, y se desarrollan hasta convertirse en adultos radiales de piel cubierta por espinas.

■ Conexión con Patrones de desarrollo 19.3.

La división entre protostomados y deuterostomados

En la sección 25.1 hablamos de los dos principales linajes de animales, los protostomados y los deuterostomados. Hasta el momento todos los animales con embrión de tres capas que hemos analizado (desde gusanos planos hasta artrópodos) han sido protostomados. En esta sección comenzaremos a describir los linajes de los deuterostomados. Los equinodermos son el grupo más grande de deuterostomados invertebrados. Estudiaremos otros deuterostomados invertebrados y vertebrados en el siguiente capítulo.

Características y plan de organización corporal de los equinodermos

Los **equinodermos** (phylum Equinodermata) incluye alrededor de 6,000 invertebrados marinos. Su nombre significa “piel con espinas”, y se refiere a las espinas y placas de carbonato de calcio embebidas en ella. Los adultos tienen plan corporal radial, con cinco partes (o múltiplos de cinco) en

torno a un eje central. No obstante las larvas son bilaterales, lo cual sugiere que el ancestro de los equinodermos fue un animal bilateral.

Las estrellas de mar son los equinodermos más conocidos y las emplearemos como ejemplo de su plan de organización corporal (figura 25.42). Las estrellas de mar carecen de cerebro, pero tienen un sistema nervioso descentralizado. Las manchas oculares en las puntas de los brazos les sirven para detectar la luz y el movimiento.

Una estrella de mar típica es un depredador activo que se desplaza sobre pequeños pies tubulares llenos de líquido. Éstos forman parte de un **sistema vascular de agua** característico de los equinodermos. En la figura 25.42a se muestra el sistema de canales lleno de líquido en cada brazo de la estrella de mar. Canales laterales llevan líquido celómico a las ámpulas musculares que funcionan como el bulbo de un gotero (figura 25.42b). La contracción de la ámpula impulsa líquido al pie tubular anexo, extendiéndolo. La estrella de mar se desliza a continuación mediante contracción y relajación coordinada de las ámpulas que redistribuyen líquidos entre cientos de pies tubulares.

Con frecuencia la estrella de mar se alimenta de moluscos bivalvos, para lo cual puede deslizar su estómago a través de su boca y hacia la concha del bivalvo. El estómago secreta ácido y enzimas que matan al molusco y comienzan a digerirlo. El alimento parcialmente digerido es llevado al

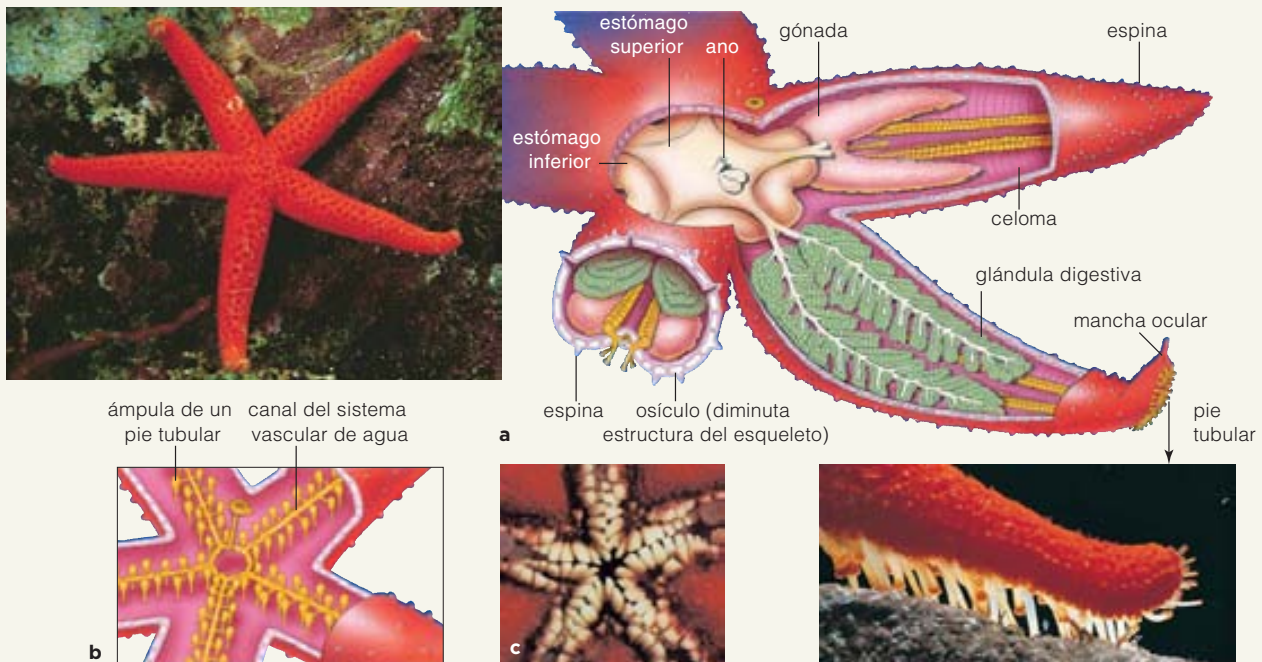


Figura 25.42 Animada Plan de organización corporal de la estrella de mar. (a) Principales componentes del cuerpo central y los brazos radiales, con acercamiento a su pequeño pie tubular. (b) Organización del sistema vascular de agua. Éste, en combinación con muchos pies tubulares, constituye la base de la locomoción. (c) Aparato similar a una dentadura, que permite la alimentación de la estrella de mar.

estómago y la digestión se completa con ayuda de las glándulas digestivas que tiene en los brazos.

El intercambio de gases ocurre por difusión a través del pie tubular y las pequeñas proyecciones de piel en la superficie del cuerpo. No cuenta con órganos excretorios especializados.

Tiene sexos separados. Las gónadas masculinas o femeninas se encuentran en los brazos. Los óvulos y espermatozoides son liberados al agua, y la fertilización produce un embrión que al desarrollarse genera una larva bilateral ciliada, la cual nada en torno y se desarrolla hasta llegar a su forma adulta, que no nada.

Las estrellas de mar y otros equinodermos tienen la notable capacidad de regenerar las partes del cuerpo que pierden. Si se corta una estrella de mar en pedazos, cualquier porción que tenga parte del disco central puede reproducir el resto del cuerpo.

Diversidad de los equinodermos

Las estrellas quebradizas son los equinodermos más diversos y abundantes (figura 25.43a). Son menos conocidas que las estrellas de mar, porque generalmente viven en aguas más profundas. Tienen un disco central y brazos muy flexibles que se desplazan como si fueran serpientes. La mayoría de las estrellas quebradizas son agentes de descomposición que viven en el piso marino.

En los erizos de mar, el carbonato de calcio forma una cubierta redonda y rígida, con espinas prominentes (figura 25.43b). Éstas le dan protección y contribuyen al movimiento. Algunos erizos se alimentan de algas, y otros actúan como agentes de descomposición o se alimentan de invertebrados. Los huevos de erizo marino se emplean en algunos sushis. La cosecha excesiva para su comercialización en Asia amenaza a las especies que producen los huevos más preciados.

En los pepinos de mar, las partes endurecidas se encuentran reducidas a placas microscópicas embebidas en un cuerpo blando. Los individuos de algunas especies, como el de la figura 25.43c, filtran los alimentos del agua de mar. Otros tienen cuerpo similar a serpientes y, como los gusanos, se alimentan comiendo sedimentos y digiriendo cualquier tipo de materia orgánica.

Por carecer de espinas o placas afiladas, los pepinos de mar tienen una defensa alterna. Al verse amenazados expulsan una masa pegajosa de filamentos especializados y órganos internos a través del ano. Esta maniobra logra distraer al depredador, mientras el pepino de mar escapa; las partes que pierde le vuelven a crecer.

Para repasar en casa

¿Qué son los equinodermos?

■ Los equinodermos son invertebrados deuterostomados que, al llegar a la etapa adulta, presentan un cuerpo radial. Carecen de cerebro y tienen un sistema vascular de agua único, que tiene funciones de locomoción.

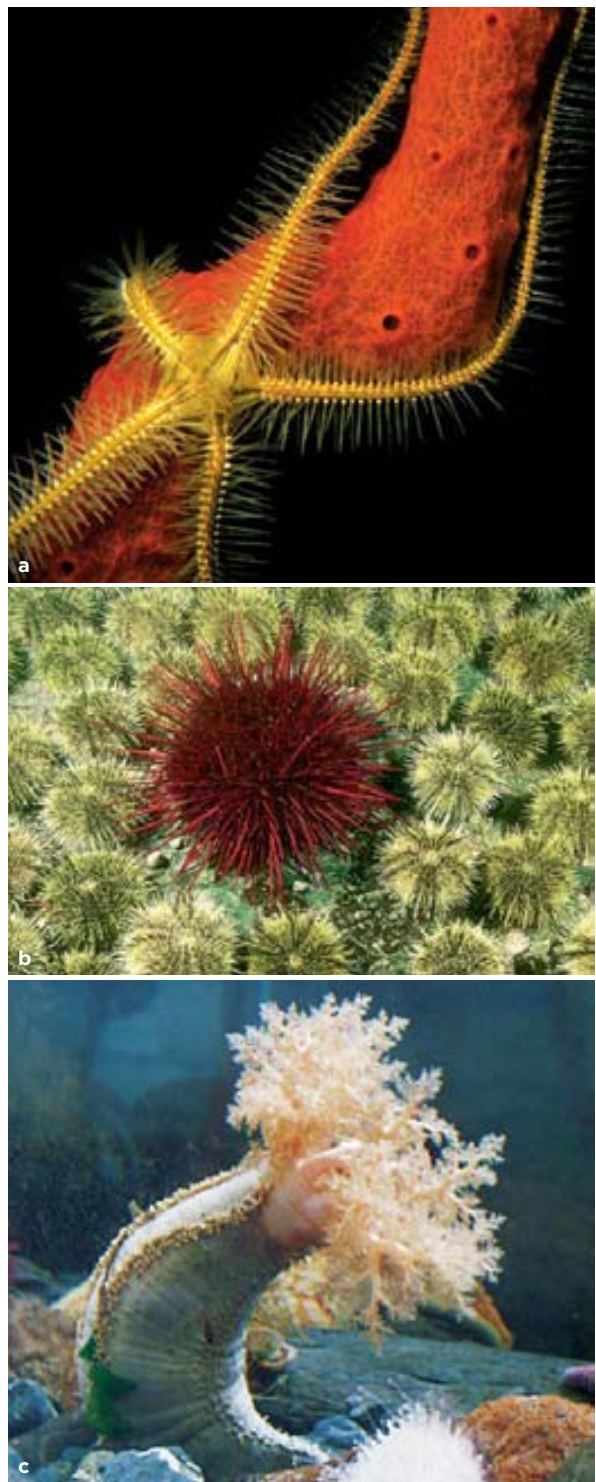
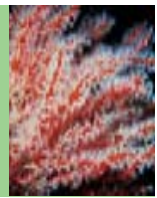


Figura 25.43 (a) Estrella quebradiza; sus delgados brazos realizan movimientos rápidos, similares a los de las serpientes. (b) Bosque marino de erizos que pueden desplazarse sobre espinas y algunos pies tubulares. (c) Pepino de mar con filas de pies tubulares a lo largo de su cuerpo blando.

Los invertebrados marinos son importantes componentes de los ecosistemas, fuente de alimento, y productores de moléculas con potencial para uso en aplicaciones industriales o como medicamentos. Diversas especies de caracoles cónicos, esponjas, corales, cangrejos y pepinos de mar fabrican compuestos que parecen prometedores como fármacos. Sin embargo, al comenzar a explorar este potencial, observamos que la biodiversidad marina se encuentra disminuida, como resultado de la destrucción del hábitat y la cosecha excesiva.

¿Por qué opción votarías?

La pesca de arrastre ayuda a que el precio de los mariscos sea bajo, pero puede destruir el hábitat de algunos invertebrados. ¿Debería prohibirse? Ve más detalles en CengageNOW, y después vota en línea.



RESUMEN

Sección 25.1 Los **animales** son heterótrofos multicelulares con células sin pared. Algunos animales no tienen simetría corporal, o bien presentan **simetría radial**, como una rueda. La mayoría tiene **simetría bilateral** y presentan **cefalización**, una concentración de nervios y estructuras sensoriales en el extremo de la cabeza. La mayoría digiere alimentos en el **intestino**, el cual puede estar rodeado por tejidos o encontrarse dentro de una cavidad llena de líquido. La cavidad puede ser un **celoma** totalmente recubierto, o un **pseudoceloma** parcialmente recubierto.

Dos ramas principales de animales bilaterales, los protostomados y los deuterostomados, tienen celoma e intestino completo. En los **protostomados**, la primera abertura del embrión se transforma en una boca; en los **deuterostomados** el ano se forma primero.

- Usa la animación de CengageNOW y familiarízate con los términos necesarios para entender los planos de organización corporal de los animales.

Secciones 25.2, 25.3 Lo más probable es que los animales hayan evolucionado a partir de una colonia similar a los **coanoflagelados**, un tipo de protistas. Los **placozoarios** son los animales modernos estructuralmente más simples.

Los fósiles animales más antiguos, llamados Ediacaranos, datan de hace más o menos 600 millones de años. Una gran evolución adaptativa ocurrida en el Cámbrico dio lugar a la mayoría de los linajes modernos.

Las relaciones entre grupos de animales aún son objeto de investigación. Por ejemplo, estudios genéticos recientes sugieren que todos los vertebrados que **mudan** están estrechamente relacionados.

Sección 25.4 Las **esponjas** son asimétricas y no tienen tejidos ni órganos. Filtran alimentos del agua y son **hermafroditas**: cada una fabrica tanto huevos como espermatozoides. Los adultos permanecen en un mismo sitio, pero las formas inmaduras, llamadas **larvas**, nadan.

- Usa la animación de CengageNOW para explorar el plan corporal de una esponja.

Sección 25.5 Los **cnidarios**, como las medusas, los corales y las anémonas marinas, tienen simetría radial. Son los únicos que presentan **cnidoblastos**, los cuales emplean para atrapar presas y defenderse. Tienen dos tejidos con una capa tipo jalea con funciones de **esqueleto hidrostático** entre ellas. Sus movimientos son controlados por una **red de nervios**. La cavidad gastrovascular tiene funciones tanto respiratorias como digestivas.

- Usa la animación de CengageNOW para comparar los planes de organización corporal de los cnidarios y sus ciclos de vida.

Sección 25.6 Los **gusanos planos**, como las planarias, son protostomados bilaterales y los animales más simples con sistemas de órganos. Los **cordones nerviosos** se conectan con **ganglios** en la cabeza, los cuales sirven como centro de control. El intestino es sacular y una **faringe** capta los alimentos y expelle los desechos. Las tenias son gusanos parásitos con cuerpo

constituido por unidades llamadas **proglótidos**. Los trematodos también son parásitos.

- Usa la animación de CengageNOW para aprender acerca de los sistemas de órganos y ciclos de vida de los gusanos planos.

Sección 25.7 Los **anélidos** son gusanos segmentados (como las lombrices de tierra y los poliquetos) y sanguijuelas. Sus sistemas circulatorio, digestivo (regulador de solutos) y nervioso se extienden a través de todas las cámaras celómicas. La composición de líquido corporal es regulada por los **nefridios**.

- Usa la animación de CengageNOW para investigar el plan de organización corporal de una lombriz de tierra.

Secciones 25.8, 25.9 Los **moluscos** tienen un **manto** similar a una capa. La mayoría presenta **branquias** respiratorias en la cavidad del manto, y se alimenta usando una **rádula** para raspar los alimentos. Unos ejemplos son los **quitones**; los **gastropodos** (como los caracoles) que experimentan **torsión**; los **bivalvos** (como las almejas) y los **cefalópodos**.

- Usa la animación de CengageNOW para comparar los planes de organización corporal de los moluscos.

Sección 25.10 Los **rotíferos** y los **tardígrados** son diminutos animales que pueblan hábitats húmedos o acuáticos. Los rotíferos tienen cabeza ciliada y pseudoceloma. Los tardígrados u osos de agua tienen un celoma reducido, y experimentan muda. Ambos grupos pueden secarse y sobrevivir por largos periodos en condiciones adversas.

Sección 25.11 Los **gusanos redondos** (nematodos) tienen cuerpo no segmentado, una cutícula que muda, un intestino completo y un celoma falso. Algunos son parásitos de los humanos.

- Usa la animación de CengageNOW para aprender acerca del plan de organización corporal de un gusano redondo.

Secciones 25.12-25.17 Los **artrópodos**, el phylum animal más grande, tienen **exoesqueleto** articulado, o esqueleto externo. La mayoría presenta uno o más pares de **antenas** sensoriales. Los grupos terrestres cuentan con **túbulos de Malpighi** para expeler desechos.

Los **quelicerados** incluyen los cangrejos herradura marinos y los arácnidos (arañas, escorpiones, garrapatas y ácaros). Los **crustáceos**, en su mayoría marinos, incluyen piojos de la madera, cangrejos, langostas, lapas, krill y copépodos. Los **miriápodos** son ciempiés depredadores y milpiés descomponedores. Los insectos, los artrópodos mejor adaptados, incluyen los únicos vertebrados con alas. La mayoría experimenta **metamorfosis**, un cambio de forma corporal entre las etapas larvaria y adulta. Los insectos polinizan las plantas, aprovechan los desechos y sirven como alimento de otros animales, aunque algunos se comen las cosechas o transmiten enfermedades.

- Usa la animación de CengageNOW para aprender acerca de los ciclos de vida y planes de organización corporal de los artrópodos.

Ejercicio de análisis de datos

Los cangrejos herradura del Atlántico, *Limulus polyphemus*, han sido ecológicamente importantes desde hace tiempo. Durante más de un millón de años sus huevos sirvieron de alimento a las aves migratorias de las costas. Más recientemente, los humanos comenzaron a emplearlos como carnada; además, su sangre se ha empezado a utilizar en la investigación experimental para hallar remedios contra toxinas bacteriales que pueden ser mortales. Para mantener estables las poblaciones de cangrejo herradura, se extrae sangre de los animales capturados y luego se les deja libres en la naturaleza. La preocupación sobre la supervivencia de estos animales después de sangrarlos condujo a los investigadores a realizar un experimento. Compararon la supervivencia de los animales capturados y mantenidos en un tanque contra la de los animales capturados, sangrados y mantenidos en otro tanque similar. En la figura 25.44 se muestran los resultados.

1. ¿En qué prueba murieron más cangrejos de control? ¿En cuál de ellas murieron más cangrejos sangrados?
2. Examinando los resultados generales, ¿cómo difirió la mortalidad de ambos grupos?
3. Basándote en estos resultados, ¿concluirías que sangrar a los cangrejos herradura los daña más que la simple captura?

Prueba	Animales de control		Animales sangrados	
	Número de cangrejos	Número de muertes	Número de cangrejos	Número de muerte
1	10	0	10	0
2	10	0	10	3
3	30	0	30	0
4	30	0	30	0
5	30	1	30	6
6	30	0	30	0
7	30	0	30	2
8	30	0	30	5
Total	200	1	200	16

Figura 25.44 Mortalidad de los cangrejos herradura macho jóvenes mantenidos en tanques durante dos semanas tras su captura. Se tomó sangre de la mitad de los animales el día de su captura. Los animales de control fueron manipulados, pero no sangrados. Este procedimiento se repitió ocho veces con distintos conjuntos de cangrejos herradura.



Sección 25.18 Los equinodermos, como las estrellas de mar, son miembros invertebrados del linaje de los deuterostomados. Tienen piel con espinas, espículas o placas de carbonato de calcio. Un **sistema vascular de agua** con pies tubulares les ayuda a deslizarse. Los adultos son radiales, pero su morfología en etapas larvares y otras características evidencian que tuvieron ancestros bilaterales.

■ Usa la animación de CengageNOW para examinar el plan de organización corporal de una estrella de mar y observar los pies tubulares en acción.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. ¿La siguiente afirmación es cierta o falsa? Las células animales no tienen paredes.
2. El _____ es una cavidad corporal totalmente recubierta con tejido derivado del mesodermo.
3. _____ es el grupo de protistas modernos relacionado de manera más estrecha con los animales.
4. _____ filtran alimentos del agua y carecen de tejidos y órganos.
 - a. Las esponjas
 - b. Los gusanos redondos
 - c. Los cnidarios
 - d. Los gusanos planos
5. Sólo los cnidarios tienen _____.
 - a. cnidoblastos
 - b. un manto
 - c. un esqueleto hidrostático
 - d. túbulos de Malpighi
6. Los tremátodos están estrechamente relacionados con _____.
 - a. las tenias
 - b. los gusanos redondos
 - c. los artrópodos
 - d. los equinodermos
7. Los nefridios tienen el mismo papel funcional que _____.
 - a. las gémulas de las esponjas
 - b. las mandíbulas de los insectos
 - c. las células en forma de flama de las planarias
 - d. los pies tubulares de los equinodermos
8. ¿Qué phylum de invertebrados incluye más especies?
 - a. los moluscos
 - b. los gusanos redondos
 - c. los artrópodos
 - d. los gusanos planos

9. La rádula se emplea para _____.
 - a. detectar la luz
 - b. raspar los alimentos
 - c. producir seda
 - d. eliminar el exceso de agua
10. Las lapas son _____ con concha.
 - a. gastrópodos
 - b. cefalópodos
 - c. crustáceos
 - d. copépodos
11. _____ incluyen los únicos invertebrados con alas.
 - a. Los cnidarios
 - b. Los equinodermos
 - c. Los artrópodos
 - d. Los placozoarios
12. Los _____ tienen un celoma y son radiales en su etapa adulta.
13. Relaciona cada término con su correspondiente.

_____ coanoflagelados	a. intestino completo, pseudoce-
_____ placozoarios	loma
_____ esponjas	b. grupo hermano de los animales
_____ cnidarios	c. sistemas de órganos más simples
_____ gusanos planos	d. no tienen tejidos, filtran los ali-
_____ gusanos	mentos
_____ redondos	e. exoesqueleto articulado
_____ anélidos	f. manto sobre la masa corporal
_____ artrópodos	g. gusanos segmentados
_____ moluscos	h. pies tubulares, piel espinosa
_____ equinodermos	i. productores de cnidoblastos
	j. animal más simple que se conoce

■ Visita CengageNOW para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Muchas especies diferentes de gusanos planos, gusanos redondos y anélidos son parásitos de los mamíferos. No hay parásitos de este tipo entre esponjas, cnidarios, moluscos y equinodermos. Propón una explicación plausible de esta diferencia.
2. La muerte masiva de langostas en la bahía de Long Island fue achacada a pesticidas que se rociaron para controlar los mosquitos que transmiten la enfermedad conocida como virus del Nilo Occidental. ¿Por qué es posible que un producto químico diseñado para matar insectos dañe también a las langostas?

Evolución animal: los cordados

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Un transportador defectuoso y la fibrosis quística

En la época de Charles Darwin ya habían sido identificados todos los principales grupos de organismos. Una objeción para aceptar la teoría de la evolución por selección natural propuesta por Darwin fue la aparente ausencia de formas de transición entre los grupos. Si las nuevas especies evolucionaron a partir de las más antiguas, ¿en dónde estaban los "eslabones faltantes", correspondientes a especies con caracteres intermedios entre dos grupos?

De hecho, trabajadores en una cantera alemana descubrieron un eslabón de ese tipo. El fósil, del tamaño de un pichón, semejaba un pequeño dinosaurio. Tenía dientes, tres dedos largos tipo garra en un par de miembros delanteros y una larga cola ósea. Más tarde los trabajadores encontraron otro espécimen, y luego alguien notó que tenía plumas. Si se trataba de aves fosilizadas, ¿por qué tenían dientes y cola ósea? Si eran dinosaurios, ¿por qué tenían plumas? Al espécimen se le dio el nombre de *Archaeopteryx*, término que significa "antiguo alado" (figura 26.1a).

Hasta el momento se ha encontrado un total de ocho fósiles de *Archaeopteryx*, todos ellos en Alemania, conservados en piedra caliza. La datación radiométrica (sección 17.6) reveló que el *Archaeopteryx* vivió hace más o menos 150 millones de años, a finales del Jurásico, en lo que actualmente es piedra caliza y antes eran sedimentos de una laguna poco profunda cerca de la playa del supercontinente Pangea. Cuando los cuerpos de los

organismos caían en esa laguna, los finos sedimentos los cubrían con rapidez. Con el paso del tiempo los sedimentos se compactaron y endurecieron, transformándose en la tumba de piedra donde descansan más de 600 especies, incluyendo invertebrados marinos, dinosaurios y *Archaeopteryx*.

Ningún humano fue testigo de las transiciones que condujeron a la diversidad de los animales modernos. Sin embargo, los fósiles son evidencia física de los cambios, y la datación radiométrica nos permite asignar un sitio en el tiempo a los fósiles. La estructura, la bioquímica y las secuencias de genes de los organismos vivos nos dan información sobre sus ramificaciones.

La teoría de la evolución por selección natural constituye la mejor explicación para las semejanzas y diferencias genéticas observadas entre las especies, así como para las formas transicionales que se observan en los registros fósiles. Los evolucionistas discuten con frecuencia acerca de cómo interpretar los datos y sobre cuál de los mecanismos conocidos explica mejor la historia de los seres vivos. Al mismo tiempo esperan con emoción la aparición de nuevas evidencias que apoyen las hipótesis o comprueben que son erróneas. Como verás, los fósiles y otras evidencias constituyen los fundamentos de la descripción de los vertebrados que haremos en este capítulo, incluyendo la historia del origen del hombre.



¡Mira el video! **Figura 26.1** Ubicación de *Archaeopteryx* en el tiempo. **(a)** Uno de los fósiles de *Archaeopteryx* hallados en Alemania. Se ve con claridad que tenía plumas, una larga cola ósea y dientes. Ninguna ave moderna tiene cola ósea o dientes. **(b)** Pintura basada en fósiles de plantas y animales sobre cómo vivían en un bosque del Jurásico. Al frente se ven dos *Archaeopteryx* volando. Detrás de ellos hay un *Apatosaurus*, un enorme herbívoro, seguido por el *Sauropheganax* ("rey de los reptiles carnívoros"). En el fondo, a la distancia, se ven unos *Camptosaurus* (izquierda) y un *Stegosaurus* (derecha).

Conceptos básicos



Características de los cordados

Un conjunto singular de caracteres distingue a los cordados: un bastón de apoyo (la notocorda); un cordón nervioso dorsal hueco; una faringe con ranuras branquiales en la pared y una cola que se extiende más allá del ano. Ciertos invertebrados y todos los vertebrados pertenecen a este grupo. [Sección 26.1](#)



Tendencias entre los vertebrados

En los linajes de los vertebrados evolucionó una columna vertebral que reemplazó la notocorda. Aparecieron también quijadas y aletas para nadar. Las aletas carnosas con soporte óseo evolucionaron para dar lugar a miembros que permitieron que algunos vertebrados caminaran sobre la tierra. Una vez en el entorno terrestre, los pulmones reemplazaron las branquias y la circulación se modificó de manera concertada. [Sección 26.2](#)



Transición del agua a la tierra

Los vertebrados evolucionaron en los mares, donde aún habitan peces cartilaginosos y óseos. Entre todos los vertebrados, los peces óseos modernos son los más diversos. Un grupo dio lugar a los tetrápodos acuáticos (caminantes de cuatro patas), cuyos descendientes comenzaron a habitar en tierra firme. [Secciones 26.3-26.6](#)



Los amniotas

Los amniotas (reptiles, aves y mamíferos) tienen piel a prueba de agua y son ovíparos; además, presentan riñones altamente eficientes y otros caracteres que les permiten adaptarse a una vida totalmente terrestre. Los reptiles y las aves pertenecen a un linaje de amniotas, y los mamíferos a otro. [Secciones 26.7-26.11](#)



Los primeros humanos y sus ancestros

Los cambios del clima y los recursos disponibles fueron fuerzas selectivas que dieron forma a la anatomía y comportamiento de los primeros humanos y sus ancestros primates. Su flexibilidad cultural y conductual les ayudó a dispersarse desde África a todo el mundo. [Secciones 26.12-26.14](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo continuaremos la historia del linaje de deuterostomados, descrita por primera vez en la sección 25.1.
- Asegúrate de entender los procesos de duplicación genética (12.5), la evolución convergente (19.2), la adaptación (17.3), la especiación alopátrica (18.10) y la radiación adaptativa (18.12). Todos ellos se mencionarán una y otra vez. Los conocimientos sobre cladística (19.1, 19.5) también serán fundamentales.
- Veremos de qué manera los factores físicos, como los asteroides que chocaron contra la Tierra (introducción al capítulo 17) y la tectónica de placas (17.9), influyeron en la evolución y distribución de los animales. Quizá te sea útil consultar de nuevo la escala de tiempo geológico (17.8).
- Examinaremos la historia de la declinación de los anfibios (24.2). Al analizar los planes de organización corporal de los vertebrados, contrastaremos su endoesqueleto con el exoesqueleto (25.12) de los artrópodos.

¿Por qué opción votarías? Algunos coleccionistas privados han adquirido extraños y valiosos fósiles de vertebrados. Ese comercio entre particulares aumenta el costo para los museos, y alienta los robos de lechos de fósiles protegidos. ¿Consideras antiética la venta privada de fósiles significativos de vertebrados? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

26.1 La herencia de los cordados

■ Los cordados constituyen el linaje de deuterostomados más diverso. Algunos son invertebrados, aunque la mayoría son vertebrados.

■ Conexión con Características animales y planes de organización corporal 25.1.

Características de los cordados

El capítulo anterior concluyó con la descripción de los equinodermos, un phylum de deuterostomados invertebrados. La mayoría de los deuterostomados son **cordados** (phylum Chordata). Los embriones de los cordados tienen cuatro caracteres diagnósticos: (1) Un cilindro de tejido conectivo rígido pero flexible, llamada **notocorda**, que se extiende a todo lo largo del cuerpo y les da apoyo. (2) Un cordón nervioso dorsal hueco que corre paralelo a la notocorda. (3) Las ranuras branquiales se abren a través de la pared de la faringe (región de la garganta). (4) Una cola muscular se extiende más allá del ano. Dependiendo del grupo de cordados, algunos, todos o ninguno de estos rasgos persisten en su etapa adulta.

Los cordados son bilaterales y celomados (sección 25.1). Presentan cefalización (las estructuras sensoriales están concentradas en el extremo de la cabeza) y segmentación (estructuras apareadas, como los músculos, se repiten a lo largo de ambos lados del eje corporal longitudinal). Tienen sistema digestivo completo y sistema circulatorio cerrado.

De más o menos 50,000 cordados registrados, la mayoría son **vertebrados** (subphylum Vertebrata), es decir, animales con columna vertebral (tabla 26.1). La mayor parte de este capítulo se dedica a describir sus caracteres y su evolución. A continuación comenzaremos nuestra descripción de los tunicados y anfioxos, dos grupos de cordados invertebrados marinos. También examinaremos brevemente los mixinos, un grupo intermedio.

Los cordados invertebrados

Los **anfioxos** (subphylum Cephalochordata) son cordados con forma de pez, invertebrados, de 3 a 7 centímetros de

Tabla 26.1 Grupos de cordados modernos

Grupo	Especies registradas
Cordados invertebrados:	
Anfioxos	30
Tunicados	2,150
Craneados:	
Mixinos (peces sin quijada)	60
Vertebrados:	
Agnatos (peces sin quijada)	41
Peces con quijada:	
Peces cartilaginosos	1,160
Peces óseos	26,000
Anfibios	4,900
Reptiles	8,200
Aves	8,600
Mamíferos	4,500

Para más detalles sobre la clasificación de los cordados, consulta el apéndice I.

largo (figura 26.2). Conservan todas las características de los cordados en su etapa adulta. Presentan control nervioso central que se extiende hasta la cabeza. Una mancha ocular única en el extremo del cordón nervioso detecta la luz, pero la cabeza carece de cerebro, recubrimiento cerebral u órganos sensoriales pareados, a diferencia de los peces.

Los anfioxos se entierran en los sedimentos hasta el nivel de la boca, y filtran sus alimentos del agua. El movimiento de los cilios ocasiona que el agua fluya a través de la boca hasta la faringe, y salga del cuerpo a través de las ranuras branquiales. Además, los cilios desplazan partículas alimenticias que quedan atrapadas en la mucosidad desde la faringe hasta el intestino.

Igual que los vertebrados, los anfioxos tienen músculos segmentados. Las unidades contráctiles en las células musculares corren paralelas al eje longitudinal del cuerpo. La fuerza que los músculos dirigen contra la notocorda pro-

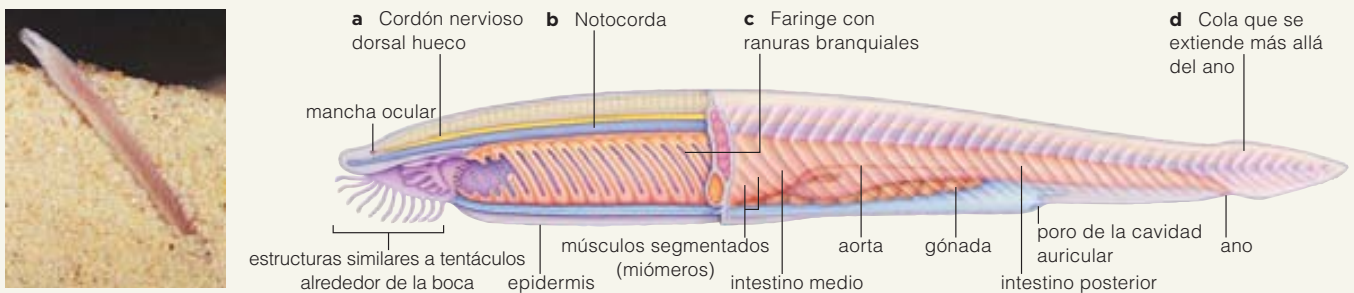


Figura 26.2 Animada Foto y organización corporal de una lanceleta, pequeño animal que se alimenta por filtración. Como otros cordados, tiene un cordón nervioso dorsal hueco (a), notocorda de soporte (b), faringe con ranuras branquiales (c) y cola que se extiende más allá del ano (d).

duce movimientos de un lado a otro, mismos que permiten a los anfibios enterrarse y nadar distancias cortas. Como veremos, esta es la manera en que los peces nadan y en que los primeros vertebrados terrestres caminaron.

Los **tunicados** (subphylum Urocordata) son invertebrados cuyas larvas tienen caracteres típicos de los cordados, pero en su etapa adulta conservan sólo la faringe con ranuras branquiales (figura 26.3). Las larvas nadan por un tiempo y después experimentan metamorfosis. La cola desaparece y otras partes se reordenan para dar forma al cuerpo adulto.

Una cubierta secretada rica en carbohidratos o “túnica”, recubre el cuerpo del adulto, y de ella deriva el nombre común de este grupo. La mayoría de los tunicados son ascidias que viven adheridas al fondo del océano. Cuando se les perturba lanzan chorros de agua. Otros tunicados, conocidos como sálpidos, se deslizan o nadan en mar abierto. Ambos grupos filtran sus alimentos del agua: el agua fluye hacia una cavidad oral, y sigue su camino a través de ranuras branquiales, donde el alimento se pega a la mucosidad y es enviado al intestino. El agua sale por otra cavidad del cuerpo.

Hasta hace poco, los anfibios eran consideradas los invertebrados más cercanos a los vertebrados. Si bien es cierto que los anfibios adultos tienen más parecido con los peces que los tunicados adultos, las semejanzas superficiales a veces resultan engañosas. Nuevos estudios de procesos genéticos y de desarrollo indican que los tunicados son los parientes vivos más cercanos de los vertebrados.

Ten en cuenta que los tunicados y los anfibios no son ancestros de los vertebrados. Estos grupos comparten un ancestro común reciente, pero los caracteres diagnósticos de cada uno los colocan en una ramificación separada del árbol filogenético de los animales.

Con cubierta cerebral, pero sin columna vertebral

Los peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos son **craneados**. El cráneo (una cubierta cerebral de cartilago o huesos) encierra y protege su cerebro; además, poseen ojos pareados y otras estructuras sensoriales en la cabeza.

Los mixinos son los únicos cordados modernos que tienen cráneo pero carecen de columna vertebral (figura 26.4). Igual que los anfibios, estos peces sin quijada y de cuerpo blando poseen una notocorda que soporta su cuerpo. Como otros craneados, el mixino cuenta con oídos pareados que detectan vibraciones y un par de ojos. Sin embargo, éstos carecen de cristalino, de modo que su visión es mala. Los tentáculos sensoriales que presentan cerca de la boca responden al tacto y a los productos químicos disueltos en el entorno, gracias a lo cual el mixino es capaz de localizar su alimento: invertebrados blandos y peces muertos o a punto de morir. El mixino carece de aletas, por lo que se desliza con movimientos zigzagueantes, similares a los de los anfibios.

Los mixinos en ocasiones reciben el nombre de anguilas del fango, porque al verse amenazados secretan hasta varios litros de mucosidad pegajosa. Excretar esa mucosidad es una defensa útil para un animal de cuerpo blando, y

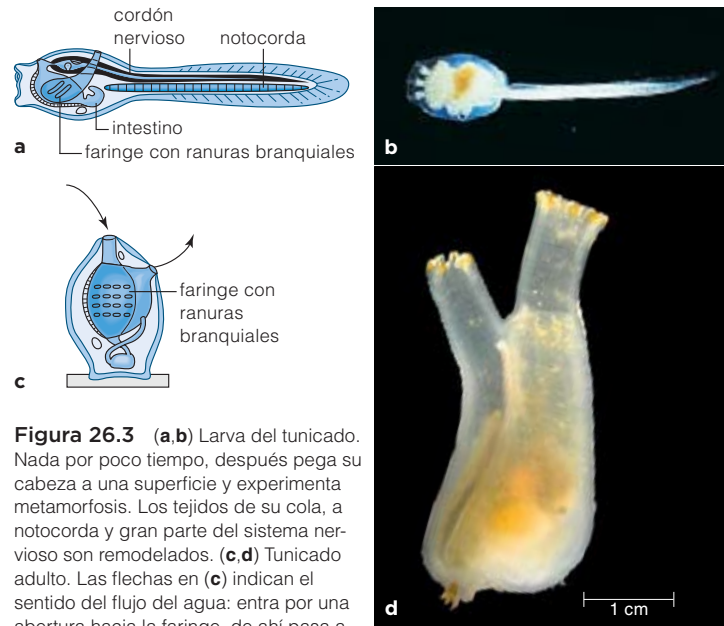


Figura 26.3 (a,b) Larva del tunicado. Nada por poco tiempo, después pega su cabeza a una superficie y experimenta metamorfosis. Los tejidos de su cola, a notocorda y gran parte del sistema nervioso son remodelados. (c,d) Tunicado adulto. Las flechas en (c) indican el sentido del flujo del agua: entra por una abertura hacia la faringe, de ahí pasa a través de las ranuras branquiales, y después sale por otra abertura.

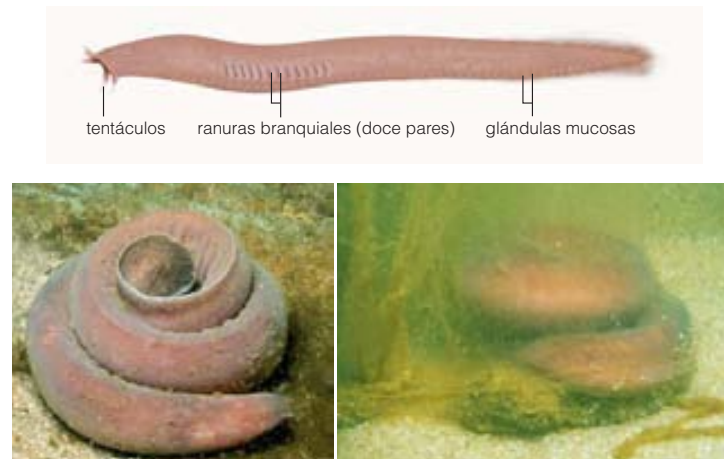


Figura 26.4 La organización corporal de un mixino. Ambas fotografías muestran a un mixino antes y después de haber recubierto su cuerpo con secreciones mucosas resbalosas.

desalienta a la mayoría de los depredadores. No obstante, esto no ha impedido que los humanos atrapen mixinos. La mayoría de las pieles que se venden como “piel de anguila” son en realidad de peces bruja, un tipo de mixino.

Para repasar en casa

¿Cuáles son los caracteres diagnósticos de los cordados?

- Los cordados se definen con base en caracteres que se observan en sus embriones. Sólo en un grupo de cordados invertebrados, los anfibios, estos caracteres persisten hasta la etapa adulta. Los tunicados son los animales que constituyen el otro grupo de cordados invertebrados.
- Los mixinos son los únicos craneados que no son vertebrados.

■ La columna vertebral de soporte, un cerebro de mayor tamaño y las quijadas endurecidas, contribuyeron a la supervivencia de los vertebrados.

■ Conexión con Exoesqueleto 25.12.

Esqueleto interno y cerebro de gran tamaño

Los vertebrados tienen **endoesqueleto**, un esqueleto interno que consta de cartílago y (en la mayoría de los grupos) hueso. El endoesqueleto encierra y protege los órganos internos. También interactúa con los músculos esqueléticos para desplazar el cuerpo y sus partes. En comparación con un esqueleto externo, el interno suministra menos protección, pero tiene otras ventajas. Consta de células vivas, de modo que crece, por lo que el animal no tiene que mudar. Además, permite mayor flexibilidad y movimientos más veloces. Por otro lado, suministra un soporte de peso relativamente ligero que permite al animal crecer mucho. Todos los animales terrestres de gran tamaño son vertebrados.

La notocorda de un embrión de vertebrado se desarrolla para dar lugar a una **columna vertebral**. Esta estructura

resistente y flexible está constituida por muchos elementos individuales, llamados **vértebras**. Su función es encerrar y proteger el cordón espinal que se desarrolla a partir del cordón nervioso embrionario. El extremo anterior de ese cordón nervioso da lugar al cerebro, que está protegido por el cráneo.

Los cerebros de los vertebrados son más grandes y complejos que los de los cordados invertebrados. Ojos y oídos pareados envían información al cerebro. En los peces, los oídos pareados ayudan a mantener el equilibrio y detectar las ondas de presión en el agua. Cuando los vertebrados pasaron a la tierra, los oídos se modificaron para detectar ondas de presión en el aire.

Con excepción de los peces agnatos, todos los vertebrados modernos tienen **quijadas** (figura 26.5a), elementos óseos articulados que se emplean para la alimentación. Los primeros vertebrados eran peces sin quijada (figura 26.5b). Los placodermos, peces con quijada, aparecieron durante el Silúrico. Tenían placas óseas sobre su cabeza y cuerpo. Sus quijadas eran extensiones de partes duras que servían de apoyo estructural a las ranuras branquiales (figura 26.6).

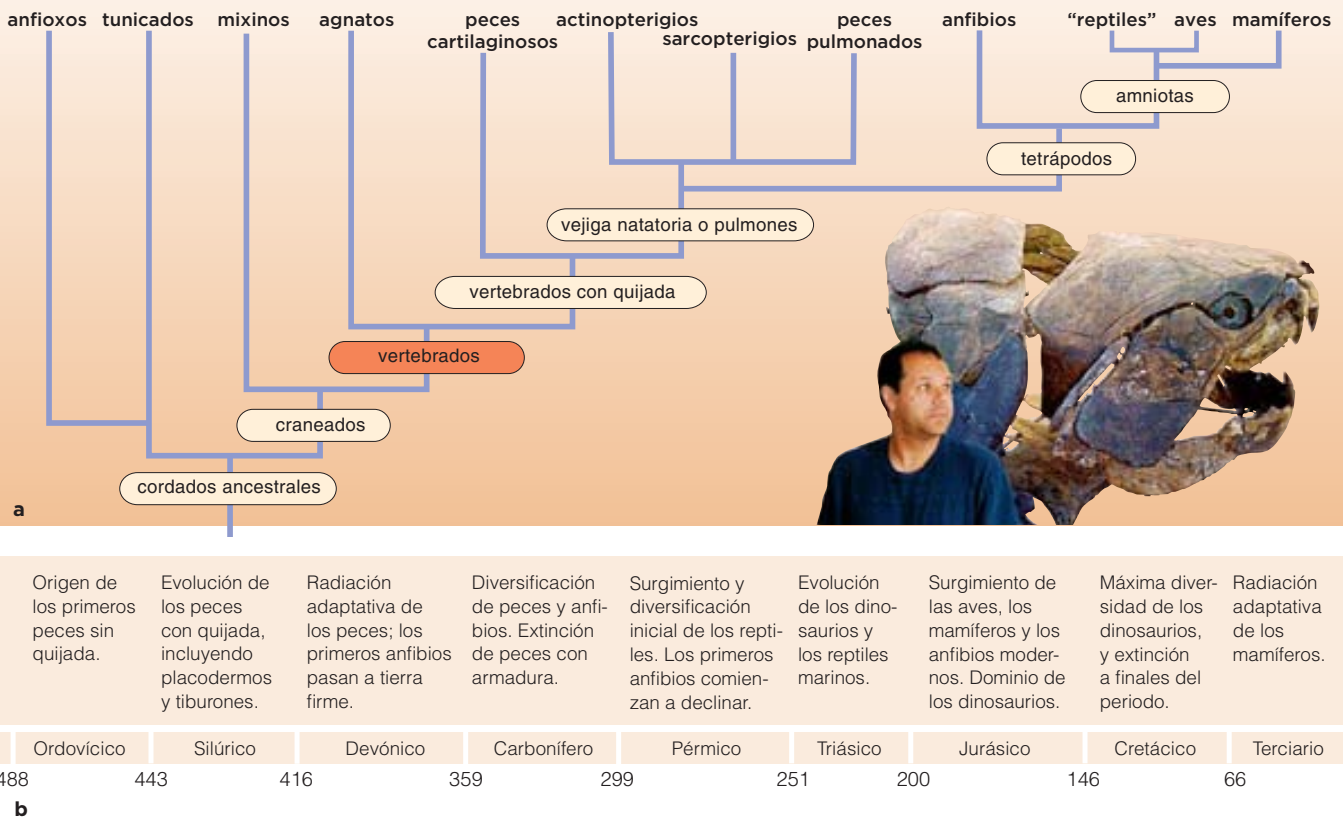


Figura 26.5 Animada Árbol filogenético de los cordados. (a) Compara el tamaño de un humano con el de un *Dunkleosteus*, un placodermo extinto. (b) Línea de tiempo de la evolución de los vertebrados. Los números indican millones de años transcurridos. Los periodos no están a escala.

Investiga: ¿Qué tetrápodos no son también amniotas?

Respuesta: los anfibios

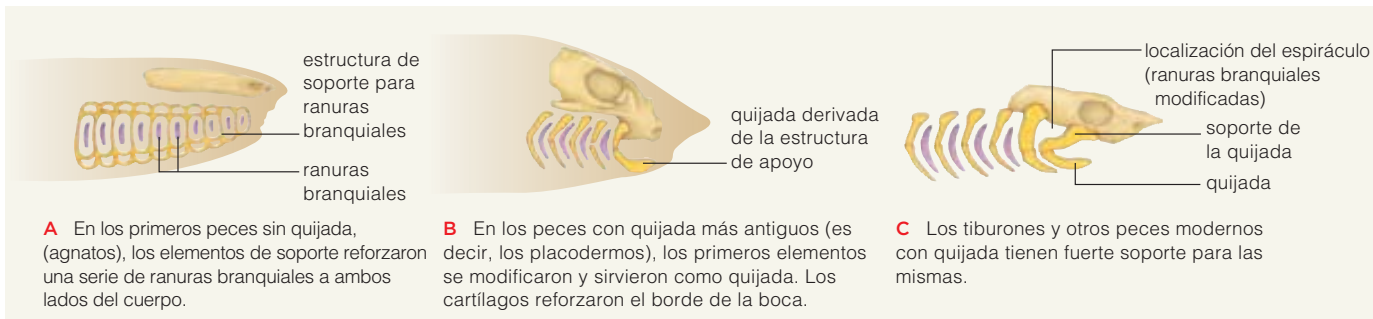
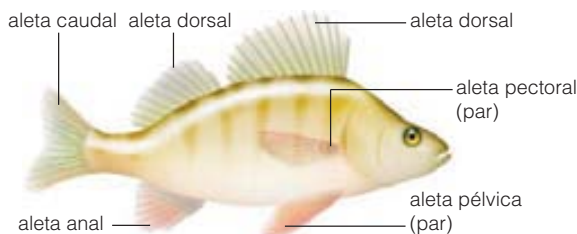


Figura 26.6 Animada Comparación de estructuras de soporte de las branquias.

La evolución de las quijadas dio inicio a una carrera armamentista entre los depredadores y las presas. Los peces con cerebro más grande, capaces de planear mejor las persecuciones o los escapes, tuvieron una ventaja; lo mismo ocurrió con los más rápidos y que maniobraban mejor. También evolucionaron las **aletas** en los peces, apéndices del cuerpo que los ayudan a nadar. Según su posición, las aletas se deonominan como sigue:



En el Devónico los peces experimentaron una gran radiación adaptativa. Los grupos de armadura pesada murieron y el linaje de peces óseos con aletas pélvicas y pectorales surgió. Este linaje dio lugar a los anfibios, primeros animales con miembros pareados, y los vertebrados comenzaron a caminar sobre la tierra.

Sistemas circulatorio y respiratorio

En las anfibios y tunicados ocurre cierto intercambio de gases en las ranuras branquiales, pero la mayoría de los gases simplemente se difunden a través de la pared corporal. Las branquias pareadas evolucionaron en los primeros vertebrados. Las **branquias** son órganos respiratorios con pliegues húmedos y delgados que reciben un aporte rico de los vasos sanguíneos. Las branquias mejoran el intercambio de gases apoyando, en consecuencia, altos niveles de actividad en comparación con la difusión simple. La fuerza del corazón al latir impulsa el flujo de sangre a través de los vasos sanguíneos de las branquias de los peces.

Las branquias se hicieron más eficientes en los peces de mayor tamaño y más activos. Sin embargo, no pueden funcionar fuera del agua. En los peces ancestros de los vertebrados terrestres, dos pequeñas bolsas exteriores a los lados de la pared intestinal evolucionaron para dar lugar a los **pulmones**, sacos internos húmedos que sirven para el intercambio de gases.

Los vertebrados tienen un sistema circulatorio cerrado, que permite un flujo sanguíneo más rápido que los sistemas abiertos (sección 25.1). El sistema circulatorio de los vertebrados evolucionó de manera concertada con el sistema respiratorio. En los peces, un corazón de dos cámaras bombea la sangre a través de un circuito: desde el corazón hasta las branquias, pasando por todo el cuerpo y de regreso al corazón. En la mayoría de los vertebrados terrestres, el corazón está dividido en cuatro cámaras y bombea sangre a través de dos circuitos separados. Un circuito lleva sangre pobre en oxígeno del corazón a los pulmones, y devuelve sangre enriquecida en oxígeno al corazón. A continuación el otro circuito bombea esta sangre a los tejidos corporales. En conjunto, los pulmones y el sistema circulatorio de dos circuitos aumentan la velocidad del intercambio de gases, favoreciendo así un alto nivel de actividad.

Otros sistemas de órganos

Los vertebrados tienen un par de **riñones**, órganos que filtran la sangre y ajustan el volumen y la composición del líquido extracelular. En la tierra los riñones altamente eficientes, que ayudan a conservar el agua, constituyeron una ventaja.

Los vertebrados se reproducen sexualmente, y los sexos suelen estar separados. Por lo general, los peces y los anfibios liberan huevos y espermatozoides al agua. Por su parte, los reptiles, aves y mamíferos tienen órganos que permiten que la fecundación se realice dentro de la hembra, y huevos que resisten las pérdidas de agua.

Los vertebrados tienen un sistema inmune bien desarrollado. Leucocitos especializados permiten que este sistema reconozca, recuerde y responda rápido a los patógenos.

Para repasar en casa

¿Qué son los vertebrados?

■ Los vertebrados son cordados con esqueleto interno que incluye columna vertebral. La mayoría tiene también quijadas. En comparación con los cordados invertebrados, los vertebrados tienen un cerebro más complejo y de mayor tamaño.

■ Las aletas pareadas en un linaje de peces fueron predecesores evolutivos de los miembros de los vertebrados terrestres. El paso a la vida terrestre implicó también el mejoramiento de los sistemas circulatorio y respiratorio, riñones más eficientes y fecundación interna.

26.3 Los agnatos (peces sin quijada)

■ Las agnatos son vertebrados, pero no tienen quijada ni aletas pareadas como los peces con quijada.

Alrededor de 50 especies de agnatos constituyen un linaje de peces evolutivamente antiguos. Los fósiles muestran que su plan de organización corporal no ha sufrido básicamente cambio alguno desde el Devónico. Igual que los mixinos, los agnatos carecen de quijadas y aletas, pero sí tienen columna vertebral de cartilago.

Los agnatos son de los pocos peces que experimentan metamorfosis. Las larvas de estos animales viven en agua dulce, e igual que los anfibios, se entierran en los sedimentos y filtran alimentos del agua. Tras varios años, los tejidos del cuerpo se remodelan hasta adquirir la forma adulta. Cerca de la mitad de las especies de agnatos permanecen en agua dulce y no se alimentan como los adultos. La otra mitad son parásitas. Algunas de ellas permanecen en agua dulce, y otras migran al mar.

En la figura 26.7 se muestra la boca distintiva de una lamprea parasitaria adulta, un tipo de agnato. Tiene un disco oral con dientes tipo cuerno, constituidos a partir de la proteína queratina. La lamprea parásita usa su disco oral para unirse a otro pez, tras lo cual secreta enzimas y emplea su lengua cubierta de dientes para raspar pedazos de los tejidos del huésped, el cual a menudo muere por hemorragia o alguna infección resultante.

A principios del siglo XIX las lampreas marinas invadieron los grandes lagos de América del Norte. Es probable que hayan entrado al río Hudson y después pasado a los canales recién construidos. En 1946, las lampreas se habían establecido en todos los Grandes Lagos. Su llegada provocó la extinción local de muchas especies de peces nativos. En la actualidad, los intentos por reducir las poblaciones de lampreas cuestan millones de dólares al año, y hasta el momento han tenido poco éxito.

Figura 26.7

Lamprea parasitaria adulta, con ocho ranuras branquiales a cada lado del cuerpo, y un disco oral impresionante. La lamprea se pega a otro pez y se alimenta de sus tejidos.



26.4 Los peces con quijada

■ Los peces con quijada presentan gran variedad de formas y tamaños. Casi todos tienen aletas pareadas y cuerpo recubierto de escamas.

■ Conexión con Duplicación de genes 12.5.

La mayoría de los peces con quijada tienen aletas pareadas y **escamas**, estructuras planas y duras que crecen de la piel y a menudo la recubren. Las escamas y el esqueleto interno hacen que el cuerpo del pez sea más denso que el agua y, por lo tanto, tienda a hundirse. Los peces que son nadadores muy activos tienen aletas con tal forma que les ayuda a flotar, del mismo modo que las alas ayudan a un avión a volar. El agua ofrece resistencia a que la atraviesen, de modo que los peces que nadan rápido suelen tener un cuerpo aerodinámico que reduce la fricción.

Hay dos grupos de peces con quijada: peces cartilaginosos y peces óseos.

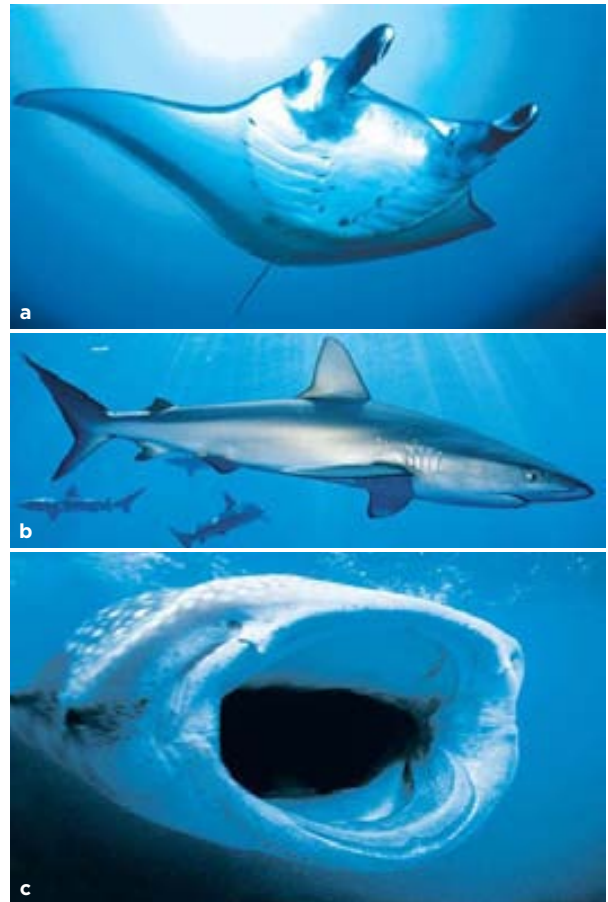


Figura 26.8 Peces cartilaginosos. (a) Mantarraya. Dos proyecciones carnosas en su cabeza despliegan y forman un embudo para llevar el plancton a su boca. (b) Tiburones de las Galápagos. Observa las ranuras branquiales en la mantarraya y el tiburón. (c) La cavernosa boca de un tiburón ballena, animal tan largo como un camión de pasajeros. Al igual que la mantarraya, el tiburón ballena se alimenta principalmente de plancton.

Para repasar en casa

¿Qué son los agnatos?

■ Los agnatos son un linaje de peces sin quijada que experimentan metamorfosis. De adultos, cerca de la mitad son parásitos ecológicamente importantes de otros peces.

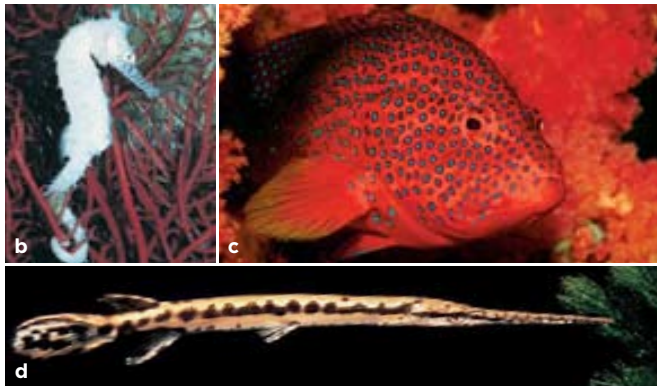
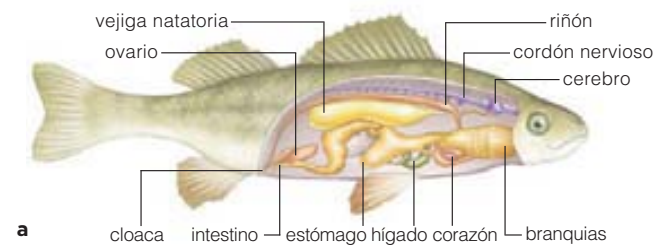


Figura 26.9 Actinoptergios. (a) Plan de organización corporal de una perca. (b) Caballo de mar. (c) Mero de coral. (d) Pejelagarto o catán de nariz larga, un veloz depredador.

Peces cartilagosos

Los **peces cartilaginosos** (*Chondrichthyes*) incluyen alrededor de 850 especies de tiburones y rayas, y son principalmente marinos. Todos ellos tienen un esqueleto de cartílago y de cinco a siete ranuras branquiales (figura 26.28). Sus dientes son escamas modificadas endurecidas con hueso y dentina. Los dientes crecen en filas, y continuamente mudan y reemplazan.

Las rayas tienen cuerpo plano con grandes aletas pectorales. Las mantarrayas filtran plancton del agua, y algunas miden hasta 6 metros de ancho (figura 26.8a). Las rayas con aguijón se alimentan en el fondo marino. Su cola barbada tiene una glándula productora de veneno.

Los tiburones incluyen depredadores que nadan en las regiones superiores del océano (figura 26.8b), tiburones que se alimentan de plancton (figura 26.8c), y otros que se alimentan en el fondo marino, succionando invertebrados y actuando como carroñeros.

Peces óseos

En los **peces óseos** (*Osteichthyes*) el hueso reemplaza al cartílago en gran parte del esqueleto. A diferencia de la mayoría de los peces cartilaginosos, los peces óseos tienen una cubierta u opérculo que protege sus branquias. Además, por lo general cuentan con **vejiga natatoria**, un dispositivo de flotación lleno de gas. Ajustando este gas, el pez óseo puede permanecer suspendido en el agua a diferentes profundidades.



Figura 26.10 Pez pulmonado de Australia, un pez óseo. En aguas pobres en oxígeno, llena sus pulmones subiendo a la superficie e inhalando aire.



Figura 26.11 Un celacanto (*Latimeria*), sarcopterigios. Es un pez óseo que tiene elementos esqueléticos en sus aletas pélvicas y pectorales.

Los tres subgrupos de peces óseos son: actinoptergios (peces de aletas radiales), peces pulmonados y sarcopterigios (peces de aletas lobulares).

Los actinoptergios (figura 26.9) presentan soportes delgados y flexibles en las aletas, derivados de la piel. Incluyen 21,000 especies y son los peces más diversos. Los teleósteos, el grupo de actinoptergios más grande, incluye los peces de la figura 26.9a-c y buena parte de los peces para consumo humano. Hace mucho tiempo todo el genoma de los teleósteos se duplicó. Probablemente las mutaciones en los genes copiados hayan facilitado la diversificación de este grupo.

Los peces pulmonados (figura 26.10) son peces óseos con branquias y sacos similares a pulmones, bolsas externas modificadas que están fuera de la pared intestinal. Llenan estos sacos subiendo a la superficie y deglutiendo aire; a continuación el oxígeno se difunde de los sacos hacia la sangre.

Los celacantos (*Latimeria*) son el único grupo moderno de sarcopterigios. Las dos poblaciones acerca de las cuales tenemos datos podrían ser especies distintas. Sus aletas ventrales son extensiones carnosas de la pared corporal, y tienen elementos esqueléticos internos (figura 26.11). Los sarcopterigios están relacionados con los anfibios.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las características de los peces con quijada?

■ Los peces con quijada son peces cartilaginosos y peces óseos. Ambos grupos suelen tener escamas. El linaje de los actinoptergios es el grupo más diverso de vertebrados. Los sarcopterigios son los más cercanos a los anfibios.

- Los anfibios pasan parte de su vida en la tierra, pero casi todos regresan al agua para reproducirse.
- Conexión con Estructuras homólogas 19.2.

Adaptación a la vida terrestre

Los **anfibios** son vertebrados que viven en tierra firme pero necesitan agua para reproducirse, y tienen un corazón de tres cámaras. Su linaje se ramificó en el Devónico, a partir del de los peces lobulares (sarcopterigios). Los fósiles muestran cómo se modificó el esqueleto a medida que los peces adaptados a nadar evolucionaron hasta convertirse en animales de cuatro patas, o **tetrápodos** (figura 26.12). Los huesos de las aletas pélvicas y pectorales de los peces son homólogos a los huesos de los miembros de los anfibios (sección 19.2).

La transición a la tierra no dependió simplemente de un cambio óseo. La división del corazón en tres cámaras permitió el flujo en dos circuitos, uno hacia el cuerpo y otro hacia los pulmones, mismos que adquirieron cada vez más importancia. Los cambios del oído interno mejoraron la detección de sonidos transmitidos en la atmósfera. Los ojos quedaron protegidos por los párpados, con lo que se evitó que se secaran.

¿Qué ventaja selectiva ofrecía vivir en la tierra? Seguramente la capacidad de sobrevivir fuera del agua resultó útil en sitios estacionalmente secos. Además, en tierra firme los individuos escaparon de los depredadores acuáticos y contaron con nuevos alimentos: los insectos, que también evolucionaron durante el Devónico.

Los anfibios modernos

Los tres subgrupos de anfibios modernos son las salamandras, las culebras ciegas y las ranas y sapos. Todos son carní-

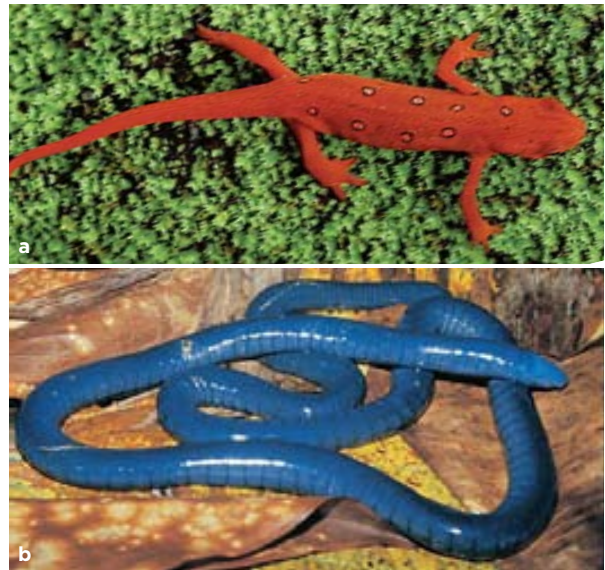


Figura 26.13 (a) Salamandra rojiza con manchas, con miembros anteriores y traseros del mismo tamaño. (b) Culebra ciega (cecilia) sin patas.

voros en su etapa adulta. Los anfibios ponen huevos y espermatozoides en el agua. Sus larvas acuáticas tienen branquias. Las larvas se alimentan y crecen hasta que los cambios hormonales provocan metamorfosis que da lugar a la etapa adulta. La mayoría de las especies pierde las branquias y desarrolla pulmones durante esta transición. Sin embargo, algunas salamandras conservan las branquias en la etapa adulta, mientras que otras las pierden e intercambian gases a través de la piel.

Las 535 especies de salamandras y tritones o salamandras de agua relacionados viven principalmente en América

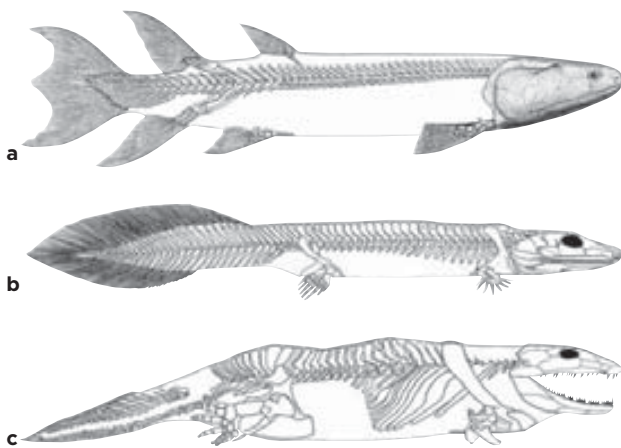


Figura 26.12 Esqueleto de un sarcopterigio del Devónico (a), y dos anfibios tempranos, el *Acanthostega* (b), y el *Ichthyostega* (c). La ilustración (d) muestra la posible apariencia del *Acanthostega* (al frente) y del *Ichthyostega* (en el fondo).



26.6 Actos de desaparición



Figura 26.14 (a) Rana adulta, demostrando la potencia de sus miembros traseros bien desarrollados. (b) Rana en etapa larvaria (renacuajo).

del Norte, Europa y Asia. Por lo que respecta a la forma de su cuerpo, son el grupo moderno más similar a los primeros tetrápodos. Los miembros anteriores y posteriores son de tamaño similar, y presentan una cola larga (figura 26.13a). Al caminar, el cuerpo de la salamandra se dobla de un lado a otro, como el de los peces al nadar. Es probable que sus ancestros, los primeros en aventurarse a la vida terrestre, se desplazaran de manera parecida.

Las culebras ciegas, llamadas también cecilias, son parientes cercanos de las salamandras, que se adaptaron a vivir en madrigueras. Incluyen alrededor de 165 especies ciegas y sin miembros (figura 26.13b). La mayoría de las culebras ciegas se entierran y usan sus sentidos para detectar mediante el tacto y el olfato a sus presas invertebradas.

Las ranas y sapos pertenecen al linaje de anfibios más diverso; hay más de 5,000 especies modernas. Las patas traseras, elongadas y musculares, permiten nadar a los adultos sin cola y realizar saltos espectaculares para el tamaño de su cuerpo (figura 26.14a). Los miembros anteriores son mucho más pequeños y ayudan a absorber el impacto del aterrizaje.

Las larvas de las salamandras y las culebras ciegas tienen una forma corporal más similar a la de su etapa adulta, con excepción de la presencia de branquias. En contraste, las larvas de las ranas y sapos son notablemente distintas de los adultos, pues tienen branquias y cola, pero carecen de miembros. Se conocen comúnmente como renacuajos (figura 26.14b).

Para repasar en casa

¿Qué son los anfibios?

■ Los anfibios son vertebrados con corazón de tres cámaras. Comienzan a vivir en el agua como larvas con branquias, y después experimentan metamorfosis. Por lo general, los adultos tienen pulmones y son carnívoros terrestres.

■ Los anfibios dependen del acceso al agua estancada para reproducirse, y tienen piel delgada sin protección de escamas. Estas características los hacen vulnerables a pérdida de hábitats, enfermedades y contaminación.

■ Conexiones con Hongos quitridos 24.2, Fasciolas 25.6.

No hay duda de que los anfibios están en problemas. De las aproximadamente 5,500 especies conocidas, el tamaño poblacional de por lo menos 200 está descendiendo de manera alarmante. Aunque la situación ha sido mejor documentada en América del Norte y Europa, los cambios están ocurriendo a nivel mundial.

Al momento de escribir estas líneas, seis especies de ranas, cuatro especies de sapos y once especies de salamandras se consideran amenazadas o en peligro de extinción en Estados Unidos y Puerto Rico. Una de ellas, la rana de patas rojas de California (*Rana aurora*) inspiró el conocido cuento de Mark Twain, “La célebre rana saltarina del distrito de Calaveras”. Esta especie es la principal rana nativa del oeste de Estados Unidos.

Los investigadores correlacionan muchas declinaciones de especies con hábitats que se deterioran o cuyo tamaño disminuye. Los constructores de casas y los granjeros acostumbra llenar las tierras bajas donde antes se recolectaban las lluvias estacionales, formando charcos de agua estancada. Casi todos los anfibios requieren depositar sus huevos y espermatozoides en el agua, y sus larvas deben desarrollarse también en el agua.

Contribuyen también a la declinación la introducción de nuevas especies en los hábitats de los anfibios, los cambios climáticos de largo plazo, el aumento de radiaciones ultravioleta y la diseminación de ciertos patógenos y parásitos. En la sección 24.2 comentamos las infecciones de los anfibios por quitridos, y en la figura 26.15 se da un ejemplo de los efectos de una fasciola parasitaria (un subgrupo de los gusanos planos). La contaminación de hábitats acuáticos también daña a los anfibios. Consideraremos los efectos negativos de cierto producto químico agrícola sobre las ranas en el capítulo 35.

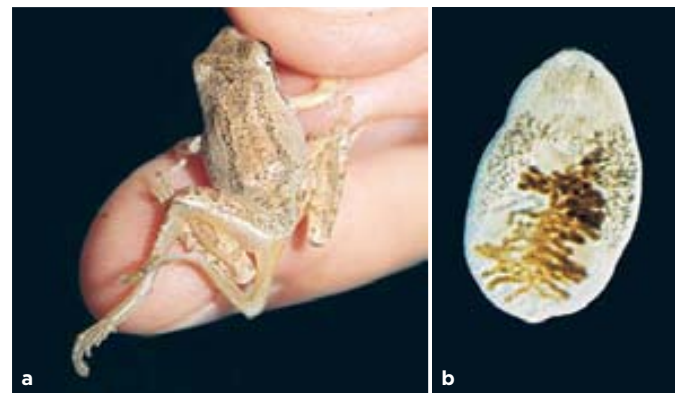


Figura 26.15 (a) Ejemplo de deformidades en las ranas. (b) Fasciola parasitaria (*Ribeiroia*). Se entierra en los brotes de los miembros de los renacuajos, alterando física o químicamente las células individuales. Los renacuajos infectados crecen con patas adicionales, o careciendo por completo de ellas. En los sitios donde las poblaciones de *Ribeiroia* son más densas, el número de renacuajos que completan exitosamente la metamorfosis es bajo. El enriquecimiento del agua con nutrientes y la contaminación por pesticidas hacen que las ranas se infecten más fácilmente.

26.7 El surgimiento de los amniotas

- Los amniotas lograron un gran nivel de impermeabilidad en su piel y huevos, por lo que quedaron bien adaptados a los hábitats secos.
- Conexiones con Escala geológica de tiempo 17.8, Cladística 19.5.

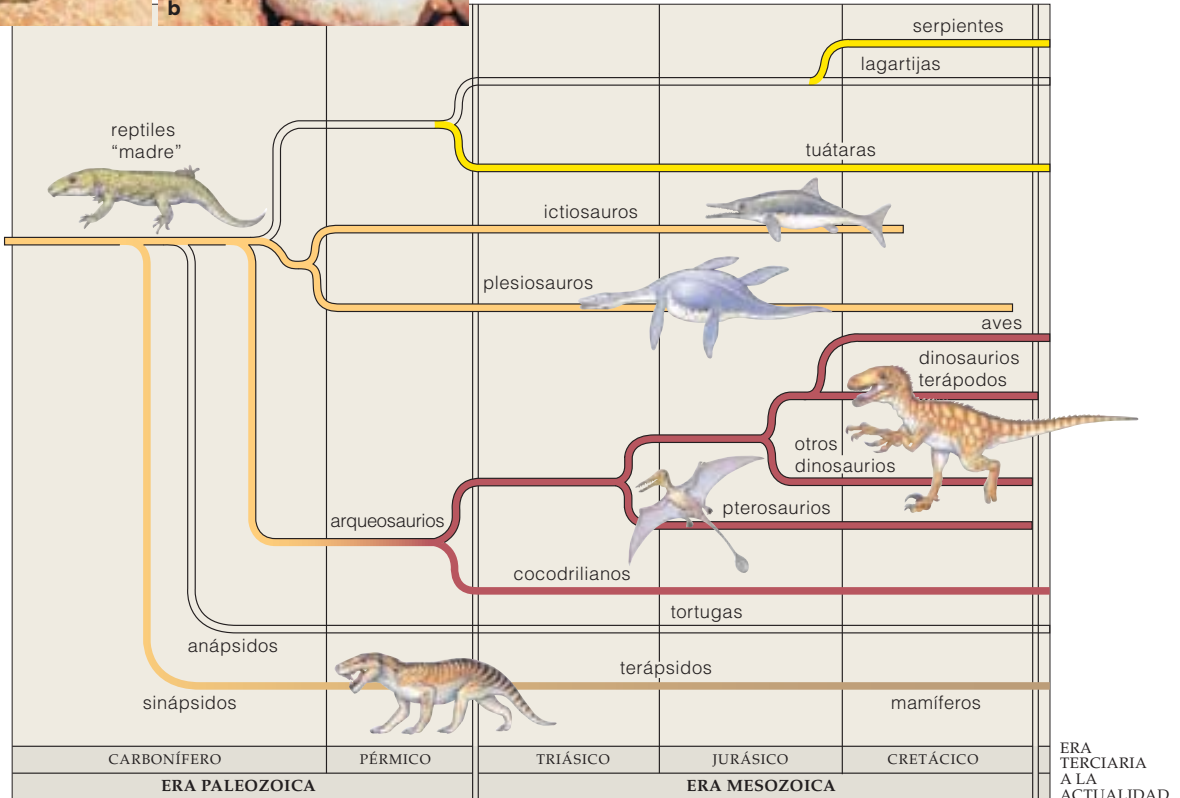
A finales del Carbonífero, un linaje de anfibios dio lugar a los reptiles “madre”, los primeros amniotas. Los **amniotas** tienen huevos con cuatro membranas singulares, que permiten a los embriones desarrollarse lejos del agua (figuras 26.16a,b y 26.21). Los amniotas tienen piel a prueba de agua y un par de riñones eficientes. Casi todos fertilizan los huevos en el cuerpo de la hembra. Estos caracteres les dieron los elementos suficientes para adaptarse a la vida terrestre.



Figura 26.16
Huevos y filogenia de los amniotas.

(a) Ilustración de un nido de dinosaurio pico de pato (*Maiaasaura*), que vivió hace más o menos 80 millones de años en lo que actualmente es Montana, Estados Unidos. Igual que los cocodrilos y las aves modernas, este dinosaurio protegía sus huevos en un nido y quizá haya cuidado de sus descendientes. (b) Dos serpientes orientales con nariz de cerdo, surgiendo de huevos amniotas.

(c) Árbol filogenético de los amniotas. Serpientes, lagartijas, tuátaras, aves, cocodrilos, tortugas y mamíferos son grupos de amniotas modernos.



Una ramificación temprana del linaje de los amniotas condujo a los sinápsidos: mamíferos y especies semejantes a mamíferos extintos (figura 26.16c). Un subgrupo actualmente extinto de sinápsidos, los terápsidos, incluyen ancestros de los mamíferos, y también al *Lystrosaurus*, un herbívoro con colmillos que se muestra en la figura 17.17.

Otras tres ramas del linaje de los amniotas han sobrevivido. Una de ellas condujo a las tortugas, otra a las lagartijas y serpientes, y la tercera a los cocodrilianos y aves. Como puedes ver, la división tradicional de aves y “reptiles” en clases distintas no refleja su filogenia; los reptiles no son un clado (sección 19.5). Sin embargo, el término **reptil** persiste como referencia a los amniotas que carecen de caracteres diagnósticos como los de las aves o los mamíferos. Así lo empleamos en este libro.

El cuerpo de los primeros reptiles era similar al de las lagartijas. Con quijadas musculosas y dientes afilados, eran capaces de atrapar y matar a sus presas con más fuerza que los anfibios. Su cuerpo estaba cubierto de escamas a prueba de agua, ricas en la proteína queratina, lo cual los hizo aptos para hábitats más secos; sin embargo, las escamas también impedían el intercambio de gases a través de la piel. En comparación con los anfibios, los primeros reptiles desarrollaron pulmones más grandes y más eficaces, además de cerebros más grandes que les permitieron mayor complejidad conductual.

26.8

Desaparición de los dinosaurios



Figura 26.17 *Temnodontosaurus*. Este ictosaurio cazaba calamares de gran tamaño, ammonitas y otras presas en los mares cálidos y poco profundos del Jurásico temprano. En Inglaterra y Alemania se han encontrado fósiles que miden hasta 9 metros de largo.

Los biólogos definen a los reptiles conocidos como **dinosaurios** con base en ciertas características óseas, como la configuración de la pelvis y las caderas. Los dinosaurios evolucionaron a finales del Triásico. Las primeras especies eran del tamaño de un pavo y corrían sobre dos patas. Nuevos nichos se abrieron para este linaje conforme se iniciaba el Jurásico, después de que fragmentos de un asteroide o cometa chocaron contra lo que actualmente es Francia, Québec, Manitoba y Dakota del Norte. Casi todos los animales que sobrevivieron a estos impactos de asteroides eran pequeños y de tasa metabólica elevada, capaces de tolerar grandes cambios de temperatura.

Los grupos de dinosaurios que sobrevivieron, como los que se muestran en la figura 26.1, se transformaron en los “reptiles reinantes”. Durante 125 millones de años dominaron la tierra mientras otros grupos, incluyendo los ictiosaurios, florecieron en los mares (figura 26.17). Muchos tipos de dinosaurios se perdieron en una extinción masiva a finales del Jurásico. Otros murieron durante el Cretácico.

Al finalizar el Cretácico, el impacto de otro asteroide hizo desaparecer a diversos grupos. Los dinosaurios con plumas —ancestros de las aves— sobrevivieron, igual que los ancestros de los reptiles modernos: cocodrilianos, tortugas, tuátaras, serpientes y lagartijas.

Para repasar en casa

¿Qué son los amniotas?

■ Los amniotas son animales cuyos embriones se desarrollan dentro de un huevo a prueba de agua. Tienen además piel a prueba de agua y riñones altamente eficaces, que reducen la pérdida de líquidos.

■ Los dinosaurios son amniotas extintos, cuyos descendientes son las aves. Los reptiles y los mamíferos son los otros amniotas modernos.

- Los efectos del impacto de los asteroides sobre la vida en la Tierra se ilustran de manera elocuente en la historia de la desaparición de los dinosaurios.
- Conexión con Impactos de asteroides (introducción al capítulo 17).

En el capítulo 17 hicimos referencia a una extinción masiva que define el límite entre el periodo Cretácico y el Terciario (conocido como impacto K-T). Tras analizar metódicamente la composición elemental de los suelos, los mapas de campos gravitatorios y otras evidencias a nivel mundial, los científicos Walter y Luis Álvarez desarrollaron una hipótesis: el impacto directo de un enorme asteroide provocó el evento de extinción K-T. A esto se le dio el nombre de **hipótesis de impacto del asteroide K-T**.

Posteriormente los investigadores descubrieron un enorme cráter formado por un impacto en el fondo del Golfo de México. Conocido como Cráter de Chicxulub, mide 9.6 km (9.6 millas) de profundidad y alrededor de 300 km (186 millas) de diámetro. Según una estimación, al formar un cráter de ese tamaño, el impacto tuvo que arrojar por lo menos 200,000 kilómetros cúbicos (186 millas cúbicas) de densos gases y desechos a la atmósfera.

¿Será posible que ese impacto haya provocado el evento de extinción K-T? Muchos investigadores así lo consideran; sin embargo, la paleontóloga Gerta Keller y otros investigadores sostienen que el Cráter de Chicxulub se formó 300,000 años antes de la extinción K-T. De acuerdo con su hipótesis, habría ocurrido una serie de impactos de asteroides y el cráter formado por el impacto en el límite K-T aún no ha sido descubierto.

Los investigadores también discuten el mecanismo mediante el cual el impacto de un asteroide pudo haber provocado las extinciones conocidas. Algunos argumentan que los desechos atmosféricos sin duda bloquearon la luz solar durante varios meses, provocando un periodo de congelación y oscuridad profunda que mató a las plantas y, en consecuencia, dejó a los animales en estado de inanición. De esta forma intentan explicar el registro fósil que indica que las plantas terrestres y las especies animales murieron. Otros piensan que el volumen de desechos lanzado a la atmósfera no fue suficiente como para causar las extinciones tan amplias observadas en el registro fósil.

Un escenario alternativo se propuso después de que el cometa Shoemaker-Levy 9 chocó contra Júpiter en 1994. El impacto arrojó una nube de desechos a la atmósfera joviana, desencadenando un intenso calentamiento. Este evento condujo a Jay Melosh y sus colaboradores a proponer que el impacto de un asteroide enorme aumentó varios grados la temperatura de la atmósfera terrestre. En un momento terrible, el mundo estalló en llamas. Cualquier animal a campo abierto, incluyendo casi todos los dinosaurios, fue calcinado.

Empero, no desaparecieron todos los seres vivos. Las serpientes, las lagartijas, los cocodrilos y las tortugas sobrevivieron, igual que las aves y los mamíferos. Quienes están a favor de la hipótesis de Melosh argumentan que probablemente las especies más pequeñas escaparon del incendio enterrándose en el subsuelo. Los críticos señalan que la mayoría de las aves están mal equipadas para enterrarse. Además, muchas especies de invertebrados que vivían en el fondo del océano también desaparecieron. ¿Cómo es posible que se hayan “quemado” si estaban en las profundidades del mar?

En resumen, uno o más asteroides se encuentran relacionados con las extinciones K-T. Cuál fue el sitio donde chocaron y exactamente qué ocurrió a continuación siguen siendo temas sin respuesta que todavía están bajo investigación.



El impacto de un asteroide puso fin a la era dorada de los dinosaurios.

26.9 Diversidad de los reptiles modernos

■ El cuerpo de los reptiles está cubierto de escamas. La mayoría tiene cuatro miembros de tamaño aproximadamente igual, pero las serpientes carecen de miembros.

Características generales

La palabra “reptil” deriva del latín *repto*, que significa arrastrarse. Algunos reptiles se arrastran, mientras que otros nadan, o se desplazan con mayor o menor velocidad. Los reptiles modernos incluyen alrededor de 8,160 especies. En la figura 26.18 se muestra el plan de organización corporal típico del reptil.

Igual que los peces, los reptiles tienen escamas. Sin embargo, éstas se desarrollan a partir de la capa de piel más externa (epidermis), mientras que las escamas de los peces surgen de una capa interna (dermis).

Como los anfibios y los peces, los reptiles tienen una **cloaca**, abertura por la cual expulsan los desechos digestivos y urinarios, aunque también tiene funciones en la reproducción. Todos los reptiles machos, excepto las tuátaras, tienen pene y fertilizan los huevos dentro del cuerpo de la hembra. En la mayoría de los grupos, las hembras ponen huevos que se desarrollan en la tierra. En el caso de algunas lagartijas y serpientes, los huevos son conservados en el cuerpo de la hembra y los hijos nacen totalmente desarrollados.

Igual que los anfibios y los peces, todos los reptiles modernos son **ectotermos**; en otras palabras, su temperatura corporal es determinada por la temperatura del entorno inmediato. Los reptiles de las regiones templadas pasan la estación de frío inactivos y enterrados bajo la tierra, o en el caso de algunas tortugas de agua dulce, bajo el lodo del fondo de los lagos.

Grupos principales

Tortugas La característica singular de alrededor de 300 especies de tortugas es un carapazón óseo cubierto de escamas, conectado con la columna vertebral (figura 26.19a,b). Las tortugas carecen de dientes; un “pico” de queratina cubre sus quijadas. Algunas se alimentan de plantas y otras son depredadoras.

Muchas tortugas marinas están en peligro de extinción. Los adultos viajan a la misma playa tropical donde brotaron para aparearse y poner huevos. La presencia humana—cada vez mayor—en esas playas pone en riesgo la supervivencia de estas especies.



Lagartijas Con más o menos 4,710 especies, las lagartijas son los reptiles más diversos. La más pequeña de ellas no es mucho más grande que una moneda (*izquierda*), mientras que la de mayor tamaño, el dragón de Komodo, puede llegar a medir hasta 3 metros de largo. Éste es un depredador que se oculta emboscando a sus presas, y las atrapa utilizando sus dientes similares a clavijas y su saliva, que contiene bacterias patógenas mortales. Los camaleones son lagartijas que atrapan sus presas con su lengua pegajosa, la cual en ocasiones es más larga que su cuerpo. Las iguanas son lagartijas herbívoras.

Las lagartijas tienen unas defensas interesantes para evitar ser tomadas como presas. Algunas corren más rápido que su depredador, o lo asustan (figura 26.19c,d). Muchas pueden perder su cola, la cual bailotea brevemente para distraer al depredador mientras el resto del cuerpo tiene oportunidad de huir.

Tuátaras Todo lo que queda de un linaje que floreció durante el Triásico son dos especies de tuátaras que viven en pequeñas islas cerca de la costa de Nueva Zelanda. El término tuátara significa “picos en la espalda” en el lenguaje de los maoríes, nativos de Nueva Zelanda. Este nombre se refiere a una cresta espinosa (figura 26.19e). Las tuátaras son reptiles, pero caminan como las salamandras y tienen estructura cerebral similar a la de los anfibios. Además, desarrollaron un tercer ojo debajo de la piel de la frente, el cual queda cubierto por escamas en los adultos; su función, si la tiene, es poco clara.

Serpientes Durante el Cretácico, las serpientes evolucionaron a partir de lagartijas de cuerpo largo y piernas cortas. Las más o menos 2,995 serpientes que existen en la actualidad aún presentan restos óseos de miembros traseros, aunque la mayoría carece por completo de ellos. Todas son carnívoras, y muchas tienen quijadas flexibles que les permiten tragar enteras a sus presas. Todas las serpientes cuentan con dientes, pero no todas tienen colmillos. Las serpientes de cascabel y otros tipos con colmillos muerden y someten a sus presas con veneno preparado en glándulas salivales modificadas (figura 26.19f). En promedio, sólo dos de las 7,000 mordeduras de serpiente que se reportan anualmente en Estados Unidos son mortales.

Figura 26.18

Animada

Organización corporal de un cocodrilo. El corazón tiene cuatro cámaras, de modo que la sangre fluye a través de dos circuitos totalmente distintos. Esto impide que la sangre pobre en oxígeno que regresa del cuerpo se mezcle con la sangre rica en oxígeno que procede de los pulmones.

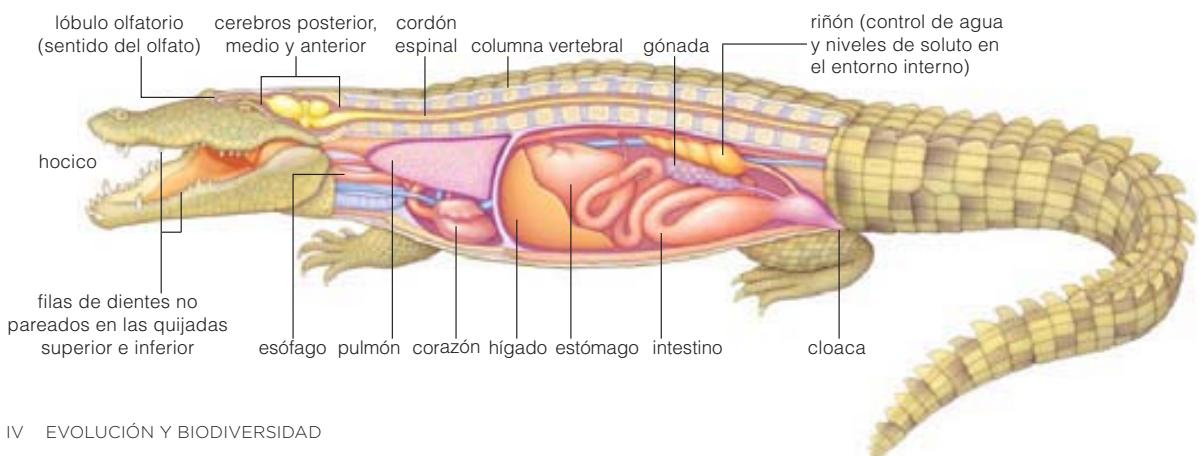




Figura 26.19 (a) Tortuga de las Galápagos. (b) Caparazón y esqueleto de tortuga. La mayoría de las tortugas pueden meter la cabeza en su caparazón cuando son amenazadas; no obstante, en algunas tortugas marinas el caparazón es reducido.

(c) Lagartija que huye y (d) lagartija que enfrenta una amenaza. (e) Tuátara (*Sphenodon*). (f) Serpiente de cascabel. (g) Caimán de anteojos, un cocodriliano que muestra sus dientes similares a clavijas. Los dientes superiores no están alineados con los inferiores, como ocurre en los mamíferos.

Cocodrilianos Casi una docena de especies de cocodrilos, caimanes y lagartos son los parientes vivos más cercanos de las aves. Todos ellos son depredadores dentro o cerca del agua. Cuentan con quijadas poderosas, hocico largo y dientes afilados (figuras 26.18 y 26.19g). Atrapan a sus presas con los dientes y las arrastran bajo el agua para despedazarlas y tragárselas.

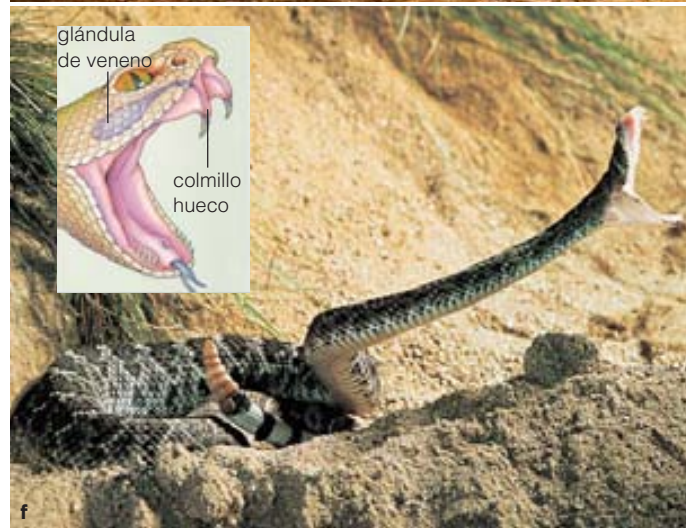
Los cocodrilianos son los únicos reptiles con corazón de cuatro cámaras, como los mamíferos y las aves. Este corazón impide que se mezcle la sangre pobre en oxígeno que procede de los tejidos, con la sangre rica en oxígeno que proviene de los pulmones.

Los cocodrilianos son los parientes vivos más cercanos de las aves, e igual que ellas presentan un comportamiento parental complejo. Por ejemplo, construyen un nido y lo protegen, y alimentan y cuidan de las crías.

Para repasar en casa

¿Cómo son los reptiles modernos?

■ Los reptiles son de diversos tamaños, desde las diminutas lagartijas hasta los cocodrilos gigantes. Algunos son acuáticos, aunque la mayoría vive en la tierra. Todos ponen huevos en la tierra. Algunos son herbívoros, pero casi todos son carnívoros.



26.10 Las aves con plumas

■ En un grupo de dinosaurios, las escamas se modificaron formando plumas. Las aves son los descendientes modernos de este grupo.

■ Conexiones con Morfología del pico 17.3, 18.10.

De los dinosaurios a las aves

Las **aves** son los únicos animales vivos que tienen plumas, las cuales son escamas de reptil modificadas. El *Sinosauropteryx prima*, un pequeño dinosaurio carnívoro que vivió a finales del Jurásico, estaba cubierto de plumas finas y afelpadas (figura 26.20a). Plumav similares dan a las aves juveniles una apariencia esponjada (figura 26.20b). Las plumas esponjosas no permiten el vuelo, pero sirven de aislante.

El *Archaeopteryx*, descrito e ilustrado en la introducción del capítulo, era como las aves modernas, porque tenía plumas cortas y suaves, además de plumas para volar. Sin embargo, esta ave temprana tenía dientes y una larga cola ósea.

El *Confuciusornis sanctus* es la primera ave conocida que tuvo pico como el de las aves modernas (figura 26.20c,d). Su cola era corta, con plumas largas. No obstante, sus ancestros dinosaurios seguían siendo aparentes: tenían dígitos en forma de garras en los extremos frontales de sus alas.

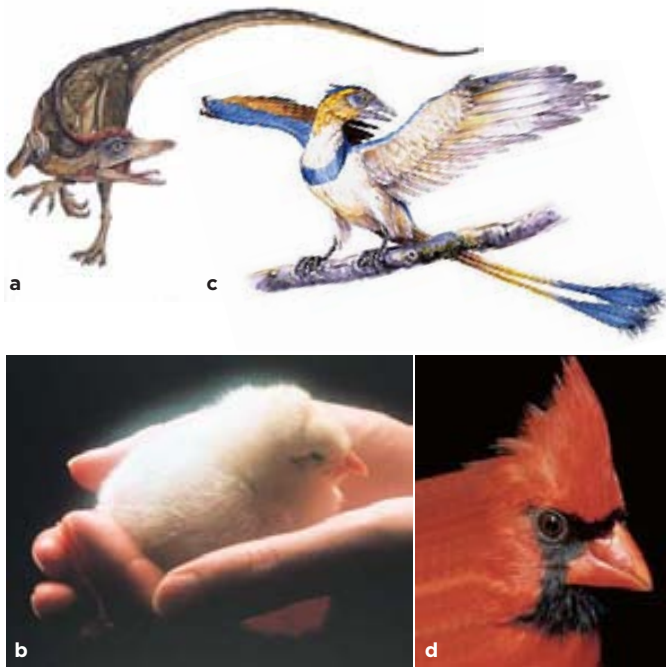


Figura 26.20 (a) El *Sinosauropteryx prima*, un dinosaurio cubierto con plumas suaves como las de un polluelo moderno (b). El ave antigua *Confuciusornis sanctus* (c) vivió aproximadamente en la misma era que el *Archaeopteryx*. Tenía cola corta con plumas largas, alas con dígitos para prensar, garras y un pico sin dientes, similar al de las aves modernas, como este cardenal (d).

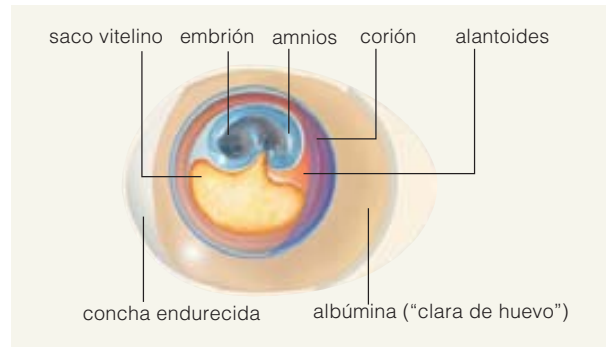


Figura 26.21 Animada Huevo de ave, un tipo de huevo amniota con cuatro membranas fuera del embrión. El corión ayuda al intercambio de gases; el amnios secreta líquido que mantiene húmedo al embrión; la alantoides almacena desechos, y el saco vitelino contiene la yema, que nutre al embrión en desarrollo.

Características generales

Como otros amniotas, las aves producen huevos con membranas internas (figura 26.21). En las aves el huevo está recubierto por una capa endurecida con calcio. La fecundación es interna. Los machos carecen de pene y los espermatozoides son transferidos de la cloaca del macho a la de la hembra.

Las aves no tienen dientes. En vez de ello los huesos de la quijada, cubiertos con capas de la proteína queratina, forman un pico tipo cuerno. La forma del pico varía de acuerdo con la adaptación a diversas dietas (secciones 17.3, 18.10).

Las aves son **endotermos**, lo que significa que “se calientan desde adentro”. Ciertos mecanismos fisiológicos permiten que los endotermos mantengan su temperatura corporal dentro de un rango limitado. Las plumas suaves de las aves hacen más lenta la pérdida de calor metabólico; además, actúan como cobertura a prueba de agua, desempeñan un papel en el cortejo y permiten el vuelo.

Las plumas para volar son sólo una de las adaptaciones que ayudan a que las aves vuelen. Éstas tienen además un sistema óseo muy ligero, poderosos músculos para volar y sistema respiratorio y circulatorio de alta eficiencia.

Las alas son miembros anteriores modificados, con plumas que se extienden hacia fuera, aumentando su área superficial (figura 26.22a,b). Las plumas dan al ala una forma que ayuda a que el ave se eleve cuando pasa aire sobre ella.

Las aves cuentan con cavidades de aire dentro de los huesos, lo que permite que su peso corporal sea bajo y facilita que el ave vuele y permanezca en el aire. Los músculos para el vuelo conectan un esternón de gran tamaño con los huesos de las extremidades superiores (figura 26.22c).

El vuelo requiere muchísima energía, la cual es suministrada por la respiración aeróbica (sección 8.1). Para comprobar su suministro adecuado de oxígeno, las aves tienen un sistema único de sacos que mantienen al aire fluyendo continuamente a través de sus pulmones. Un corazón de cuatro cámaras bombea sangre a través de dos circuitos totalmente separados.



El vuelo también requiere muchísima coordinación. Gran parte del cerebro del ave controla el movimiento. Además, las aves tienen excelente visión, incluyendo la posibilidad de detectar colores.

Diversidad y comportamiento de las aves

Las aproximadamente 9,000 especies de aves conocidas varían en tamaño, proporciones, colores y capacidad para volar. Un colibrí abeja pesa 1.6 gramos. El avestruz, ave que corre y no puede volar, pesa 150 kilogramos.

Más de la mitad de todas las especies de aves pertenecen al subgrupo cuyos individuos duermen en árboles. Entre ellas se encuentran los conocidos gorrones, petirrojos, estorninos, golondrinas, pinzones, petirrojos, currucas, orioles y cardenales (figura 26.20d).

Una de las formas más impresionantes del comportamiento entre las aves es su migración con el cambio de estaciones. La migración es el desplazamiento recurrente de una región a otra en respuesta a un ritmo del entorno. El cambio estacional de duración del día es un indicio para los mecanismos internos, llamados “relojes biológicos”, que desencadenan cambios fisiológicos en el comportamiento e inducen a las aves migratorias a volar de sus zonas de apareamiento a sus zonas para invernar. Muchos tipos de aves migran grandes distancias. Emplean el sol, las estrellas y el campo magnético de la Tierra como señales direccionales. Las golondrinas de los mares del Ártico realizan las migraciones más largas: pasan los veranos en el Ártico y los inviernos en la Antártida.

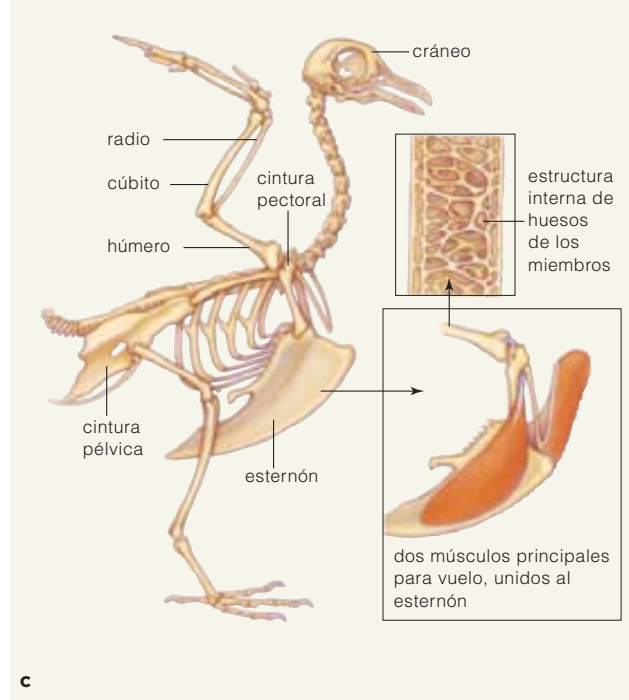


Figura 26.22 Animada Adaptaciones para el vuelo. (a) Las aves vuelan batiendo las alas. Al moverlas hacia abajo obtienen flotación (b). Algunas aves, como este albatros de Laysan, tienen alas que les permiten planear por la atmósfera largas distancias. Aunque sus alas miden más de 2 metros de ancho, esta ave pesa menos de 10 kilogramos. Se siente tan a gusto en el aire que se queda dormida mientras flota.

(c) El sistema óseo de las aves está constituido por huesos ligeros con bolsas de aire internas. El ala es un miembro anterior modificado (ver figura 19.5). Poderosos músculos para volar se unen a un esternón de gran tamaño.

Para repasar en casa

¿Qué son las aves?

■ Las aves son los únicos animales vivos con plumas. Evolucionaron a partir de los dinosaurios y tienen un cuerpo adaptado para volar. Sus huesos son ligeros, con sacos de aire que aumentan la eficiencia de la respiración, y un corazón de cuatro cámaras que mantiene la sangre circulando con rapidez.

26.11 El surgimiento de los mamíferos

- Los mamíferos ya poblaban la tierra cuando los dinosaurios predominaban, y cuando éstos se extinguieron, se diversificaron por radiación adaptativa.
- Conexiones con Convergencia morfológica 19.2; Placas tectónicas 17.9; Radiación adaptativa 18.12.

Características de los mamíferos

Los **mamíferos** son animales cuyas hembras nutren a sus crías con leche que secretan de glándulas mamarias (figura 26.23a). El nombre del grupo deriva del latín *mamma*, que significa pecho. La leche es una fuente de alimento rica en nutrientes; contiene también la proteína del sistema inmune, que ayuda a proteger a los descendientes contra las enfermedades.

Los mamíferos son los únicos animales con pelo o piel. Ambos son modificaciones de las escamas. Igual que las aves, los mamíferos son endotermos. Una capa de piel o el pelo de la cabeza les ayuda a mantener su temperatura interna. La mayoría de los mamíferos tienen bigotes, pelo rígido en el rostro, que le sirven como extensiones sensoriales. Los mamíferos son los únicos mamíferos que sudan, aunque no todos ellos pueden hacerlo.

Sólo los mamíferos tienen cuatro tipos distintos de dientes (figura 26.3b). En otros vertebrados el tamaño de los dientes varía un poco, pero todos tienen la misma forma. Sin embargo, los mamíferos cuentan con incisivos para morder, caninos para desgarrar y romper la carne, y premolares y molares para moler y aplastar los alimentos duros. No todos los animales poseen esos cuatro tipos de dientes, pero la mayoría tiene alguna combinación de los mismos. Los diferentes tipos de dientes permiten a los mamíferos consumir una variedad más amplia de alimentos en comparación con casi todos los demás vertebrados.

Igual que las aves y los cocodrilianos, los mamíferos tienen un corazón de cuatro cámaras que bombea la sangre a través de dos circuitos totalmente separados. El intercambio de gases tiene lugar en un par de pulmones bien desarrollados.

Evolución de los mamíferos

Como mencionamos con anterioridad (figura 26.16), los mamíferos pertenecen a la rama de sinápsidos del linaje de los amniotas. Los primeros mamíferos aparecieron cuando los dinosaurios comenzaron a dominar la Tierra. Los **monotremas** (mamíferos que ponen huevos) y los **marsupiales** (mamíferos con bolsa) evolucionaron durante el Jurásico. Los **mamíferos placentarios** lo hicieron un poco después, en el Cretácico. Los mamíferos placentarios se llaman así porque tienen **placenta**, órgano que permite que los materiales pasen de la madre al embrión que se desarrolla dentro de su cuerpo. Los embriones placentarios crecen más rápido que los de otros mamíferos. Además, las crías nacen más perfectamente formadas y, por lo tanto, son menos vulnerables a la depredación.

Los desplazamientos continentales afectaron la evolución y dispersión de los grupos de mamíferos. Como los monotremas y los marsupiales evolucionaron mientras Pangea estaba intacta, se dispersaron a lo largo de este supercontinente (figura 26.24a). Los mamíferos placentarios evolucionaron después de que Pangea comenzó a desintegrarse (figura 26.24b). Como resultado, los mamíferos

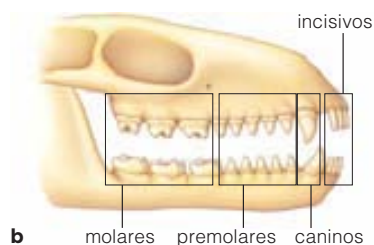


Figura 26.23 Caracteres distintivos de los mamíferos. (a) Este bebé humano con pelo en la cabeza, se nutre de la leche que secreta la glándula mamaria del pecho de su madre. (b) Cuatro tipos de dientes y un solo hueso en la mandíbula inferior.



Figura 26.24 Animada Efectos del desplazamiento continental sobre la evolución y distribución de los linajes de mamíferos.



Figura 26.25 Mamíferos del Paleoceno en un bosque de secuoyas en lo que actualmente es Wyoming, Estados Unidos. Con excepción del marsupial que se halla en la rama del árbol, todos son miembros de los linajes de mamíferos hoy extintos.



Figura 26.26 *Indricotherium* o "rinoceronte jirafa". Con un peso de 15 toneladas y una altura de 5.5 metros hasta el hombro, es el mamífero terrestre más grande que se conoce. Vivió hacia el Oligoceno, y es pariente del rinoceronte.

Figura 26.27 Ejemplo de evolución convergente. (a) El oso hormiguero espinoso australiano, una de las tres especies de monotremas modernos. (b) El aardvark de África, y (c) el oso hormiguero gigante de Sudamérica. Compara los hocicos para detección de hormigas.



a mamífero que pone huevos



b mamífero con bolsa



c mamífero placentario

monotremas y marsupiales de las masas de tierra que se desprendieron primero de Pangea, vivieron millones de años en ausencia de mamíferos placentarios. Por ejemplo, Australia se desprendió de Pangea en las primeras etapas y, por lo tanto, carece de mamíferos placentarios nativos.

Australia sigue siendo un continente aparte, pero el movimiento continental reunió otras masas de tierra. Cuando los mamíferos placentarios entraron a regiones donde anteriormente eran desconocidos, las poblaciones nativas de monotremas y marsupiales declinaron. Los recién llegados a menudo compitieron con ellas, y en muchos casos las expulsaron hasta provocar su extinción local (figura 26.24c,d).

Después de la desaparición de los dinosaurios, hacia finales de la era Cretácica, los mamíferos experimentaron una gran radiación adaptativa, como se ilustra en la figura 18.26. En las figuras 26.25 y 26.26 se dan ejemplos de parte de la diversidad resultante.

Los miembros de los diversos linajes de mamíferos se adaptaron a hábitats similares en los distintos continentes. Por ejemplo, el oso hormiguero espinoso de Australia, el oso hormiguero gigante de América del Sur y el aardvark de África, cazan hormigas usando su largo hocico (figura 26.27). Los hocicos similares constituyen un ejemplo de convergencia morfológica (sección 19.2).

Para repasar en casa

¿Qué son los mamíferos?

■ Los mamíferos son animales que nutren a sus crías con leche, y tienen el cuerpo cubierto de pelo o piel. Sus cuatro tipos de dientes les permiten comer muchas clases de alimentos. Los mamíferos se originaron en el Jurásico y experimentaron una radiación adaptativa tras la muerte de los dinosaurios. Los desplazamientos continentales influyeron en su distribución.

■ Los mamíferos se establecieron exitosamente en los mares y en todos los continentes. ¿Cómo son las especies en la actualidad?

Figura 26.28 Ornitorrinco hembra, un monotrema con dos crías que brotaron de huevos con cubierta impermeable. La hembra tiene cola similar a la del castor, además de pico y patas palmeadas, como un pato. Los receptores sensoriales del pico le ayudan a encontrar presas bajo el agua. Los ornitorrincos se entierran en las riberas de los ríos usando sus garras, las cuales quedan expuestas cuando retraen la zona palmeada de sus patas. Éste es el único mamífero venenoso, pues los espolones del macho contienen veneno.



Figura 26.29 Marsupiales. (a) Un koala, *Phascolarctos cinereus*, de Australia. Sólo come árboles de eucalipto, y su existencia está amenazada por la destrucción de los bosques nativos a causa del crecimiento de las ciudades. (b) Este joven demonio de Tasmania muestra los dientes en actitud defensiva. Es el único marsupial carnívoro que sobrevive de manera silvestre. (c) Zarigüeya hembra con cuatro hijos genéticamente idénticos. Se forman cuando un mismo embrión se divide durante el desarrollo temprano.

Monotremas que ponen huevos

Aún existen tres especies de monotremas. Dos de ellas son osos hormigueros espinosos, como el que se muestra en la figura 26.27a. La tercera es el ornitorrinco (figura 26.28).

Todos los monotremas hembra ponen e incuban huevos con cubierta de apariencia similar al cuero, como los de los reptiles. Las crías brotan en estado relativamente no desarrollado: son diminutas, carecen de pelo y son ciegas. Se pegan a la madre o quedan contenidas en un pliegue cutáneo sobre su vientre. La leche brota de aberturas en el cuerpo materno, pues los monotremas carecen de pezones.

Marsupiales con bolsa

Casi todas las 240 especies de marsupiales modernos viven en Australia y en las islas cercanas. Algunos grupos incluyen el canguro, el koala (figura 26.29a) y el demonio de Tasmania (figura 26.29b). La zarigüeya (figura 26.29c) es el único marsupial nativo de América del Norte.

Los marsupiales jóvenes se desarrollan brevemente dentro del cuerpo de la madre, alimentándose de la yema del huevo y los nutrientes que se difunden desde los tejidos maternos. Nacen en una etapa temprana de desarrollo, y se arrastran a lo largo del cuerpo de la madre hasta una bolsa permanente que se halla sobre la superficie ventral de ésta. Se unen a un pezón dentro de la bolsa, y allí maman y crecen.

Mamíferos placentarios

En comparación con otros mamíferos, los placentarios se desarrollan hasta una etapa mucho más avanzada dentro del cuerpo de la madre. Un órgano llamado placenta permite el paso de materiales entre el torrente sanguíneo materno y el del embrión (figura 26.30a). La placenta transfiere los nutrientes más eficazmente que la difusión, permitiendo que el embrión crezca más rápido. Después del nacimiento, los recién nacidos maman leche de los pezones que se encuentran sobre la superficie ventral de la madre.

Los mamíferos placentarios son actualmente los predominantes en la mayoría de los hábitats terrestres, y los únicos que viven en el mar. En la figura 26.30b-i se muestran algunas de las más de 4,000 especies de mamíferos placentarios. En el apéndice I se mencionan todos los grupos principales.

Casi la mitad de las especies de mamíferos son roedores, y de ellas cerca de la mitad son ratas. El siguiente grupo más diverso son los murciélagos, que incluyen más o menos 375 especies. Los murciélagos son los únicos mamíferos que vuelan. Aunque algunos se asemejan a ratones voladores, los murciélagos están relacionados de manera más estrecha con carnívoros como los lobos y los zorros que con los roedores.

Para repasar en casa

¿Cómo son los mamíferos que viven en la actualidad?

■ La mayoría de los mamíferos que viven en la actualidad son placentarios. De ellos, los roedores y los murciélagos constituyen los grupos más diversos.

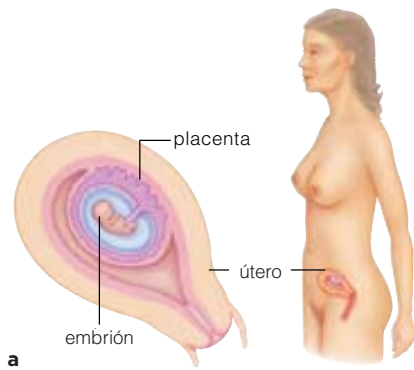


Figura 26.30 Mamíferos placentarios. (a) Ubicación de la placenta en una mujer embarazada. (b) Ballena azul, y (c) el tamaño de su esqueleto en comparación con un humano. Con un peso de 200 toneladas, los adultos de esta especie son los animales más grandes que viven en la actualidad.

(d) El manatí de Florida consume plantas en las aguas tibias de las costas y los ríos. (e) Un camello atraviesa el ardiente desierto. (f) La foca arpa persigue a sus presas en las heladas aguas, y reposan sobre el hielo. (g) En realidad, la ardilla voladora sólo flota en el aire. Los únicos mamíferos que vuelan son los murciélagos. (h) Éste es un murciélago Kitti nariz de puerco. (i) Zorro rojo oculto bajo un abeto azul. Su piel gruesa y aislante lo protege del frío invernal.



■ Los primates son el subgrupo de mamíferos al cual pertenecen los humanos y, por lo tanto, constituyen nuestros parientes más cercanos.

■ Conexión con Caracteres adaptativos 17.3.

Los **primates** incluyen 260 especies de prosimios, monos, grandes monos y humanos (figura 26.31). Los prosimios (“antes de los monos”) evolucionaron primero. Los prosimios modernos incluyen tarseros y lémures de África, Asia y Madagascar (en la página 17 se muestra una especie de lémur recién descubierta). Los antropoides incluyen monos, grandes monos y humanos; todos tienen amplia distribución. Los homínoides incluyen grandes monos y humanos. Nuestros parientes vivos más cercanos son los chimpancés y los bonobos (anteriormente llamados chimpancés pigmeos). Los humanos y las especies extintas similares a los humanos constituyen los **homínidos**. En la tabla 26.2 se resumen los subgrupos de primates.

Tabla 26.2 Clasificación de los primates

Prosimios	Lémures, tarsieros
Antropoides	Monos del Nuevo Mundo (por ejemplo, mono araña)
	Monos del Viejo Mundo (por ejemplo, mandriles, macacos)
	Homínoides:
	Hilobátidos (gibones, siamangs)
	Póngidos (orangutanes, gorilas, chimpancés, bonobos)
	Homínidos (humanos, especies extintas similares al hombre)

Generalidades sobre las principales tendencias

Cinco tendencias que condujeron a caracteres exclusivamente humanos se iniciaron en las primeras especies que vivían en los árboles. Se produjeron por modificaciones en ojos, huesos, dientes y cerebro.

Aumento de la visión diurna. Los primates tempranos tenían un ojo a cada lado de una cabeza con forma similar a la del ratón. Más adelante algunos presentaron cara aplanada, de tipo recto, con los ojos hacia el frente. La capacidad para enfocar ambos ojos sobre un objeto mejoró la percepción de profundidad. Además, los ojos se hicieron más sensibles a las variaciones de la intensidad luminosa y el color. Durante esta época, la importancia del sentido del olfato declinó.

Marcha erguida. Los humanos son **bípedos**: su sistema óseo y sus músculos están adaptados para mantenerse erectos y caminar sobre dos pies. Por ejemplo, su columna vertebral con forma de S mantiene la cabeza y el torso centrados sobre los pies, y los brazos son más cortos que las piernas. En contraste, los prosimios y los monos se desplazan en cuatro patas, todas de aproximadamente la misma longitud. Los gorilas caminan sobre dos piernas y se apoyan sobre los nudillos de sus largos brazos (figura 26.31c,e).

¿Cómo se determina si un fósil de primate era bípedo? La posición del *foramen magnum*, una abertura del cráneo, es uno de los indicios. Esta abertura permite que el cerebro se conecte con la médula ósea o cordón espinal. En los animales que caminan a cuatro patas, el *foramen magnum* está ubicado en la parte trasera del cráneo. En los animales que caminan erectos se halla cerca del centro de la base craneal (figura 26.32).

Mejor agarre. Los primeros mamíferos abrían los dedos de los pies para soportar su peso mientras caminaban o corrían sobre cuatro patas. En los antiguos primates que vivían en los árboles, las manos sufrieron modificaciones.



Figura 26.31 Primateos. (a) Un tarsier, prosimio trepador y saltador. (b) Mono araña, un ágil trepador. (c) Gorila macho usando sus antebrazos para soportar su peso mientras camina sobre sus nudillos y sus dos piernas. Comparación de las estructuras esqueléticas de (d) un mono, (e) un gorila, y (f) un humano. Los esqueletos no están a la misma escala.

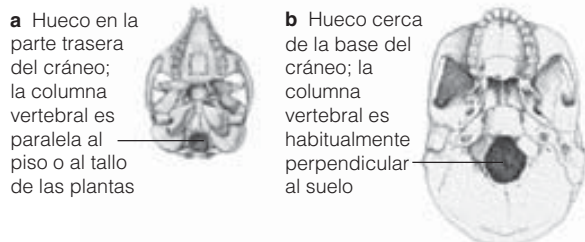


Figura 26.32 El hueco craneal llamado *foramen magnum*, en (a) un animal que camina en cuatro patas, y (b) un animal que camina erecto. La posición de este hueco nos permite determinar si una especie fósil era bípeda.

Los dedos se volvieron aptos para rodear objetos (movimientos prensiles), y el pulgar se hizo oponible a los demás dedos. Con el tiempo, las manos quedaron libres de la función de soportar carga, y se modificaron para permitir un agarre poderoso o de precisión:



La capacidad de la mano para adoptar diversas posiciones permitió que los ancestros de los humanos pudieran fabricar y usar herramientas. Los movimientos prensiles y oponibles refinados condujeron al desarrollo de la tecnología y la cultura.

Quijadas y dientes modificados. Las modificaciones a las quijadas se correlacionan con el cambio gradual de la alimentación: de consumir insectos a consumir frutas y hojas, y luego a una dieta mixta u omnívora. Las quijadas rectangulares y los dientes caninos largos evolucionaron en los monos y grandes monos. La quijada con forma de arco y dientes más pequeños y uniformes evolucionaron en los primeros homínidos.

Comportamiento, cerebro y cultura. Tanto el cerebro como su recubrimiento aumentaron de tamaño y complejidad. A medida que las dimensiones del cerebro se incrementaron, también lo hizo la duración del embarazo y el tiempo de cuidados maternos requerido. En comparación con los primates tempranos, los grupos posteriores tuvieron menos crías y las cuidaron durante más tiempo.

Los primeros primates eran solitarios. Posteriormente, algunos comenzaron a vivir en grupos pequeños. Las interacciones sociales y los caracteres culturales comenzaron a afectar el éxito reproductivo. La **cultura** es la suma de todos los patrones de comportamiento aprendido que se transmiten entre miembros de un grupo y entre generaciones.

Orígenes y divergencias tempranas

Los primeros primates surgieron en los bosques tropicales del este de África, hace más o menos 65.5 millones de años. Las especies tempranas se asemejaban a las musarañas modernas (figura 26.33a,b). Comían por la noche, buscando insectos y semillas en las ramas bajas. Tenían un hocico largo y ojos ubicados a los lados de la cabeza.

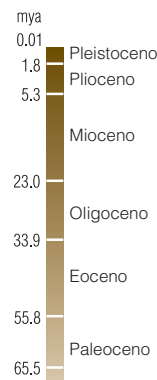


Figura 26.33 (a) Tupaya del sudeste asiático (*Tupaia*), pariente cercano de los primates modernos. Comparaciones craneanas entre: (b) el *Plesiadapis*, un primate temprano similar a la tupaya, (c) el *Aegyptopithecus*, uno de los antropoides del Oligoceno, del tamaño del mono, (d) el *Proconsul africanus*, un homínido temprano del tamaño de un niño de cuatro años.

Gracias a los fósiles sabemos que los prosimios ya habían evolucionado en el Eoceno. Los cambios adaptativos del sistema óseo les permitieron vivir en las copas de los árboles. Tenían un hocico más corto y ojos en ubicación frontal. Su cerebro era más grande que el de los primates tempranos. Los trepadores y saltadores necesitaban calcular su peso corporal, la distancia, la velocidad del viento y el estilo adecuado para realizar sus movimientos. Los ajustes tenían que ser rápidos para no poner en riesgo el cuerpo en alturas muy por encima del suelo.

Hace aproximadamente 36 millones de años surgieron los antropoides que vivían en los árboles (figura 26.33c). Luego, entre 23 y 18 millones de años atrás, aparecieron los primeros homínidos en las selvas tropicales; éstos fueron los grandes monos tempranos (figura 26.33d).

Los homínidos se dispersaron por África, Asia y Europa, pues el clima cambió debido a desplazamientos de las masas terrestres. En esta época África se hizo más fría y seca. Las selvas tropicales, con su abundancia de hojas y frutos blandos comestibles, fueron reemplazadas por selvas abiertas y, posteriormente, por praderas. El alimento se hizo más seco, más duro y más difícil de encontrar. Los homínidos que evolucionaron en los bosques húmedos se desplazaron a nuevos nichos, o murieron. La mayoría de las especies se extinguieron, pero no así el ancestro común de los grandes monos y los humanos. Hace alrededor de 6 millones de años, los homínidos emergieron.



Para repasar en casa

¿Qué tendencias dieron forma al linaje de los primates ancestros de los humanos?

■ Los primeros primates eran animales de hocico largo que vivían cerca del suelo. Especies posteriores se hicieron trepadoras, con sistema óseo y cerebro mejor adaptados a esta nueva forma de vida.

26.14 Surgimiento de los primeros humanos

- Tenemos evidencia fósil de muchos homínidos, pero no sabemos con exactitud cómo están relacionados entre sí.
- Conexión con Duplicación de genes 12.5.

Los homínidos tempranos

Las comparaciones genéticas indican que los homínidos divergieron de sus ancestros, los grandes monos, hace entre 6 y 8 millones de años. Fósiles que podrían ser de homínidos tienen antigüedad de seis millones de años. El *Sahelanthropus tchadensis* tenía cara plana, similar a la de un homínido, frente prominente y pequeños caninos, pero el tamaño de su cerebro era el de un chimpancé (figura 26.34a). El *Orrorin tugenensis* y el *Ardipithecus ramidus* también tenían dientes similares a los homínidos. Algunos investigadores sospechan que estas especies caminaban erectas, mientras que otros están en desacuerdo. Es necesario descubrir más fósiles para aclarar esta cuestión.

Un homínido bípedo indiscutible, el *Australopithecus afarensis*, se estableció en África hace más o menos 3.9 millo-

nes de años. Esqueletos notablemente completos revelan que solía caminar erecto (figura 26.35). Hace alrededor de 3.7 millones de años, dos individuos *A. afarensis* caminaron sobre una capa de ceniza volcánica recién depositada. Poco después cayó una lluvia ligera que transformó en piedra el polvo de ceniza recién pisado, preservando así sus huellas (figura 26.35c,d).

El *A. afarensis* era uno de los **australopitecos** o “grandes monos del sur”. Este grupo informal incluye las especies *Australopithecus* y *Paranthropus*. Los individuos de la primera eran pequeños, tenían quijada angosta y dientes chicos (figura 26.34b). Una o más especies probablemente sean ancestros de los humanos modernos. En contraste, las especies *Paranthropus* tenían complexión más gruesa, así como cara y molares más anchos. Los músculos de la quijada se unían a una cresta ósea pronunciada en la parte superior de su cráneo (figura 26.34c). Los grandes molares y la fortaleza de los músculos de las quijadas indican que plantas fibrosas difíciles de masticar constituían buena parte de su dieta. El *Paranthropus* desapareció hace más o menos 1.2 millones de años.



Figura 26.34 Una muestra de cráneos fosilizados de homínidos de África, todos a la misma escala.

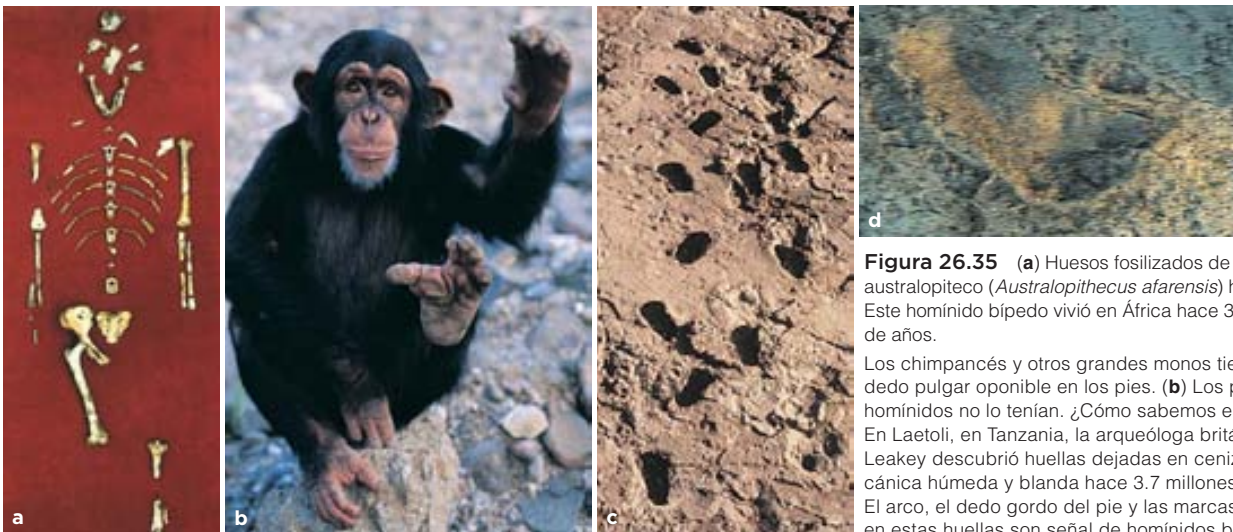


Figura 26.35 (a) Huesos fosilizados de Lucy, un australopiteco (*Australopithecus afarensis*) hembra. Este homínido bípedo vivió en África hace 3.2 millones de años.

Los chimpancés y otros grandes monos tienen dedo pulgar oponible en los pies. (b) Los primeros homínidos no lo tenían. ¿Cómo sabemos esto? (c,d) En Laetoli, en Tanzania, la arqueóloga británica Mary Leakey descubrió huellas dejadas en ceniza volcánica húmeda y blanda hace 3.7 millones de años. El arco, el dedo gordo del pie y las marcas del talón en estas huellas son señal de homínidos bípedos.

Los primeros humanos

¿Qué nos dicen los fragmentos fosilizados de los primeros homínidos acerca del origen de los humanos? El registro aún está demasiado incompleto para que podamos asegurar cómo estaban relacionadas las diversas formas, y ni siquiera cuáles de ellas fueron nuestros ancestros. Además, ¿qué caracteres específicos deberíamos usar para definir a los **humanos**, miembros del género *Homo*?

Bueno, podríamos comenzar por el cerebro. Éste es la base de destrezas analíticas incomparables, habilidad verbal, comportamiento social complejo e innovaciones tecnológicas. ¿Cómo realizó el homínido temprano el salto evolutivo para transformarse en humano?

La comparación entre los cerebros de los primates modernos podría darnos indicios. Sabemos que los genes de algunas proteínas cerebrales experimentaron duplicación repetida (sección 12.5) al evolucionar este linaje de primates. Estudios más amplios que indiquen cómo funcionan estas proteínas quizá permitan obtener datos adicionales sobre la manera en que surgieron los caracteres mentales exclusivamente humanos.

Hasta que eso ocurra tendremos que especular a partir de la evidencia de caracteres físicos entre fósiles diversos. Éstos incluyen un esqueleto que permitía bipedalismo, una cara más pequeña, un cráneo más grande, y dientes más pequeños y con más esmalte. Estos caracteres surgieron a finales del Mioceno, y pueden observarse en el *Homo habilis*. El nombre de este humano temprano significa “hombre hábil” (figura 26.36).

La mayoría de las primeras formas conocidas de *Homo* proceden de Great Rift Valley, en África oriental. Los dientes fósiles indican que estos primeros humanos se alimentaban de nueces de cáscara dura, semillas secas, frutos suaves, hojas e insectos. Quizá el *H. habilis* haya enriquecido su dieta alimentándose de restos de animales que dejaban los carnívoros, como los tigres dientes de sable, pero carecían de dientes adaptados a una dieta rica en carne.

Nuestros parientes cercanos, los chimpancés y los bonobos, emplean palos y otros objetos naturales como herramientas (sección 44.6). Rompen las nueces con rocas y utilizan palas para escarbar los nidos de termitas y capturar insectos. Es muy probable que los primeros homínidos se comportaran así.

Hace alrededor de 2.5 millones de años, algunos homínidos comenzaron a modificar las rocas para transformarlas en mejores herramientas. Pedazos de roca volcánica pulidos para tener un borde más aguzado fueron encontrados junto con huesos de animales que muestran evidencia de haber sido raspados por herramientas de ese tipo.

Las capas del emplazamiento paleontológico conocido como Olduvai Gorge, en Tanzania, documentan refinaciones en la capacidad de construcción de herramientas (figuras 26.37). Estas capas datan de hace más o menos 1.8 millones de años, y contienen guijarros pulidos en forma burda. Capas más recientes ocultaban herramientas más complejas, y hachas similares a cuchillos.

Además, Olduvai Gorge también contiene fósiles de homínidos. En el momento de su descubrimiento, estos



Figura 26.36 Ilustración de un grupo de *Homo habilis* en bosques de África oriental. Dos australopitecos se muestran en la distancia, a la izquierda.

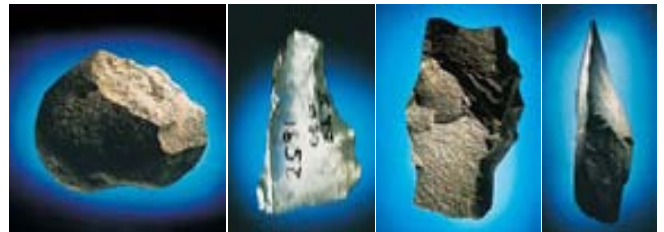


Figura 26.37 Muestra de herramientas de piedra provenientes de Olduvai Gorge, en África. De izquierda a derecha, cortador burdo, cortador más refinado, hacha manual y cuchilla.

fósiles fueron clasificados como *Homo erectus*, nombre que significa “hombre erecto”. En la actualidad algunos investigadores reservan ese nombre para fósiles localizados en Asia, y prefieren llamar *H. ergaster* a los hallados en África. En nuestro análisis adoptaremos el método tradicional, y emplearemos el término *H. erectus* para hacer referencia a poblaciones africanas y a sus descendientes que, con el paso de las generaciones, lograron llegar a Europa y Asia.

Los adultos *H. erectus* medían en promedio 1.5 metros de alto y tenían un cerebro más grande que el *H. habilis*. La mejoría en las destrezas de cacería probablemente les ayudó a obtener el alimento necesario para mantener un cuerpo y un cerebro de mayor tamaño. Además, el *H. erectus* era capaz de hacer hogueras, de modo que la cocción probablemente amplió su dieta, al ablandar alimentos previamente no comestibles.

Para repasar en casa

¿Qué apariencia tenían los homínidos extintos en la actualidad?

■ Los australopitecos y ciertos homínidos que les precedieron caminaban erectos. El *Homo habilis*, primer ancestro de la especie humana que se conoce, también caminaba erecto. El *Homo erectus* tenía un cerebro de mayor tamaño y se dispersó al salir de África.

■ Los humanos modernos evolucionaron primero en África y, en periodos relativamente recientes, se diseminaron de allí hacia todo el mundo.

■ Conexión con Especiación alopátrica 18.10.

Ramificaciones del linaje humano

Hace 1.7 millones de años, las poblaciones de *Homo erectus* se habían establecido en sitios tan alejados de África como la isla de Java y el este de Europa. De manera simultánea, las poblaciones africanas continuaron aumentando. A lo largo de miles de generaciones, los grupos geográficamente separados se adaptaron a las condiciones locales. Algunas poblaciones se hicieron tan distintas respecto del *H. erectus* original, que se les dio nombre como nuevas especies: *H. neanderthalensis* (Neandertales), *H. floresiensis* y *H. sapiens*, o humanos totalmente modernos (figura 26.38).

Gracias a un fósil encontrado en Etiopía sabemos que el *Homo sapiens* había evolucionado hace 195,000 años. En comparación con el *H. erectus*, el *H. sapiens* tenía dientes, huesos faciales y los huesos de la quijada más pequeños. Poseía también un cráneo más alto y redondeado, un cerebro más grande y capacidad para el lenguaje hablado.

Entre 200,000 y 30,000 años atrás, los Neandertales vivieron en África, el Medio Oriente, Europa y Asia. Eran suficientemente resistentes para tolerar climas más fríos. Un cuerpo más corpulento tiene una relación área superficial/volumen menor que un cuerpo delgado, de modo que pierde el calor menos rápido.

Los Neandertales tenían un cerebro grande. ¿Habían desarrollado la capacidad de hablar? No lo sabemos. Desaparecieron cuando



Figura 26.38 Especies recientes de *Homo*. (a) *H. neanderthalensis*, (b) *H. sapiens* (humano moderno), (c) *H. floresiensis*.

el *H. sapiens* entró a las mismas regiones. Los recién llegados probablemente empujaron a los Neandertales hacia la extinción, ya sea mediante guerras o a causa de la competencia por los recursos. Es posible que los miembros de estas dos especies se hayan apareado ocasionalmente, pero las comparaciones entre el ADN de humanos modernos y el ADN de restos de Neandertales indican que los últimos no contribuyeron a la reserva genética para los *Homo sapiens* modernos.

En 2003 se descubrieron fósiles humanos de aproximadamente 18,000 años de antigüedad en la Isla de Flores, en Indonesia. Al igual que el *H. erectus*, tenían entrecejo bien marcado y cerebro relativamente pequeño en relación con su tamaño corporal. Probablemente los adultos medían un metro de alto. Los científicos que encontraron los fósiles los asignaron a una nueva especie, el *H. floresiensis*. No todo el mundo estuvo de acuerdo; algunos piensan que los fósiles pertenecen a individuos *H. sapiens* que padecían alguna enfermedad o trastorno.

¿Dónde se originaron los humanos modernos?

Los Neandertales evolucionaron a partir de poblaciones de *H. erectus* en Europa y el oeste de Asia. El *H. floresiensis* lo hizo a partir de *H. erectus* de Indonesia. ¿Dónde se originó el *H. sapiens*? Dos modelos importantes concuerdan en que éste evolucionó a partir del *H. erectus*, pero difieren en cuanto el sitio y la rapidez de la evolución. Ambos intentan explicar la distribución de los fósiles de *H. erectus* y *H. sapiens*, y las diferencias genéticas entre los humanos modernos que viven en diferentes regiones.

Modelo multirregional Según el **modelo multirregional**, las poblaciones de *H. erectus* en África y otras regiones evolucionaron formando gradualmente poblaciones de *H. sapiens*, a lo largo de más de un millón de años. El flujo genético entre poblaciones mantuvo a las especies a través de una transición hasta los humanos totalmente modernos (figura 26.39a).

Según este modelo, parte de la variación genética que actualmente se observa entre africanos, asiáticos y europeos modernos, comenzó a acumularse poco después de que los ancestros se ramificaron a partir de la población ancestral de *H. erectus*. Este modelo se basa en la interpretación de fósiles. Por ejemplo, se dice que los rostros fósiles del *H. erectus* de China son más parecidos a los de los asiáticos modernos que a los del *H. erectus* que vivía en África. La idea es que gran parte de la variación observada entre los *H. sapiens* modernos evolucionó hace mucho, dando lugar al *H. erectus*.

Modelo de reemplazo Según el **modelo de reemplazo**, más ampliamente aceptado, el *H. sapiens* surgió de una sola población de *H. erectus* en la región subsahariana de África en los últimos 200,000 años. Posteriormente grupos de *H. sapiens* entraron a regiones ya ocupadas por poblaciones de *H. erectus*, y ocasionaron su extinción (figura 26.39b). Si este modelo es correcto, las variaciones regionales observadas entre poblaciones modernas de *H. sapiens* surgieron de manera relativamente reciente. Este modelo subraya el elevado grado de semejanza genética entre los humanos vivos.

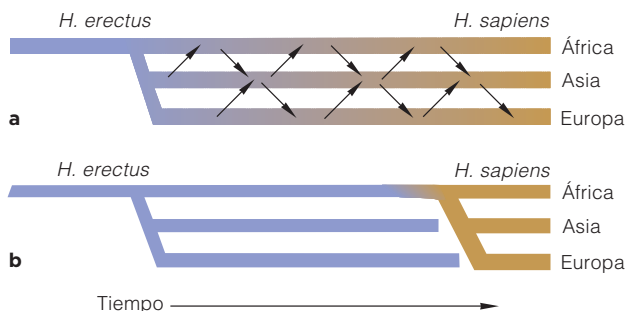


Figura 26.39 Dos modelos del origen del *H. sapiens*. (a) Modelo multirregional. El *H. sapiens* evoluciona lentamente a partir del *H. erectus* en muchas regiones. Las flechas representan flujo genético continuo entre poblaciones. (b) Modelo de reemplazo. El *H. sapiens* evoluciona rápidamente a partir de una población de *H. erectus* en África; después se dispersa y reemplaza a las poblaciones de *H. erectus* en todas las regiones.

Los fósiles apoyan el modelo de reemplazo. Los fósiles de *H. sapiens* datan de hace 195,000 años en África Oriental, y de hace 100,000 años en el Medio Oriente. En Australia, los fósiles más antiguos de este tipo datan de hace 60,000 años, y en Europa de hace 40,000. Las comparaciones globales de marcadores en el ADN mitocondrial y en los cromosomas X e Y colocan a los africanos modernos más cerca de la raíz del árbol filogenético. También revelan que el ancestro común más reciente de todos los humanos actuales vivió en África hace aproximadamente 60,000 años.



Salida del hogar

Los cambios a largo plazo en el clima global impulsaron a los grupos humanos a salir de África (figura 26.40). Hace más o menos 120,000 años, el interior de África se volvió más frío y seco. A medida que cambiaban los patrones de lluvia y la cantidad de agua disponible, también se modificó la distribución de las manadas de animales herbívoros y de sus cazadores humanos. Quizá algunos cazadores viajaron al norte desde África oriental, llegando a Israel, donde se encontraron fósiles de aproximadamente 100,000 años de antigüedad dentro de una caverna. Según parece, estas poblaciones se extinguieron. La erupción del Monte Toba, en Indonesia, hace 73,000 años quizá las haya matado, junto con otros viajeros de la antigüedad. Esta enorme erupción habría liberado material equivalente a 2,800 kilómetros cúbicos (1,740 millas cúbicas), llegando a cubrir una vasta región con una capa de hasta 9 metros de ceniza. La nube de desechos resultante produjo un impacto devastador en el clima global.

Olas posteriores de viajeros tuvieron más suerte, y algunos individuos dejaron los grupos establecidos y se aventuraron a nuevos territorios. Las generaciones sucesivas continuaron su camino a lo largo de las costas de África, y después de las de Australia y Eurasia. En el Hemisferio Norte gran parte del agua terrestre quedó congelada en las amplias capas de hielo, reduciendo el nivel del mar varios cientos de metros. La tierra previamente sumergida se secó en algunas regiones. Hace más o menos 15,000 años, un pequeño grupo de humanos atravesó un puente terrestre de este tipo, pasando de Siberia a América del Norte.

Los desiertos y las montañas influyeron en las rutas de dispersión (figura 26.40b). Hasta hace alrededor de 100,000 años, en el norte de África llovía lo suficiente para mantener las plantas y las manadas de animales herbívoros. Hace 45,000 años, arenas sorprendentemente calurosas abarcaban más de 3,200 kilómetros en ese sitio. Los humanos cuyos ancestros pasaron por esta región ya no tenían la opción de regresar a las praderas de África central, porque el nuevo desierto les bloqueaba el camino.

Cuando el regreso África dejó de ser una opción, los grupos se desplazaron hacia el este, en dirección a Asia central, en donde los elevados Himalayas y otros picos del Hindu Kush los obligaron a desviarse hacia el norte, hacia el oeste de China, y a otros hacia el sur, en dirección a la India. Los descendientes de los humanos que pasaron a Asia llegaron posteriormente hasta Siberia, y después hasta América del Norte. Los colonos de Asia central se desplazaron hacia el oeste a través de las frías praderas. Algunos

Figura 26.40 (a) Algunas rutas de dispersión que habrían seguido grupos pequeños de *Homo sapiens*. Este mapa muestra placas de hielo y desiertos que prevalecían hace más o menos 60,000 años, de acuerdo con indicios hallados en rocas sedimentarias y perforaciones en la capa de hielo. La época en que los humanos modernos aparecieron en estas regiones se determinó con base en estudios fósiles de marcadores genéticos en el ADN mitocondrial y cromosomas Y de 10,000 individuos a nivel mundial.

África	hace 195,000 años
Israel	100,000
Australia	60,000
China	50,000
Europa	40,000
América del Norte	11,000

(b) Los cambios del clima global provocaron expansión y contracción de los desiertos en África y el Medio Oriente. Quizá los cambios resultantes en cuanto a las fuentes de alimento hayan alentado la migración de pequeños grupos que salieron de África. La ubicación de las placas de hielo, los desiertos y las elevadas cordilleras montañosas influyeron en las rutas migratorias.

cruzaron las montañas de los Balcanes y continuaron hasta Europa.

En cada paso del camino los humanos enfrentaron riesgos extraordinarios, y los vencieron. Durante esta época diseñaron métodos culturales para sobrevivir en entornos inhóspitos. Su capacidad sin rival para modificar el hábitat, así como el lenguaje, les fueron muy útiles. La evolución cultural aún continúa. Los cazadores y recolectores persisten en algunas partes del mundo, mientras que otros humanos viven la era de la “alta tecnología”. La coexistencia de grupos tan diversos es un tributo a la amplia flexibilidad de comportamiento de la especie humana.



Para repasar en casa

¿Qué nos indican los fósiles y los estudios del ADN acerca de la evolución de los humanos modernos?

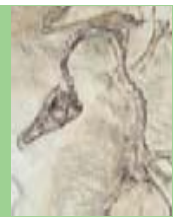
■ Los fósiles y la evidencia genética indican que los humanos modernos, *H. sapiens*, evolucionaron a partir de una población de *H. erectus* en África.

■ Los humanos modernos se dispersaron saliendo de África durante una época en que los cambios climáticos a largo plazo modificaron sus opciones.

La venta de fósiles de vertebrados es un negocio importante para comercios especializados, casas de subastas y sitios web. La mayoría de los fósiles de este tipo no son particularmente importantes para los científicos, aunque algunos sí lo son. Por ejemplo, uno de los pocos fósiles de *Archaeopteryx* que existen pertenece a un particular, y su importancia radica en que muestra detalles de las patas del ave que no son visibles en otros fósiles. Algunos científicos argumentan que la propiedad privada de este tipo de fósiles impide la investigación y pone en peligro un legado irremplazable.

¿Por qué opción votarías?

Algunos fósiles de vertebrados únicos se encuentran en colecciones privadas. ¿Consideras antiética la venta de fósiles importantes desde el punto de vista científico? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea.



Resumen

Sección 26.1 Cuatro características ayudan a definir a los **cordados**: la notocorda; un cordón nervioso dorsal hueco; una faringe con ranuras para las branquias, y una cola que se extiende más allá del ano. Todas las características se forman en los embriones y persiste o no en los adultos. Los cordados invertebrados incluyen **tunicados** y **anfibios**, ambos animales marinos que se alimentan por filtración. Los **craneados** son cordados con recubrimiento cerebral de cartílago o hueso. Estructuralmente, el pez sin quijadas llamado mixino es el craneado moderno más simple. La mayoría de los craneados son **vertebrados**.

- Usa la animación de CengageNOW para examinar el plan de organización corporal y las características de los cordados en un anfibio.

Sección 26.2 Los vertebrados tienen **endoesqueleto** con **columna vertebral** que incluye vértebras cartilaginosas u óseas. En los primeros peces evolucionaron las **quijadas** y las **aletas** pareadas. En los linajes que comenzaron a habitar sobre la tierra las **branquias** fueron reemplazadas por **pulmones**, los **riñones** lograron conservar mejor el agua, y el sistema circulatorio se hizo más eficiente.

- Usa la animación de CengageNOW para explorar el árbol de la familia de los cordados y ver cómo evolucionaron las quijadas.

Sección 26.3, 26.4 Los **agnatos** son peces sin quijada, y con columna vertebral. Los peces con quijada incluyen los **peces cartilaginosos** y los **peces óseos**. Ambos tienen **escamas** sobre la piel; la **vejiga natatoria** ayuda a que los peces óseos regulen su flotación.

Secciones 26.5, 26.6 Los **tetrápodos**, o animales que caminan sobre cuatro patas, evolucionaron a partir de sarcopterigios. Los **anfibios** son tetrápodos que viven en la tierra, pero por lo

general regresan al agua para reproducirse. Muchos anfibios se encuentran actualmente muy cerca de la extinción.

Secciones 26.7, 26.8 Los **aminotas**, primeros vertebrados que lograron completar su ciclo de vida sobre tierra firme, tienen piel y riñones para conservar el agua, y presentan huevos amniotas. Los **reptiles** (incluyendo los **dinosaurios** extintos) y las aves constituyen un linaje de amniotas; los mamíferos modernos otro. La **hipótesis del asteroide K-T** propone que el impacto de un asteroide condujo a la extinción de los dinosaurios.

Sección 26.9 Los reptiles son **ectotermos** (animales de sangre fría) con escamas. Ponen huevos sobre la tierra, y la fecundación de éstos suele ser interna. La **cloaca** tiene funciones de excreción y reproducción. Las lagartijas y serpientes son los grupos más diversos. Los cocodrilianos son los parientes más cercanos de las aves.

- Usa la animación de CengageNOW para explorar el plan de organización corporal de un cocodrilo.

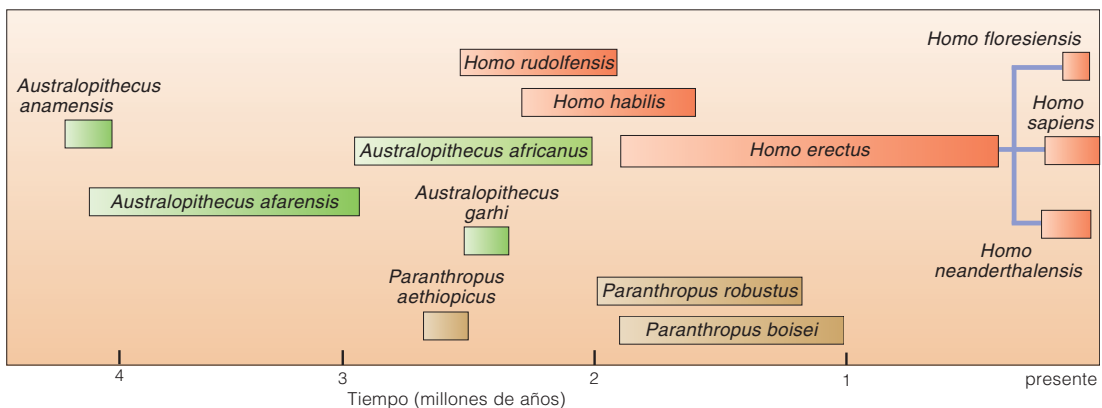
Sección 26.10 Las **aves** son **endotermos** (de sangre caliente), y los únicos animales vivos con plumas. El plan de organización corporal de la mayoría se encuentra altamente modificado para el vuelo.

- Usa la animación de CengageNOW para ver qué hay dentro del huevo de un ave y cómo están adaptadas las aves para el vuelo.

Secciones 26.11, 26.12 Los **mamíferos** nutren a sus crías con leche secretada por glándulas mamarias, tienen piel o pelo y poseen varios tipos de dientes. Los tres linajes de los mamíferos son: los que ponen huevos (**monotremas**), los mamíferos con bolsa (**marsupiales**) y los **mamíferos placentarios**, el grupo más diverso. La **placenta** es un órgano que facilita el intercambio de sustancias entre la sangre del embrión y la sangre materna.

Figura 26.41

Fechas estimadas del origen y la extinción de tres generaciones de homínidos. Las líneas color violeta muestran una opinión sobre cómo se relacionan las especies humanas entre sí. El número de especies, los fósiles que pertenecen a cada una, y la manera en que las especies se relacionan siguen constituyendo temas de debate.



Ejercicio de análisis de datos

Como mencionamos en la sección 26.13, una tendencia evolutiva de los primates involucró cambios en el desarrollo de los individuos, como duración de la infancia y el tiempo necesario para llegar a la etapa adulta.

En la figura 26.42 se comparan cinco linajes de primates, de los más antiguos hasta los más recientes. Se incluyen las etapas de vida y los años pasados como “lactantes”, durante los cuales se requiere cuidado materno continuo. Además se muestra el tiempo que pasan como subadultos, es decir, cuando los individuos dejan de ser dependientes absolutos de la madre, pero aún no han comenzado a reproducirse, así como la duración de la etapa reproductiva y del periodo posterior.

1. ¿Cuál es el margen de vida promedio de un lémur? ¿Y de un gibón?
2. ¿Qué grupo llega a la etapa adulta más rápido?
3. ¿Qué grupo tiene el margen más prolongado de años reproductivos?
4. ¿Qué grupo sobrevive más allá de sus años reproductivos?

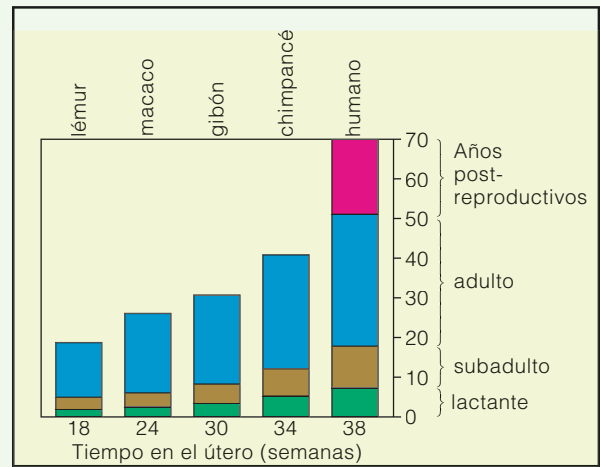


Figura 26.42 Tendencia hacia márgenes de vida más prolongados y mayor dependencia de las crías respecto de los adultos en cinco linajes de primates.

■ Usa la animación de CengageNOW para ver cómo surgió la distribución actual de los grupos de mamíferos.

Secciones 26.13-26.15 Los **primates** incluyen prosimios como los tarsieros, y antropoides como los monos, los grandes monos y los **homínidos**: humanos y formas humanoides extintas. Los primeros primates eran similares a las tupayas. El **bipedalismo** mejoró la visión diurna, refinó los movimientos de las manos, dio lugar a dientes más pequeños, cerebro más grande, complejidad social, cuidados parentales extensos y, posteriormente, a la **cultura**, que evolucionó en algunos linajes.

Todos los homínidos, incluyendo los **australopitecos** y los **humanos**, se originaron en África. El linaje humano (*Homo*) surgió hace aproximadamente 2 millones de años (figura 26.41). Según el **modelo multirregional**, el *H. sapiens* evolucionó en muchas regiones. El **modelo de reemplazo** postula que el *H. sapiens* evolucionó en África, y después se dispersó a otros lados. Actualmente es el modelo más favorecido.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. Menciona los cuatro caracteres diagnósticos de los cordados.
2. ¿Cuáles de estos caracteres fueron conservados por los anfibios adultos?
3. Las quijadas de los vertebrados evolucionaron a partir de _____
a. soportes de las branquias b. costillas c. escamas d. dientes
4. Las lampreas y los tiburones tienen _____.
a. quijadas d. vejiga natatoria
b. un esqueleto óseo e. corazón de cuatro cámaras
c. un cráneo f. pulmones
5. ¿Qué grupo de peces óseos dio lugar a los tetrápodos?
6. Los reptiles y las aves pertenecen a los principales linajes de amniotas, y _____ pertenecen a otro.
a. los tiburones c. los mamíferos
b. las ranas y los sapos d. las salamandras
7. Los reptiles están adaptados a vivir sobre la tierra gracias a _____.
a. piel resistente d. huevos amniotas
b. fecundación interna e. a y c
c. riñones eficaces f. todas las anteriores

8. Los parientes modernos más cercanos de las aves son _____.
a. los cocodrilianos c. las tuátaras
b. los prosimios d. las lagartijas
9. Sólo las aves tienen _____.
a. una cloaca c. plumas
b. un corazón de cuatro cámaras d. huevos amniotas
10. Los australopitecos son _____.
a. craneados d. amniotas
b. vertebrados e. mamíferos placentarios
c. homínidos f. todas las anteriores
11. Relaciona los organismos de la columna de la izquierda con su descripción adecuada.
_____ anfibios a. mamíferos con bolsa
_____ peces b. cordados invertibrados
_____ anfibios c. amniotas con plumas
_____ reptiles d. mamíferos que ponen huevos
_____ aves e. humanos y sus parientes cercanos
_____ monotremas f. amniotas de sangre fría
_____ marsupiales g. primeros tetrápodos terrestres
_____ homínidos h. los vertebrados más diversos

■ Visita CengageNOW para encontrar preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. En 1798 un espécimen de ornitorrinco disecado fue entregado al Museo Británico. Los reportes de que ponía huevos se sumaron a la confusión. Para los biólogos modernos, el ornitorrinco es evidentemente un mamífero. Tiene piel y las hembras producen leche. Las crías tienen dientes típicos de mamíferos que son reemplazados por colchonetes endurecidos a medida que el animal madura. ¿Por qué crees que los biólogos modernos son capaces de aceptar más fácilmente que un mamífero pueda tener algunos caracteres que aparentemente son de reptiles?
2. El volumen craneal de los primeros *H. sapiens* era, en promedio, de 1,200 centímetros cúbicos. En la actualidad es de 1,400 centímetros cúbicos en promedio. Según una hipótesis, las hembras eligieron a los compañeros más inteligentes, y la ventaja fue la generación de crías con genes que afectan favorablemente la inteligencia. ¿Qué tipo de datos podría recopilar un investigador para probar esta hipótesis de selección sexual?

Plantas y animales: retos comunes

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Una historia escalofriante

Las células sólo pueden sobrevivir bajo ciertas condiciones. Como explicamos en la sección 6.3, los cambios de acidez, salinidad o temperatura pueden inactivar las enzimas que catalizan las diversas reacciones necesarias para la vida. Para permanecer vivo, cualquier organismo multicelular debe mantener las condiciones de su cuerpo dentro del rango que sus células puedan tolerar.

El choque de calor es un ejemplo de lo que puede ocurrir cuando las condiciones internas se desequilibran. Las consecuencias pueden ser mortales. Por ejemplo, Korey Stringer, jugador de fútbol americano de los Vikingos de Minnesota, se colapsó por un choque de calor durante una práctica (figura 27.1). Él y su equipo estaban trabajando con todo su uniforme un día en que la temperatura y la humedad eran altas.

Stringer fue llevado de inmediato al hospital; su temperatura interna era de 42.7 °C, y su presión arterial estaba demasiado baja como para poder medirla. Los médicos lo sumergieron en un baño de agua helada para bajar su temperatura, pero ya había sufrido daños irreparables. Los mecanismos de coagulación san-

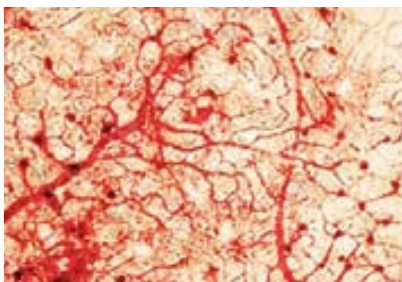
guínea de Stringer dejaron de funcionar, y comenzó a experimentar hemorragia interna. Después sus riñones se colapsaron, dejó de respirar y aunque le pusieron un respirador, su corazón dejó de funcionar. Menos de 24 horas después de iniciada la práctica de fútbol americano, Stringer fue declarado muerto. Sólo tenía 27 años.

El cuerpo humano funciona mejor cuando la temperatura interna permanece alrededor de 36 y 38 °C. Por encima de 40 °C el flujo de sangre se desvía, irrigando menos los órganos internos y más la piel. El calor se transfiere de la piel a la atmósfera siempre y cuando el cuerpo esté más caliente que el entorno. La sudoración ayuda a reducir el calor, pero es menos eficaz en días húmedos.

Cuando la temperatura interna asciende por encima de 40.6 °C los procesos normales de enfriamiento fallan y ocurre un choque de calor. El cuerpo deja de sudar y su temperatura interna comienza a aumentar con rapidez. El corazón late más rápido y se produce desmayo o confusión. Sin tratamiento, muy pronto puede ocurrir daño cerebral, o la muerte.

Citamos este ejemplo tan extremo como introducción a la anatomía y la fisiología. La *Anatomía* es el estudio de la forma del cuerpo, y la *Fisiología* el estudio sobre cómo funcionan las partes del cuerpo. Esta información te ayudará a entender lo que pasa dentro de tu propio cuerpo. De manera general, también te ayudará a apreciar cómo sobreviven todos los organismos.

Analizaremos la anatomía y fisiología de las plantas y animales por separado en capítulos posteriores. En éste mencionaremos globalmente los procesos y caracteres estructurales compartidos por ambos grupos.



¡Mira el video! **Figura 27.1** *Izquierda:* Korey Stringer durante su última práctica con su equipo. Cuando la temperatura del cuerpo sube, la sudoración profusa aumenta el enfriamiento por evaporación. Además, la sangre se dirige hacia los capilares de la piel (*arriba*), los cuales irradian calor a la atmósfera. En el caso de Stringer, los mecanismos de control homeostático no lograron compensar su extenuante actividad en un día cálido y húmedo.

Conceptos básicos



Muchos niveles de estructura y funcionamiento

Las células de plantas y animales están organizadas en tejidos. Los tejidos constituyen órganos, los cuales funcionan de manera concertada en sistemas de órganos. Esta organización surge a medida que la planta o animal crece y se desarrolla. Las interacciones entre las células y las partes del cuerpo mantienen vivo el organismo.

[Sección 27.1](#)



Semejanzas entre animales y plantas

Los animales y las plantas intercambian gases con su entorno, transportan materiales por su organismo, mantienen el volumen y la composición de su ambiente interno, y coordinan las actividades de sus células. Además, responden ante las amenazas, y frente a las variaciones de los recursos disponibles. [Sección 27.2](#)



Homeostasis

La homeostasis es el proceso para mantener estables las condiciones del ambiente interno del cuerpo. Los mecanismos de retroalimentación que suelen desempeñar un papel en la homeostasis incluyen receptores que detectan estímulos, un centro de interacción, y efectores que disparan las respuestas. [Secciones 27.3-27.5](#)



Comunicación de las células en cuerpos multicelulares

Las células de tejidos y órganos se comunican secretando moléculas químicas al líquido extracelular, y respondiendo a las señales secretadas por otras células. [Sección 27.6](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo examinaremos de nuevo el concepto niveles de organización, que se comentó por primera vez en la sección 1.1. Exploraremos también algunos ejemplos de percepción y respuesta a estímulos (1.2), una de las características de los seres vivos.
- Aprenderás cómo se ven afectadas las estructuras del cuerpo a partir de las restricciones impuestas por la proporción área superficial/volumen (4.2).
- Las estructuras celulares, como las uniones celulares (4.12) y las proteínas de membrana (5.2), también desempeñan un papel importante, igual que los procesos celulares, como la transportación (5.3) y las vías para liberación de energía (8.1).
- Analizaremos la capacidad de plantas y animales para luchar contra infecciones (21.8), y veremos cómo se adaptan sus cuerpos a la vida sobre la tierra (23.1, 26.5, 26.7).

¿Por qué opción votarías? El interior de los vehículos se calienta muy rápido, inclusive en días templados. Todos los años ocurren casos de niños que mueren como resultado de choques de calor ocasionados por haber permanecido dentro de un vehículo. En algunos países existen leyes que consideran un crimen dejar a los niños solos dentro de un automóvil estacionado. ¿Votarías a favor de este tipo de leyes? Ve más detalles en CengageNOW, y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

■ En capítulos anteriores describimos la diversidad de plantas y animales. A continuación consideraremos cómo están organizados sus cuerpos.

■ Conexiones con niveles de organización 1.1; Selección natural 17.3; Plantas terrestres 23.1; Animales terrestres 26.5 y 26.7.

De las células a los organismos multicelulares

El cuerpo de cualquier planta o animal consta de cientos de billones de células. En todos los cuerpos, con excepción de los más simples, la célula se organiza en tejidos, órganos y sistemas de órganos, cada uno capaz de realizar funciones especializadas. En otras palabras, hay división de trabajo entre las distintas partes del cuerpo de una planta o animal (sección 23.1).

Los **tejidos** constan de uno o más tipos de células (y con frecuencia también de una matriz extracelular) que llevan a cabo de manera colectiva una o varias tareas específicas. Cada tejido se caracteriza por el tipo de células que con-

tiene y por sus proporciones. Por ejemplo, el tejido nervioso tiene distintos tipos y proporciones de células en comparación con el tejido muscular o el tejido óseo.

Los **órganos** constan de dos o más tejidos que se encuentran en proporciones específicas e interactúan para llevar a cabo una o varias tareas específicas. Por ejemplo, una hoja es un órgano que sirve para realizar intercambio de gases y fotosíntesis (figura 27.2); los pulmones son órganos para el intercambio de gases (figura 27.3).

Los órganos que interactúan en una o más tareas forman un **sistema de órganos**. Las hojas y los tallos son componentes del sistema de intercambio de gases de las plantas. Los pulmones y vías respiratorias son los órganos que conforman el sistema respiratorio de los vertebrados terrestres.

Crecimiento y desarrollo

La planta o animal adquiere organización estructural a medida que crece y se desarrolla. En cualquier especie multicelular, el **crecimiento** se refiere al incremento de número, tamaño y volumen de la célula; por lo tanto, se describe en términos cuantitativos. El **desarrollo** consta de una serie de etapas en las cuales se forman tejidos, órganos y sistemas de órganos especializados, siguiendo patrones hereditarios; se describe en términos cualitativos y, generalmente, haciendo referencia a las etapas. Por ejemplo, tanto plantas como animales tienen una etapa temprana llamada embrión.

Evolución de forma y función

Todos los caracteres anatómicos y fisiológicos tienen una base genética y, por lo tanto, han sido afectados por la selección natural. Los caracteres que observamos en las especies modernas son resultado de las diferencias en supervivencia y reproducción ocurridas en muchas generaciones de individuos que experimentaron variación de sus características. Sólo los caracteres que probaron ser adaptativos en el pasado se transmiten a las generaciones modernas.

Por ejemplo, en la sección 23.1 comentamos cómo se adaptaron las plantas a la vida en tierra firme. A medida que las plantas radiaron pasando del entorno acuático al terrestre, afrontaron un nuevo reto: la necesidad de no secarse al contacto con la atmósfera. Observamos soluciones a este reto en la anatomía de raíces, tallos y hojas (figura 27.2). Las estructuras tubulares internas, llamadas xilemas, transfieren el agua absorbida por las raíces de la tierra a las hojas. El tejido epidérmico que cubre hojas y tallos de las plantas vasculares secreta una cutícula cerosa que reduce la pérdida de agua por evaporación. Los esto-

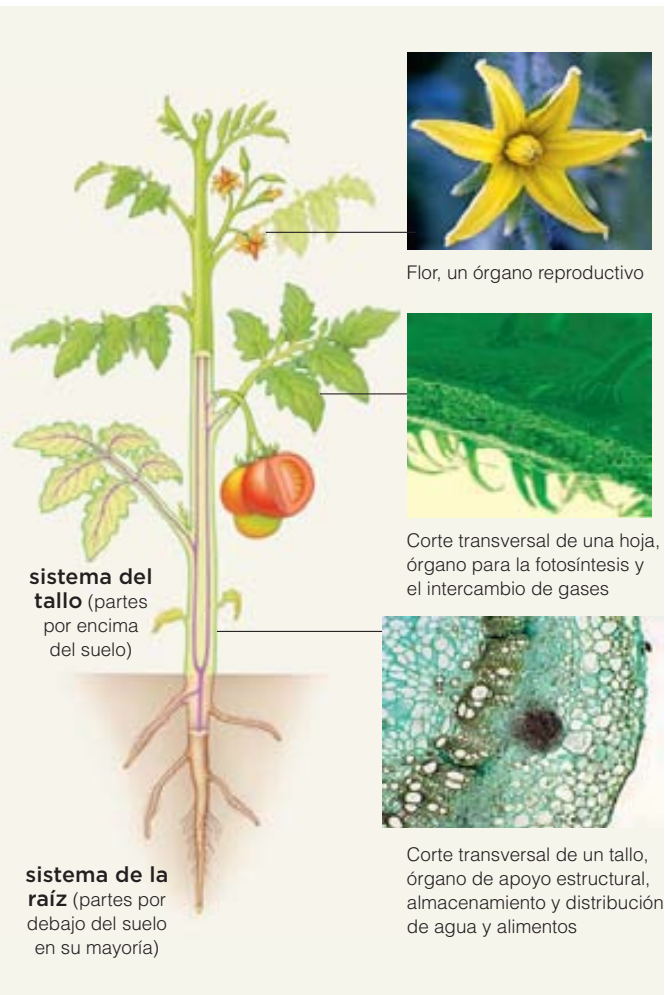


Figura 27.2 Animada Anatomía de una planta de tomate. Sus tejidos vasculares (*púrpura*) conducen el agua, los iones minerales disueltos y los compuestos orgánicos. Otro tejido constituye la masa corporal de la planta. Un tercer tejido cubre toda la superficie externa. Los órganos como flores, hojas, tallos y raíces, están constituidos de estos tres tejidos.

Figura 27.3 Partes del sistema respiratorio humano. Las células que constituyen los tejidos de este sistema llevan a cabo tareas especializadas.

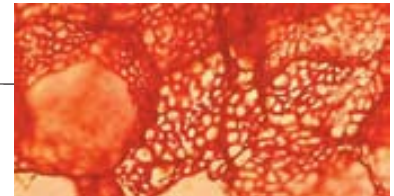
Las vías respiratorias, que conducen a un par de pulmones, están recubiertas por tejido epitelial. Las células ciliadas de este tejido barren cualquier bacteria y partículas que pudieran provocar infecciones, alejándolas de los pulmones.

Los pulmones son órganos para el intercambio de gases. En su interior se encuentran sacos de aire recubiertos de tejido epitelial continuamente humectado. Diminutos vasos capilares llenos de sangre rodean estos sacos alveolares, e interactúan con ellos en la tarea de intercambio de gases.

Órganos (pulmones), parte de un sistema de órganos (el aparato respiratorio) de un organismo completo



Células ciliadas y células que secretan mucosidad en el tejido que recubre las vías respiratorias



Tejido pulmonar (diminutos sacos alveolares, alveolos) entrelazado con capilares sanguíneos, estructuras tubulares de una célula de espesor por los cuales circula sangre, un tejido conectivo líquido

mas, pequeñas hendiduras a lo largo de la epidermis de la hoja, pueden abrirse para permitir el intercambio de gases, o cerrarse para evitar pérdidas de agua.

De manera similar, los animales evolucionaron en el agua y enfrentaron nuevos retos al pasar al entorno terrestre (secciones 26.5 y 26.7). Los gases sólo pueden entrar y salir del cuerpo de un animal a través de una superficie húmeda. Éste no es un problema para los organismos acuáticos, pero en tierra firme la evaporación puede provocar que las superficies húmedas se sequen. La evolución de los sistemas respiratorios permitió que los animales terrestres realizaran intercambios de gases con la atmósfera a través de una superficie húmeda ubicada en lo profundo de su cuerpo.

En los vertebrados terrestres, por lo general el sistema respiratorio incluye vías respiratorias y pulmones pareados (figura 27.3). El tejido que recubre las vías respiratorias que conducen a los pulmones incluye células ciliadas capaces de capturar las partículas y los patógenos de la atmósfera. En el interior de los pulmones se intercambian gases entre la atmósfera y la sangre, a través del tejido delgado y continuamente humectado de los alveolos pulmonares.

El ambiente interno

Los organismos unicelulares obtienen los nutrientes y gases necesarios del líquido que los rodea. Las células de plantas y animales también están rodeadas de líquido. Este **líquido extracelular (ECL)** es como un ambiente interno, en el cual viven las células del cuerpo. Para mantenerlas vivas, las partes del cuerpo trabajan de manera concertada manteniendo el volumen y la composición de líquido extracelular.

Las tareas del cuerpo

En las dos unidades siguientes describiremos de qué manera una planta o un animal realizan las siguientes funciones esenciales:

- Mantener condiciones favorables para sus células
- Obtener y distribuir agua, nutrientes y demás materias primas; disponer de los desechos
- Defenderse contra los patógenos
- Reproducirse
- Nutrir y proteger a los gametos y (en muchas especies) a los embriones

Cada célula viva realiza actividades metabólicas para subsistir. De manera simultánea, las actividades integradas de las células en tejidos, órganos y sistemas de órganos sostienen al cuerpo como un todo. Sus interacciones mantienen las condiciones del ambiente interno dentro de límites tolerables, mediante el proceso llamado **homeostasis**.

Para repasar en casa

¿Cómo están organizados los cuerpos de plantas y animales?

- Los cuerpos de plantas y animales constan, por lo general, de células organizadas en tejidos, órganos y sistemas de órganos. La manera en que las partes del cuerpo están ordenadas y su función tienen bases genéticas, y han sido modificadas por la selección natural.
- Células, tejidos y órganos mantienen las condiciones internas del cuerpo mediante un trabajo colectivo.

27.2 Retos comunes

- Aunque plantas y animales difieren en muchos aspectos, comparten algunos retos comunes.
- Conexión con Proporción de área superficial en relación con el volumen 4.2; Difusión y mecanismos de transporte 5.3; Vías para liberación de energía 8.1.

Intercambio de gases

Para empezar a comprender los procesos que tienen lugar tanto en plantas como en animales, consideremos en qué se parece el golfista Tiger Woods a un tulipán (figura 27.4). Las células de ambos cuerpos liberan energía mediante la respiración aeróbica (sección 8.1), mecanismo que requiere oxígeno y produce dióxido de carbono. Algunas células del tulipán también llevan a cabo la fotosíntesis, proceso para almacenamiento de energía que requiere dióxido de carbono y produce oxígeno.

Todas las especies multicelulares responden estructural y funcionalmente a este reto común: desplazar con rapidez las moléculas hacia y desde las células individuales.

A través del proceso de **difusión**, los iones o moléculas de una sustancia se desplazan del sitio donde están más concentrados hacia donde escasean más (sección 5.3). Las plantas y los animales mantienen la difusión de gases en el sentido más adecuado para el metabolismo y la supervivencia de las células. ¿Cómo lo hacen? Esta pregunta nos conducirá al análisis de los estomas de las superficies de las hojas (sección 28.4), y de los sistemas circulatorios y respiratorios de los animales (capítulos 37 y 39).

Transporte interno

La difusión es más eficaz en distancias cortas. A medida que el diámetro de un objeto aumenta, su proporción de área superficial en relación con el volumen disminuye (sección 4.2). Esto significa que, a medida que el diámetro del

cuerpo es mayor, sus células internas quedan más lejos de la superficie, y hay menos superficie corporal por célula.

Como resultado de esta restricción, plantas y animales que emplean únicamente la difusión para desplazar materiales por su organismo tienden a ser pequeños y planos. Los gusanos planos y las hepáticas son dos ejemplos (figura 27.5a,b). Ambos tienen tan sólo algunas células de espesor.

La mayoría de las plantas y animales que no son pequeños y planos tienen tejido vascular: un sistema de estructuras tubulares a través del cual desplazan sustancias hacia y desde las células. La vena de la hoja de una planta vascular consta de largas tiras de xilema y floema, los dos tipos de tejido vascular (figura 27.5c). Los vasos sanguíneos humanos, como venas y capilares, constituyen nuestro tejido vascular (figura 27.5d).

Tanto en plantas como en animales, el tejido vascular transporta agua, nutrientes y moléculas señalizadoras. En los animales este tejido también distribuye gases. En el caso de las plantas, estos gases entran y salen por difusión. Los componentes de la sangre animal luchan contra las infecciones. De manera similar, el floema de las plantas vasculares transporta productos químicos fabricados en respuesta a las lesiones.

Conservación del equilibrio entre agua y solutos

Las plantas y animales continuamente obtienen y pierden agua y solutos. No obstante, para permanecer vivos deben conservar el volumen y la composición de su líquido extracelular dentro de ciertos rangos. ¿Cómo lo logran? Plantas y animales difieren considerablemente a este respecto; sin embargo, es posible encontrar respuestas comunes mediante el examen a nivel molecular.

En la superficie de un cuerpo u órgano, las células organizadas en capas de tejido llevan a cabo transporte activo y pasivo. Recuerda que en el **transporte pasivo** un soluto reduce su gradiente de concentración con ayuda de una proteína de transporte. En el **transporte activo**, una proteína bombea un soluto específico de una región de baja concentración a otra de concentración más alta (sección 5.3).

El transporte activo de las células en las raíces de las plantas ayuda a controlar los solutos que penetran a éstas. En las hojas, el transporte activo coloca los azúcares fabricados por fotosíntesis en el floema, el cual lo distribuye a toda la planta.

En el caso de los animales, el transporte activo desplaza nutrientes de los alimentos desde el interior del intestino hasta las células del cuerpo. En los vertebrados, el transporte activo permite que los riñones eliminen desechos y exceso de solutos y agua a través de la orina.

Comunicación entre células

Las plantas y los animales tienen otra semejanza crucial: ambos dependen de la comunicación entre las células. Muchos tipos de células especializadas liberan moléculas señalizadoras que ayudan a coordinar y controlar eventos en el cuerpo como un todo. Los mecanismos de señalización determinan cómo crece, se desarrolla y se mantiene



Figura 27.4 ¿Qué tienen en común el golfista Tiger Woods y los tulípanes?



Figura 27.5 El cuerpo plano permite que las hepáticas (a) y los gusanos planos (b) se desempeñen bien sin tejido vascular. Todas sus células están cercanas a la superficie del cuerpo.

La evolución de tejidos vasculares como (c) venas en las hojas en una dicotiledónea, y (d) vasos sanguíneos en un humano, permite que estos organismos crezcan mucho más y tengan partes del cuerpo mucho más gruesas.

el cuerpo de la planta o el animal, y también cómo se reproduce.

Recursos disponibles y amenazas potenciales

El hábitat es el sitio donde los miembros de una especie viven de manera típica. Cada hábitat tiene un conjunto específico de recursos y plantea un conjunto singular de retos. Además, cada uno tiene ciertas características físicas: el agua y los nutrientes pueden ser abundantes o escasos. El hábitat puede estar brillantemente iluminado, un poco sombreado o ser oscuro; puede ser azotado por los vientos, o tranquilo; tal vez la temperatura varíe mucho o poco en el transcurso del día. De manera similar, las condiciones pueden cambiar según la estación, o permanecer más o menos constantes.

Los componentes bióticos (vivos) del hábitat también varían. Pueden estar presentes diferentes productores, depredadores, presas, patógenos o parásitos. La competencia por recursos y compañeros reproductivos puede ser mínima o feroz. La variación de estos factores promueve la diversidad en forma y función.

Aun considerando toda esta diversidad, es probable que encontremos respuestas semejantes a retos similares. Las espinas aguzadas de los cactus y las púas del puercoespín desalientan a la mayoría de los animales que pudieran querer alimentarse de ellos (figura 27.6). Las células epidérmicas modificadas dan lugar a estos dos tipos de espinas que defienden el cuerpo contra depredadores potenciales.



Figura 27.6 Tejidos corporales protectores de los depredadores: (a) Espinas de cactus. (b) Púas de un puercoespín (*Erethizon dorsatum*).

Para repasar en casa

¿En qué se asemejan los cuerpos de plantas y animales?

- Las plantas y los animales llevan a cabo respiración aeróbica e intercambian gases con su entorno.
- Casi todas las plantas y la mayoría de los animales tienen tejido vascular con funciones de transporte.
- Las plantas y los animales mantienen estable su entorno interno regulando las sustancias que penetran a su cuerpo y las que son eliminadas por éste.

27.3 La homeostasis en los animales

- Detectar cambios y responder a ellos es una característica de todos los seres vivos, y constituye la clave de la homeostasis.
- Conexión con Percepción de cambios y respuesta a ellos 1.2.

Detección y respuesta a los cambios

En los animales, la homeostasis incluye interacciones entre receptores, integradores y efectores (figura 27.7). Un **receptor** es una célula o componente celular que cambia en respuesta a estímulos específicos. Algunos receptores, como los que se encuentran en los ojos, los oídos y la piel, responden a estímulos externos como la luz, los sonidos o el tacto. Los receptores involucrados en la homeostasis funcionan como guardias internos, detectando cambios dentro del cuerpo. Por ejemplo, algunos receptores detectan cambios en la presión arterial y otras modificaciones en el nivel de dióxido de carbono en la sangre; otros más detectan alteraciones en la temperatura interna.

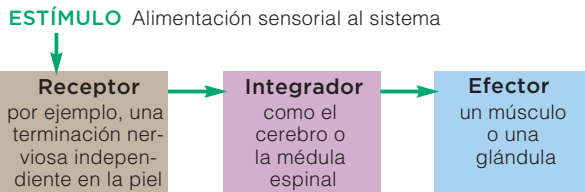


Figura 27.7 Los tres tipos de componentes que interactúan en la homeostasis en los cuerpos de los animales.

La información de receptores sensoriales fluye hacia un **integrador**, conjunto de células que recibe y procesa información sobre los estímulos. En los vertebrados este integrador es el cerebro.

En respuesta a las señales que recibe, el integrador envía una señal a los **efectores** —músculos, glándulas o ambos— que ponen en práctica las respuestas a los estímulos.

Los receptores sensoriales, integradores y efectores suelen interactuar en sistemas de retroalimentación, en los cuales un estímulo provoca un cambio respecto de un punto fijo, y a continuación se produce una “retroalimentación” que afecta el estímulo original.

Retroalimentación negativa

En el **mecanismo de retroalimentación negativa**, un cambio conduce a una respuesta que invierte dicho cambio. Piensa cómo funciona un horno con termostato. El usuario fija el termostato a la temperatura deseada. Cuando la temperatura disminuye por debajo del punto fijo, el horno se enciende y emite calor. Cuando la temperatura se eleva al nivel deseado, el termostato deja de emitir calor.

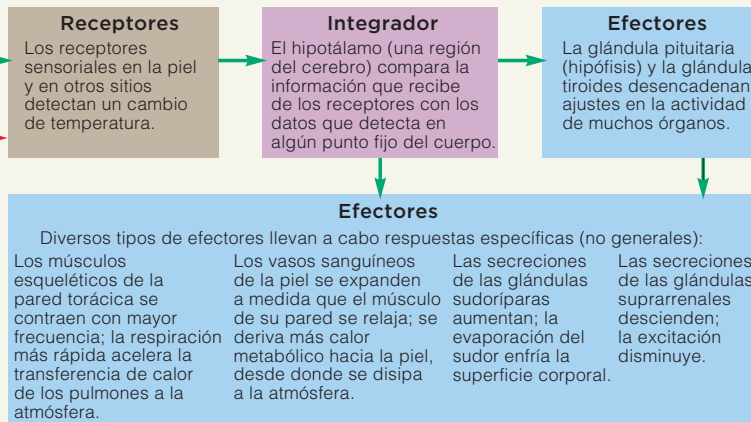
Mecanismos de retroalimentación similares mantienen la temperatura interna del cuerpo humano cerca de los 37°C, a pesar de los cambios de temperatura que experimenta el medio ambiente.

ESTÍMULO

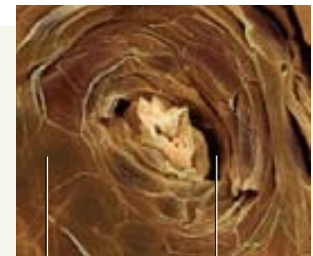
La temperatura de la superficie corporal aumenta mucho tras el esfuerzo realizado en un día cálido y seco.

RESPUESTA

La temperatura de la superficie corporal desciende, provocando que los receptores sensoriales inicien un cambio en la producción de los efectores.



Los efectores producen colectivamente un aletargamiento de las actividades, de modo que el cuerpo genere menos calor metabólico.



célula cutánea muerta, aplanada poro de glándula sudorípara

Microfotografía de un poro de la glándula sudorípara en la superficie cutánea. Estas glándulas constituyen uno de los efectores para esta vía de control.

Figura 27.8 Animada Principales controles homeostáticos de la temperatura interna del cuerpo humano. Las flechas continuas señalan las principales vías de control. Las flechas discontinuas indican el ciclo de retroalimentación.

27.4

Enfermedades relacionadas con el calor

Considera lo que ocurre cuando haces ejercicio en un día cálido. Durante el ejercicio los músculos aumentan su tasa metabólica. Como las reacciones metabólicas generan calor, la temperatura corporal se eleva. Los receptores perciben el aumento y desencadenan cambios que afectan a todo el cuerpo (figura 27.8). El flujo de sangre cambia, de modo que más sangre procedente del interior cálido del cuerpo fluye hacia la piel. Esto maximiza la cantidad de calor que se disipa a la atmósfera. Simultáneamente, las glándulas de la piel aumentan su secreción de sudor, el cual es principalmente agua que, al evaporarse, mantiene fría la superficie del cuerpo. La frecuencia respiratoria y el volumen de cada aliento aumentan, acelerando la transferencia de calor de la sangre que fluye por los pulmones a la atmósfera. Los niveles de las hormonas excitatorias disminuyen, de manera que la persona se siente más lenta. Al descender su nivel de actividad y aumentar su tasa de pérdida de calor al entorno, la temperatura disminuye. De este modo el estímulo (alta temperatura corporal) que desencadena estas respuestas, es invertido por las mismas.

En casi todas las personas este mecanismo de retroalimentación logra impedir, por lo general, el sobrecalentamiento. La enfermedad del calor, que tiene lugar cuando los mecanismos de retroalimentación negativa fallan, es el tema de la siguiente sección.

Retroalimentación positiva

El cuerpo también dispone de **mecanismos de retroalimentación positiva**, aunque son menos comunes que los de retroalimentación negativa. Estos mecanismos desencadenan una cadena de eventos que intensifica el cambio respecto de una condición original. En los organismos vivos, la intensificación conduce tarde o temprano a una modificación que pone fin a la retroalimentación.

Por ejemplo, cuando una mujer va a dar a luz, los músculos de su útero se contraen y obligan al feto a comprimirse contra la pared de este órgano. La presión resultante sobre la pared uterina induce secreción de una molécula señalizadora (oxitocina) que provoca contracciones más fuertes. En un ciclo de retroalimentación positiva, a medida que las contracciones se hacen más fuertes, la presión sobre la pared uterina aumenta, provocando contracciones aún más fuertes. El ciclo de retroalimentación positiva continúa hasta que el niño nace.

Para repasar en casa

¿Qué tipo de mecanismos operan en la homeostasis animal?

- En la homeostasis interactúan receptores y detectores de cambio, un cerebro que procesa la información, y músculos y glándulas controladas por el cerebro.
- Los mecanismos de retroalimentación negativa pueden revertir los cambios hasta recuperar las condiciones internas del cuerpo.
- La retroalimentación positiva es menos común que la negativa. Provoca intensificación temporal de un cambio en el cuerpo.

- El choque de calor es un fallo de la homeostasis, y puede provocar daño cerebral irreversible o muerte.

Cada año decenas de personas pierden la vida como resultado directo de la exposición al calor. Para evitar problemas relacionados con el calor, pon atención a las señales que envía tu cuerpo. La mayoría de las muertes relacionadas con calor en adultos jóvenes y saludables tiene lugar cuando las personas continúan esforzándose a pesar de claras advertencias de que algo está mal.

La presión social para continuar con una actividad suele desempeñar cierto papel en el estrés por calor inducido por el esfuerzo. Un intento de impresionar al entrenador o a los compañeros, o de satisfacer al jefe, puede ocasionar que una persona saludable sobrepase los límites de seguridad. Los síntomas de agotamiento por calor incluyen mareo, visión borrosa, calambres musculares, debilidad, náusea y vómito. Korey Stringer vomitó repetidamente durante su práctica final, pero nunca la abandonó. De manera similar, un joven bombero de Florida se quejó de debilidad y visión borrosa; sin embargo, corrió hasta que se colapsó con una temperatura corporal superior a los 40°C. El tratamiento inmediato que le brindaron sus compañeros bomberos y la hospitalización subsiguiente no lograron salvarlo; murió nueve días después.

Parte del problema es que el agotamiento por calor puede alterar el juicio. La sudoración profusa provoca pérdida de agua y sales, modificando la concentración de líquido extracelular. El flujo sanguíneo al intestino y el hígado disminuye. En ausencia de los nutrientes y el oxígeno que necesitan, estos órganos liberan toxinas a la sangre, las cuales interfieren con el funcionamiento del sistema nervioso y también con el de otros sistemas de órganos. Como resultado, es probable que la persona sea incapaz de reconocer y responder a señales de peligro aparentemente evidentes.

Para permanecer seguro en el exterior durante un día caliente, bebe abundante agua y evita el ejercicio excesivo. Si debes hacer ejercicio, haz interrupciones frecuentes y vigila cómo te sientes. Usa ropa que permita el paso de aire, ligera y de color claro. Permanece en la sombra; si debes estar bajo luz solar directa, usa sombrero y un bloqueador solar fuerte. Las quemaduras solares alteran la capacidad de la piel para transferir calor a la atmósfera.

Ten presente que la humedad alta intensifica los riesgos. La evaporación se hace más lenta cuando hay más agua en la atmósfera, de modo que la sudoración es menos eficaz en días húmedos; un día de 35°C con 90% de humedad produce más estrés por calor en el cuerpo, que un día de 38°C con 55% de humedad.

Las respuestas al calor pueden variar según la edad y ciertas afecciones médicas. Las embarazadas, las personas mayores y quienes tienen problemas cardíacos o diabetes corren alto riesgo de choque de calor, y deben ser particularmente cuidadosos. El uso de alcohol, medicamentos para la presión arterial, antidepresivos y otros fármacos también elevan la probabilidad de enfrentar problemas relacionados con el calor. Además, las personas pueden aclimatarse a altas temperaturas externas, pero quienes no están acostumbrados a vivir en el calor corren mayores riesgos.

Si sospechas que alguien sufre choque de calor, solicita ayuda médica de inmediato. Haz beber agua a la víctima del choque de calor, y recuéstala con los pies ligeramente elevados. Rocíala o pásale una esponja con agua fría por el cuerpo y, de ser posible, colócale bolsas de hielo bajo las axilas.

27.5 ¿Las plantas realizan homeostasis?

- Las plantas también deben mantener sus condiciones internas dentro de un rango que sus células puedan tolerar.
- Conexión con Enfermedades infecciosas 21.8.

No siempre es posible comparar directamente plantas y animales. Por ejemplo, a medida que la planta crece, surgen nuevos tejidos únicamente en determinados sitios de las raíces y los tallos. Por su parte, en los embriones animales se forman tejidos en todo el cuerpo. Las plantas carecen de equivalente al cerebro animal, pero tienen algunos mecanismos descentralizados que influyen en el entorno externo y mantienen su cuerpo funcionando correctamente. Ilustraremos este punto mediante dos ejemplos sencillos; en los siguientes capítulos daremos más.

Evasión de amenazas

A diferencia de las personas, los árboles constan principalmente de células muertas y a punto de morir. Además, otra distinción estriba en que los árboles no pueden escapar

de los ataques. Cuando un patógeno se infiltra en sus tejidos, el árbol es incapaz de responder enviando leucocitos para luchar contra la infección, porque carece de ellos. Sin embargo, las plantas tienen una **resistencia sistémica adquirida**, es decir, una respuesta de defensa ante infecciones y tejidos lesionados. Las células del tejido afectado liberan moléculas señalizadoras, las cuales provocan síntesis y liberación de compuestos orgánicos que protegen a la planta contra ataques durante los días o meses subsiguientes. Algunos compuestos protectores son tan eficaces que se emplean versiones sintéticas de los mismos para aumentar la resistencia contra enfermedades en plantas de cultivo y de ornato.

Casi todos los árboles tienen también otra defensa que minimiza el efecto de los patógenos. Cuando se lesionan, estos árboles circundan el tejido dañado, liberan fenoles y otros compuestos tóxicos, y a menudo secretan resinas. Un pesado flujo de compuestos pegajosos satura y protege la corteza y la madera en el sitio de la lesión, y se difunde hasta el suelo, en torno a las raíces. Algunas de estas toxinas son tan potentes que pueden matar a las células del propio árbol. Por otro lado, se forman compartimentos en torno a los tejidos lesionados, infectados o intoxicados, y crece nuevo tejido por encima de ellos. Esta respuesta de la planta ante las lesiones se llama **compartimentalización**.

Cuando se perforan huecos en una especie de árbol que realiza una respuesta de compartimentalización fuerte, la lesión es circundada con rapidez (figura 27.9). En una especie que realiza una respuesta moderada, los descomponedores provocan desintegración de más madera en torno a los huecos. En una planta con respuesta de compartimentalización débil, los descomponedores pueden provocar desintegración masiva en regiones profundas del tronco.

No obstante, inclusive los compartimentalizadores fuertes viven poco. Cuando demasiado tejido es circundado, el flujo de agua y solutos de las células vivas se hace lento y el árbol comienza a morir. ¿Qué podemos decir sobre el pino erizo que crece a gran altitud en las regiones montañosas (sección 23.7)? Cierta especie de ese tipo tiene casi 5,000 años de antigüedad. Estos árboles viven bajo condiciones difíciles en sitios remotos donde hay pocos patógenos. Pasan la mayor parte del año en etapa de latencia, debajo de un manto de nieve, y crecen lentamente durante un verano corto y seco. Este crecimiento lento hace que la madera del pino erizo sea tan densa que pocos insectos puedan perforarla.

La arena, el viento y el lupino amarillo

Si has caminado alguna vez sin zapatos sobre la arena de una playa en un soleado día de verano, sabes cuán caliente puede llegar a estar. El suelo arenoso también tiende a drenarse con rapidez, y contiene baja cantidad de nutrientes. Pocas plantas están adaptadas para sobrevivir en este hábitat, pero el lupino amarillo, *Lupinus arboreus*, se desarrolla bien allí (figura 27.10). Esta planta del tamaño de un arbusto es nativa de las zonas costeras del centro y el sur de California.



Figura 27.9 Animada Resultados de un experimento en el cual se perforaron huecos en árboles vivos para probar las respuestas de compartimentalización. De la parte superior a la inferior, patrones de descomposición (verde) en el tronco de tres especies de árboles que respondieron con compartimentalización fuerte, moderada y débil, respectivamente.



Figura 27.10 El lupino amarillo, *Lupinus arboreus*, en su hábitat costero de arena. En los días ventosos y cálidos, sus hojas se pliegan longitudinalmente a lo largo de la arruga que corre por su parte central. Esto ayuda a minimizar las pérdidas de agua por evaporación.

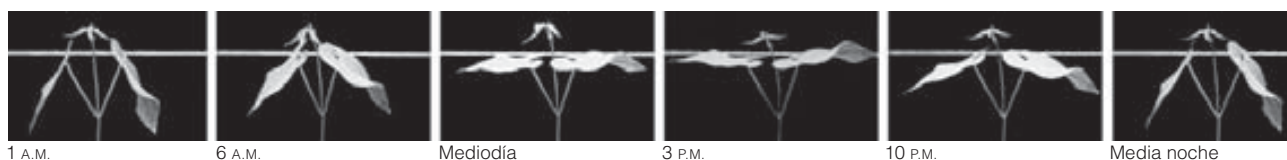


Figura 27.11 Animada Prueba de observación del movimiento rítmico de las hojas de una planta joven de frijol (*Phaseolus*). El fisiólogo Frank Salisbury mantuvo la planta en la oscuridad durante veinticuatro horas. A pesar de la falta de señales luminosas, las hojas continuaron plegándose y desplegándose a la salida (6 A.M.) y a la puesta del sol (6 P.M.).

Varios factores contribuyen al éxito del lupino en su entorno costero tan riguroso. Es una leguminosa y, como otros miembros de esta familia de plantas, alberga bacterias fijadoras de nitrógeno en sus jóvenes raíces (sección 24.6). Las bacterias comparten una porción del nitrógeno con la planta huésped, dándole una ventaja competitiva cuando la tierra es pobre en ese elemento.

Otro reto ambiental cerca de la playa es la falta de agua dulce. Las hojas del lupino amarillo están estructuralmente adaptadas a la conservación de agua. Cada hoja cuenta con un denso arreglo de vellos finos y epidérmicos que se proyecta particularmente sobre su superficie inferior. Colectivamente, estos vellos atrapan la humedad que se evapora de los estomas. Los vellos humedecidos mantienen la humedad en torno a los estomas, ayudando así a minimizar las pérdidas de agua a la atmósfera.

El lupino amarillo también realiza una respuesta homeostática: pliega sus hojas a lo largo cuando las condiciones son cálidas y ventosas (figura 27.10). Este repliegue protege los estomas contra el viento, y eleva todavía más la humedad a su alrededor. Cuando los vientos son fuertes y el potencial de pérdida de agua es mayor, las hojas se pliegan muy fuerte. Las hojas menos plegadas están cercanas al centro de las plantas o del lado mejor protegido contra el viento. El proceso de plegado es una respuesta no sólo al viento, sino también al calor. Cuando la temperatura atmosférica es más alta durante el día, las hojas se pliegan en un ángulo que ayuda a minimizar la cantidad de luz que interceptan y la cantidad de calor que absorben.

Plegado rítmico de las hojas

Otro ejemplo de respuesta de las plantas es el plegado rítmico de las hojas (figura 27.11). Las plantas de frijol mantienen sus hojas extendidas durante el día, pero las pliegan cerca del tallo por la noche. Las plantas expuestas a luz u oscuridad constantes durante unos días, continuarán haciendo que sus hojas entren y salgan de la posición “latente” al llegar el alba y la puesta del sol. Es probable que ésta contribuya a reducir las pérdidas de calor por la noche, cuando el aire es más frío, y mantener así la temperatura interna de la planta dentro de límites tolerables.

Los movimientos rítmicos en la hoja constituyen un ejemplo de **ritmo circadiano**, un patrón de actividad biológica que se realiza en un ciclo de aproximadamente 24 horas. El término circadiano significa “en torno al día”. Tanto las plantas como los animales y otros organismos tienen ritmos circadianos.

Para repasar en casa

¿En qué difiere la homeostasis de las plantas de la homeostasis de los animales?

■ Los mecanismos que participan en la homeostasis de las plantas carecen de control central, a diferencia de lo que ocurre en la mayoría de los animales.

■ La resistencia sistémica adquirida, la compartimentalización y los movimientos de las hojas en respuesta a cambios del entorno son ejemplos de estos mecanismos.

■ La acción coordinada requiere comunicación entre las células del cuerpo. Los mecanismos de señalización son esenciales para esa integración.

■ Enlaces con Uniones celulares 4.12; Proteínas de membrana 5.2.

Las células de cualquier cuerpo multicelular se comunican con sus vecinas y a menudo con células más distantes. En la sección 4.12 se describió de qué manera los plasmodesmos de las plantas y las uniones GAP de los animales permiten que las sustancias pasen con rapidez entre células adyacentes. Para la comunicación entre células más distantes se emplean moléculas especiales. Algunas señales moleculares se difunden de una célula a otra a través del líquido que hay entre ellas, mientras que otras viajan en los vasos sanguíneos o en el tejido vascular de las plantas.

Los mecanismos moleculares mediante los cuales las células “hablan” entre sí, evolucionaron temprano en la historia de los seres vivos. Suelen constar de tres pasos: recepción de señal, transducción de señal y respuesta celular (figura 27.12a).

Durante la recepción de señal se activa un receptor específico, por ejemplo, mediante enlace reversible de una molécula señalizadora. Por lo general, los receptores son proteínas de membrana, del tipo que se muestra en la sección 5.2.

A continuación la señal se transduce o convierte a una forma que actúa dentro de la célula receptora de la misma. Algunas proteínas receptoras de señal son enzimas que

experimentan cambio de forma cuando se enlazan con la molécula señalizadora. Una vez activada de este modo, la enzima cataliza la formación de una molécula que actúa como señal intracelular a continuación.

Finalmente, la célula responde a la señal. Por ejemplo, alterando su crecimiento o los genes que expresa.

Consideremos un ejemplo, una vía de señalización que ocurre conforme el animal se desarrolla. Como parte del desarrollo, muchas células atienden la llamada de auto-destruirse en determinado momento. La **apoptosis** es el proceso de muerte celular programado. A menudo se inicia cuando ciertas señales moleculares se enlazan con receptores en la superficie celular (figura 27.12b). Una cadena de reacciones conduce a activación de enzimas de autodestrucción, algunas de las cuales rompen proteínas estructurales, como las del citoesqueleto y las histonas que organizan el ADN. Otras rompen ácidos nucleicos.

Las células animales sometidas a apoptosis se encogen y alejan de sus vecinas. Su membrana se pliega hacia el interior y hacia el exterior, formando una especie de burbujas. El núcleo, y después todas las células, se rompen. Los leucocitos fagocíticos que vigilan los tejidos engloban las células a punto de morir y sus residuos. Las enzimas de sus fagocitos digieren los pedazos englobados.

Muchas células “cometieron suicidio” a medida que tus manos se desarrollaban. Cada mano se inicia como una estructura con forma palmeada. Normalmente la apoptosis en las filas verticales de células divide esa palma en dedos individuales a los pocos días (figura 27.13). Cuando las células no mueren siguiendo las señales que reciben, la palma no se divide adecuadamente (figura 27.14).

Además de ayudar a modelar ciertas partes del cuerpo en desarrollo, la apoptosis también elimina las células envejecidas o dañadas del organismo. Por ejemplo, los queratinocitos son las principales células de la piel. Normalmente viven alrededor de tres semanas, y después experimentan

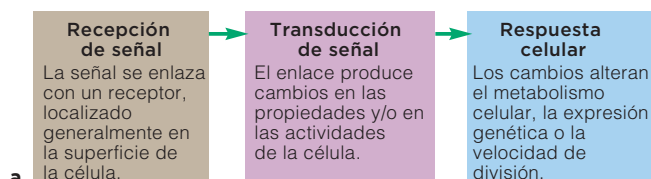


Figura 27.12 (a) Ruta de la transducción de señal. Una molécula señalizadora se ancla en su receptor. La señal activa enzimas u otros componentes del citoplasma, los cuales provocan cambios dentro de la célula. **(b)** Ilustración artística de lo que ocurre durante la apoptosis, proceso mediante el cual se autodestruyen las células del cuerpo.

Investiga: ¿Qué son los objetos azules con hojas filosas?

Respuesta: enzimas destructoras de proteínas

Un auto estacionado puede calentarse demasiado, inclusive en días en que hay poco sol. Los cuerpos de los niños no regulan la temperatura tan bien como los cuerpos de los adultos. En conjunto, estos hechos pueden dar lugar a una tragedia. Entre 1997 y 2007, 339 niños que se quedaron solos en el automóvil murieron por choque de calor. En algunos casos el adulto dejó al niño en el auto sin pensarlo, pero alrededor del 20% de estas muertes ocurrieron porque el adulto dejó deliberadamente al bebé o niño en el automóvil.

¿Por qué opción votarías?

Algunos niños abandonados en un automóvil han muerto por choque de calor. ¿Debería ser considerado ilegal dejar a un niño en el auto, aunque sea por un minuto? Ve más detalles en CengageNOW, y después vota en línea.

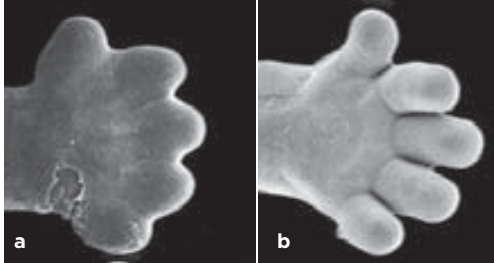
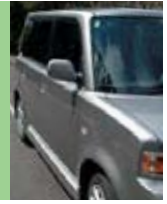


Figura 27.13 Animada Formación de los dedos humanos. (a) Cuarenta y ocho días después de la fertilización, los dedos embrionarios están conectados como estructura palmeada. (b) Tres días más adelante, una vez que las células de la palma experimentan apoptosis, los dedos se separan.



Figura 27.14 Los dedos permanecieron unidos porque las células embrionarias no se "suicidaron" siguiendo las señales de apoptosis.

apoptosis. La formación de nuevas células se equilibra con la muerte de las viejas, de modo que la piel permanece con un espesor uniforme. Cuando una persona pasa demasiado tiempo al sol, sus células inician la apoptosis antes de lo programado, de modo que la piel se pela. Esto es malo para las células individuales, aunque ayuda a la protección del cuerpo. Las células expuestas al exceso de radiación UV a menudo dañan su ADN, y tienen más probabilidades de volverse cancerígenas.

Algunas células de plantas con pared también mueren en respuesta a las señales que reciben. Vacían su citoplasma, y las paredes de las células colindantes actúan como tuberías de agua. Las células que unen las hojas al tallo mueren en respuesta a cambios estacionales o al estrés, y las hojas caen. Cuando el tejido de una planta está lesionado o es atacado por un patógeno, se desencadenan señales que dan lugar a la muerte de células cercanas, formando una pared en torno a la amenaza, como se describe en la sección anterior.

Para repasar en casa

¿Cómo se comunican las células de un cuerpo multicelular?

■ La comunicación celular incluye el enlace de moléculas señalizadoras con receptores de membrana, la transducción de esa señal y la respuesta celular a la misma.

RESUMEN

Sección 27.1 La anatomía es el estudio científico de la forma del cuerpo, y la fisiología es el estudio de las funciones corporales. La organización estructural y funcional emerge durante el **desarrollo** y **crecimiento** de un individuo.

Los cuerpos tienen niveles de organización. Cada célula lleva a cabo tareas metabólicas que la mantienen viva. De manera simultánea, las células individuales interactúan en **tejidos**, y a menudo en **órganos** y en **sistemas de órganos**. En conjunto, las células, los tejidos y los órganos mantienen las condiciones de **líquido extracelular (ECL)** que se encuentra fuera de las células. El mantenimiento del líquido extracelular es un aspecto de la **homeostasis**, proceso para mantener las condiciones dentro del cuerpo o dentro de un rango tolerable para las células del mismo.

■ Emplea la animación de CengageNOW para investigar la organización estructural de una planta de tomate.

Sección 27.2 Las plantas y animales se han adaptado a algunos de los mismos retos del entorno. Las plantas y animales pequeños se basan en la **difusión** de material por su organismo, mientras que los de mayor tamaño tienen tejido vascular. El **transporte activo** y el **transporte pasivo** mantienen las concentraciones de agua y solutos en el interior de plantas y animales. Ambos grupos tienen mecanismos que les permiten responder a señales de otras células, y también a cambios del entorno.

Secciones 27.3, 27.4 En los cuerpos de los animales, los **receptores** detectan los estímulos y envían señales a un **integrador**, como el cerebro. Las señales del integrador provocan que los **efectores** (músculos y glándulas) respondan. A través de **mecanismos de retroalimentación negativa**, los receptores detectan un cambio y responden para invertirlo. Dichos mecanismos funcionan en la homeostasis. Los **mecanismos de retroalimentación positiva** funcionan de modo que la detección de un cambio conduce a una respuesta que lo intensifica.

El choque de calor es un ejemplo de las consecuencias de un fallo de la homeostasis.

■ Usa la animación de CengageNOW para observar los efectos de la retroalimentación negativa sobre el control de temperatura en los humanos.

Sección 27.5 Las plantas carecen de cerebro, pero tienen mecanismos descentralizados de homeostasis, como la **resistencia sistémica adquirida** a los patógenos, y la capacidad de circundar una herida (**compartmentalización**). Las plantas responden a cambios en su entorno plegando sus hojas para minimizar las pérdidas de agua o ayudar a mantener la temperatura. El plegado rítmico de las hojas es un tipo de **ritmo circadiano**, evento que se repite en ciclos de 24 horas.

■ Usa la animación de CengageNOW para aprender acerca de los mecanismos de defensa de las plantas.

Ejercicio de análisis de datos

Como parte de los esfuerzos continuos para prevenir enfermedades que ponen en peligro la salud, el Servicio de Nacional de Información Climatológica de Estados Unidos (*National Weather Service*) ha diseñado un índice de calor (IC) para alertar a las personas sobre el riesgo de exponerse a altas temperaturas en combinación con humedad elevada. El índice de calor es llamado en ocasiones “temperatura aparente”, y es una medida que toma en cuenta el nivel de humedad relativa. Conforme el IC va aumentando, el riesgo de sufrir trastornos por calor tras exposición prolongada o esfuerzo aumenta.

En la figura 27.15 se muestra el diagrama de índice de calor. El valor máximo posible es 137. El color *amarillo* indica temperaturas altas, cercanas al nivel de peligro; el color *anaranjado* indica peligro, y el color *rosado* significa peligro extremo.

1. ¿Cuál es el índice de calor en un día cuando la temperatura es de 35°C (96°F) y la humedad relativa es de 45%?
2. ¿Cuál es el índice de calor de un día con temperatura de 35°C (96°F) y humedad relativa de 75%?
3. ¿Cómo se compara el nivel de peligro indicado por estos dos valores de índices de calor?
4. ¿Cuál es la temperatura más baja que, aunada a humedad relativa del 100%, puede provocar peligro extremo?

Sección 27.6 La comunicación entre células incluye recepción de señales, transducción de señales y una respuesta por parte de la célula blanco. Muchas señales son transducidas por proteínas de membrana que desencadenan reacciones en la célula. Estas reacciones pueden alterar la expresión genética o las actividades metabólicas. Un ejemplo es una señal que liberan las enzimas que escinden proteínas y producen **apoptosis**, la auto-destrucción programada de la célula.

■ Usa la animación de CengageNOW para ver cómo se forma una mano humana.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. Completa esta afirmación. Un aumento en el número, tamaño y volumen de las células de una planta o las células animales se llama _____.
2. Las hojas son un ejemplo de _____.
 - a. un tejido
 - b. un órgano
 - c. un sistema de órganos
 - d. ninguna de los anteriores
3. Una sustancia se desplaza espontáneamente de una región de más baja concentración por el proceso de _____.
 - a. difusión
 - b. transporte activo
 - c. transporte pasivo
 - d. a y c
4. La respiración aeróbica ocurre en _____.
 - a. plantas
 - b. animales
 - c. plantas y animales
 - d. ninguno de ellos
5. El xilema y el floema de una planta son tejido _____.
 - a. vascular
 - b. sensorial
 - c. respiratorio
 - d. digestivo
6. Los músculos y glándulas de un animal son _____.
 - a. integradores
 - b. receptores
 - c. efectores
 - d. todas las anteriores
7. Completa esta afirmación. En la retroalimentación _____ un cambio de condiciones desencadena una respuesta que intensifica dicho cambio.

Temp (°F)	Humedad relativa (%)															
	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	100			
110	136															
108	130	137														
106	124	130	137													
104	119	124	131	137												
102	114	119	124	130	137											
100	109	114	118	124	129	136										
98	105	109	113	117	123	128	134									
96	101	104	108	112	116	121	126	132								
94	97	100	103	106	110	114	119	124	129	135						
92	94	96	99	101	105	108	112	116	121	126	131					
90	91	93	95	97	100	103	106	109	113	117	122	127	132			
88	88	89	91	93	95	98	100	103	106	110	113	117	121			
86	85	87	88	89	91	93	95	97	100	102	105	108	112			
84	83	84	85	86	88	89	90	92	94	96	98	100	103			
82	81	82	83	84	84	85	86	88	89	90	91	93	95			
80	80	80	81	81	82	82	83	84	84	85	86	86	87			

Figura 27.15 Diagrama de índice de calor (IC).

8. La resistencia sistémica adquirida _____.
 - a. ayuda a proteger a las plantas contra las infecciones
 - b. es un ejemplo de respuesta circadiana
 - c. requiere leucocitos
 - d. todas las anteriores
9. Cuando una señal es transducida _____.
 - a. aumenta
 - b. se amortigua
 - c. se transforma en otra
 - d. es pasada por alto
10. El proceso de _____ modela una mano en desarrollo a partir de su forma membranosa.
 - a. apoptosis
 - b. transducción
 - c. retroalimentación positiva
 - d. difusión
11. Correlaciona los términos de la columna de la izquierda con su descripción más adecuada.

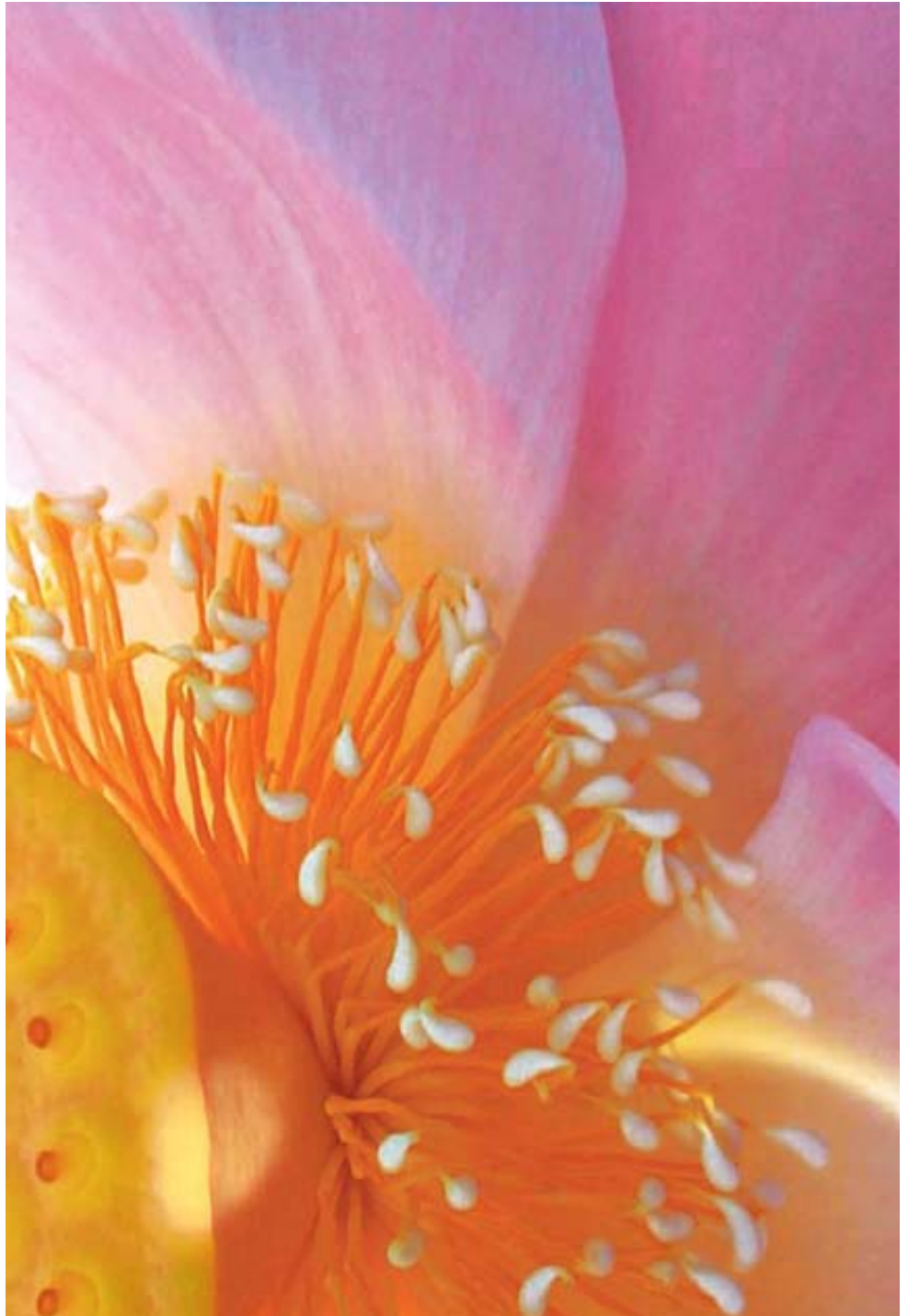
_____ ritmo circadiano	a. Muerte celular programada
_____ homeostasis	b. Actividad cíclica que se repite cada 24 horas, aproximadamente
_____ apoptosis	c. Centro de control
_____ integrador	d. Ambiente interno estable
_____ efectores	e. Músculos y glándulas
_____ retroalimentación negativa	f. Una actividad cambia alguna condición y entonces ese cambio desencadena su propia reversión

■ Visita CengageNOW para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. El órice de Arabia o antílope blanco (*Oryx leucoryx*), una especie en peligro de extinción, vive en los secos desiertos de Medio Oriente. La mayor parte del año no hay agua en ese sitio, y las temperaturas alcanzan rutinariamente 47°C. El árbol más común de la región es la acacia tipo sombrilla (*Acacia tortilis*). Haz una lista de los retos comunes que afrontan el órice y la acacia, y que son distintos de aquellos que enfrentan las plantas y animales de otros entornos.
2. Consumir una comida pesada y rica en proteínas en un día cálido puede aumentar el riesgo de sufrir enfermedad cardíaca. ¿A qué se debe esto?

V CÓMO FUNCIONAN LAS PLANTAS



El loto sagrado,
Nelumbo nucifera,
haciendo lo que sus
ancestros hicieron
durante más o menos
100 millones de años:
floreciendo especta-
cularmente durante la fase
reproductiva de su ciclo
de vida.

Tejidos vegetales

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Sequías y civilización

Entre más indagamos en el registro de los climas del pasado, más nos preguntamos qué está ocurriendo en la actualidad. Año tras año diferentes lugares alrededor del mundo pasan por varias sequías; esto significa que hay mucho menos lluvia de la que esperaríamos ver en una región. En realidad las sequías no son algo inusual, pero algunas han sido lo suficientemente severas como para causar hambrunas masivas, debilitar la economía y desarrollar una conflictiva competencia por los recursos. ¿Cuál es el pronóstico a largo plazo? Se cree que, a medida que el calentamiento global vaya modificando los patrones climáticos de la Tierra, las ondas de calor serán más intensas y las sequías más frecuentes y severas.

Los humanos construyeron la totalidad de la civilización moderna sobre una vasta base agrícola. Actualmente nos afectan sequías que duran dos, cinco, siete años o más. Hace aproximadamente 3,400 años la lluvia dejó de caer, poniendo fin a la civilización Acadia, localizada en el norte de Mesopotamia. Tenemos conocimiento de esta sequía gracias a la evidencia de los núcleos de hielo. Los investigadores toman muestras de ellos introduciendo un largo tubo en las profundidades del hielo, para luego sacarlo. El núcleo de hielo retenido en el tubo contiene polvo y burbujas de aire atrapadas en las capas de la nieve que cayó año tras año. En algunas regiones el hielo tiene más de 3,000 m (9,800 pies) de grosor, y consta de capas que se han acumulado durante los últimos 200,000 años. Estas capas conservan evidencias sobre las antiguas condiciones atmosféricas, las cuales indican que los cambios climáticos recurrentes pudieron haber acabado con muchas sociedades en todo el mundo.

Una sequía catastrófica contribuyó al colapso de la civilización maya hace varios siglos (figura 28.1). Más recientemente, Afganistán fue arrasado por una sequía que duró siete años, la peor del siglo pasado. La gran mayoría de la población afgana está constituida por agricultores de subsistencia; la sequía acabó con sus cosechas, secó sus pozos y mató a su ganado. A pesar de los esfuerzos por aliviarla, la inanición fue fulminante. Familias rurales desesperadas vendieron sus tierras, sus posesiones, e incluso a sus hijas. Al momento de escribir estas líneas, una sequía extrema está afectando el sur de China y casi un tercio del área continental estadounidense; al mismo tiempo, Australia se encuentra en medio de la peor sequía que haya sufrido en 1,000 años.

Esta unidad se enfoca en las plantas vasculares que producen semillas, especialmente las del tipo que da flores, las cuales son parte integral de nuestras vidas. Analizaremos cómo funcionan estas plantas y cuáles son sus patrones de crecimiento, desarrollo y reproducción. Consideraremos de qué manera se adaptan para soportar diversas condiciones de estrés, y explicaremos por qué mueren ante la falta prolongada de agua.

La vulnerabilidad de la base agrícola en que se cimientan las sociedades en todo el mundo seguramente impactará tu futuro. ¿Qué naciones sucumbirán ante un cambio climático tan prolongado? ¿Cuáles lograrán sobrevivir ante una severa sequía sin final previsible?



¡Mira el video! Figura 28.1

Dependemos de las adaptaciones por medio de las cuales las plantas obtienen y aprovechan los recursos, incluyendo el agua. De manera directa o indirecta, las plantas producen el alimento que posibilita prácticamente todas las formas de vida en la Tierra.

A la izquierda, un testigo mudo de la desaparecida civilización maya. Arriba, una mazorca de maíz atrofiada cosechada en Guatemala, evidencia de una sequía prolongada y del extendido fracaso de los cultivos.



Conceptos básicos



Generalidades sobre los tejidos vegetales

Las plantas vasculares con semilla tienen un sistema de brotes que incluye tallos, hojas y partes reproductivas. La mayoría también posee un sistema de raíces. Estas plantas cuentan con tejido basal, vascular y epidérmico. Las plantas crecen o engruesan únicamente en los meristemos activos. [Secciones 28.1, 28.2](#)



Organización de los brotes primarios

Los tejidos basal, vascular y epidérmico se organizan siguiendo patrones característicos en los tallos y en las hojas, mismos que difieren entre las monocotiledóneas y las eudicotiledóneas. Las especializaciones de tallos y hojas maximizan la intercepción de la luz solar, la conservación del agua y el intercambio de gases. [Secciones 28.3, 28.4](#)



Organización de las raíces primarias

Los sistemas de tejido basal, vascular y epidérmico se organizan siguiendo un patrón característico en las raíces. El patrón difiere en monocotiledóneas y eudicotiledóneas. Las raíces absorben agua y minerales, y sirven de anclaje para la planta. [Sección 28.5](#)



Crecimiento secundario

En muchas plantas las ramas y raíces más antiguas producen un crecimiento secundario que las va engrosando durante las sucesivas etapas de crecimiento. La madera es producto de un crecimiento secundario extensivo. [Sección 28.6, 28.7](#)



Tallos modificados

Ciertos tipos de modificaciones del tallo son adaptaciones para el almacenamiento de agua o de nutrientes, o para la reproducción. [Sección 28.8](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Este capítulo tiene como base lo que aprendiste en las secciones 23.1, 23.8 y 27.1, en las cuales se comentó el crecimiento y la estructura vegetal, así como las correlaciones con sus funciones pasadas y presentes.
- También revisarás las especializaciones estructurales de las células vegetales (4.12, 7.7., 23.2), y verás cómo funcionan las adaptaciones para conservar el agua en la homeostasis vegetal (27.1, 27.2). Comentaremos asimismo de qué manera el crecimiento secundario es parte de la compartimentalización (27.5).

¿Por qué opción votarías? La agricultura a gran escala y las ciudades compiten por obtener agua limpia y potable. ¿Deberían las ciudades restringir el crecimiento urbano? ¿Debería la actividad agrícola concentrarse en áreas con suficiente agua para satisfacer sus necesidades? Ve más detalles en CengageNOW, y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

28.1 El cuerpo de las plantas

■ La organización única de los tejidos en las plantas con flores es parte de la razón por la que éstas forman un grupo dominante dentro del reino vegetal.

■ Conexiones con Evolución de las plantas 23.1; Angiospermas 23.8; Evolución de la estructura vegetal 27.1.

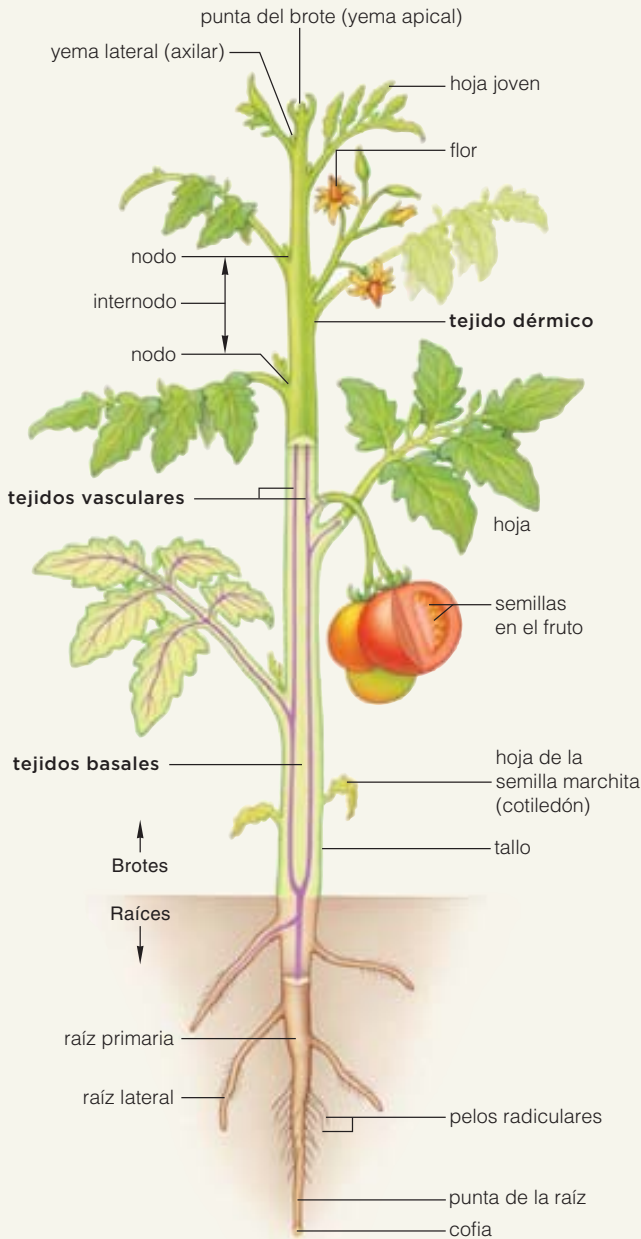


Figura 28.2 Animada El plano corporal de una planta de jitomate (*Lycopersicon esculentum*). Sus tejidos vasculares (púrpura) conducen agua, minerales disueltos y sustancias orgánicas. Estos tejidos se entrelazan con el tejido basal, el cual constituye la mayor parte de la planta. La epidermis, un tipo de tejido dérmico, cubre las superficies de la raíz y el tallo.

El plan corporal básico

La figura 28.2 muestra el plan corporal de una típica planta con flores. Ésta consta de **brotos**, partes aéreas tales como tallos, hojas y flores. Los tallos soportan el crecimiento hacia arriba, una ventaja para las células que interceptan la energía del sol. También conectan a las hojas y flores con las **raíces**, estructuras que absorben agua y minerales disueltos a medida que crecen hacia abajo y por la superficie del suelo. Además, las raíces normalmente sirven de anclaje para la planta. Todas las células radiculares almacenan alimento para su propio uso, y algunos tipos también lo recolectan para el resto del cuerpo vegetal.

Los brotes y raíces consisten de tres sistemas tisulares. El **sistema de tejido basal** realiza varias tareas, como la fotosíntesis, el almacenamiento y el soporte estructural de otros tejidos. Las tuberías del **sistema de tejido vascular** distribuyen el agua y los iones minerales que la planta toma de sus alrededores. El tejido vascular también transporta al resto de la planta los azúcares producidos por las células fotosintéticas. El **sistema de tejido epidérmico** cubre y protege las superficies expuestas de la planta.

Los sistemas de tejido basal, vascular y epidérmico están conformados por células organizadas en tejidos simples y complejos. Los tejidos simples se forman principalmente de un solo tipo de células; algunos ejemplos incluyen el parénquima, el colénquima y el esclerénquima. Los tejidos complejos constan de dos, tres o más tipos celulares. El xilema, el floema y la epidermis son algunos ejemplos. Aprenderás más acerca de todos estos tejidos en la siguiente sección.

Eudicotiledóneas y monocotiledóneas:
los mismos tejidos, características diferentes

Todas las plantas con flores cuentan con los mismos tejidos, pero éstos se organizan en diferentes patrones en cada caso. Piensa en los **cotiledones**, estructuras parecidas a una hoja que contienen alimento para un embrión vegetal. Estas “hojas de la semilla” se marchitan después de que la semilla germina y comienza el desarrollo vegetal para producir su propio alimento a través de la fotosíntesis. Los cotiledones consisten de los mismos tipos de tejidos en todas las plantas que los poseen, pero las semillas de las **eudicotiledóneas** tienen dos cotiledones, y las de las **monocotiledóneas** tienen solamente uno. La figura 28.3 muestra otras diferencias entre estos dos tipos de plantas con flores. La mayoría de los arbustos y árboles, como las rosas y los árboles de arce, son dicotiledóneas. Las lilas, las orquídeas y el maíz son monocotiledóneas típicas.

Introducción a los meristemos

Todos los tejidos vegetales surgen de los **meristemos**, regiones de células indiferenciadas que pueden dividirse rápidamente. Partes de las células descendientes se diferencian y maduran, convirtiéndose en tejidos especializados. Las partes nuevas y suaves de la planta se alargan debido a la actividad de los **meristemos apicales**, que se localizan en las puntas de los brotes y en las raíces. El alargamiento

A Características de las eudicotiledóneas



En las semillas hay dos cotiledones (hojas embrionarias de la semilla).



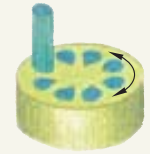
Cuatro o cinco partes florales (o múltiplos de cuatro o cinco).



Las venas de la hoja suelen formar un arreglo similar a una red.



Los granos de polen tienen tres poros o surcos.



Haces vasculares organizados en forma de anillo en el tejido basal.

B Características de las monocotiledóneas



Un cotiledón (hoja embrionaria de la semilla) en las semillas.



Tres partes florales (o múltiplos de tres).



Las venas de la hoja suelen estar paralelas entre sí.



Los granos de polen tienen un poro o arruga.



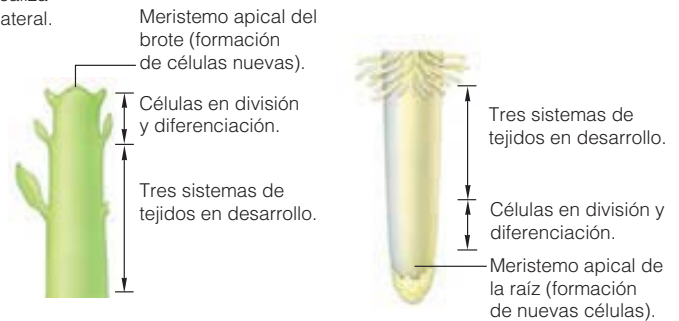
Haces vasculares distribuidos por todo el tejido basal.

Figura 28.3 Animada Comparación entre eudicotiledóneas y monocotiledóneas.

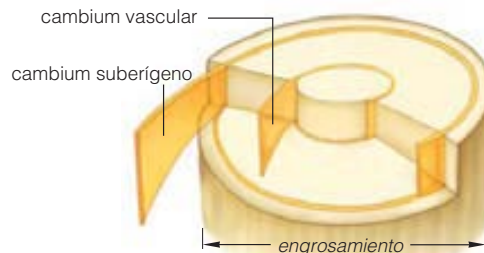
Figura 28.4 A la derecha, localización de los meristemos apical y lateral.

estacional de los brotes y raíces se llama **crecimiento primario** (figura 28.4a).

Algunas plantas también producen **crecimiento secundario**, esto es, cuando sus tallos y raíces adquieren grosor con el paso del tiempo. En las eudicotiledóneas y en las gimnospermas, como los pinos, se produce el crecimiento secundario cuando las células de una capa cilíndrica delgada —llamada **meristemo lateral**— se divide (figura 28.4b).



a Muchos descendientes celulares de los *meristemos apicales* son el comienzo de linajes de células diferenciadas que crecen, se dividen, y alargan los brotes y las raíces.



b En las plantas leñosas, la actividad de dos *meristemos laterales* —*cambium vascular* y *cambium suberígeno*— originan el crecimiento secundario, que aumenta el grosor de los tallos y las raíces más viejas.

Para repasar en casa

¿Cuál es la estructura básica de las plantas con flores?

- Por lo general, las plantas tienen brotes aéreos, como tallos, hojas y flores. Todas tienen tejidos basales, vasculares y dérmicos.
- Los patrones en que los tejidos vegetales se encuentran organizados difieren entre eudicotiledóneas y monocotiledóneas.
- Las plantas se alargan, o producen crecimiento primario, a partir de los brotes suaves y de las puntas de las raíces. Muchas plantas producen crecimiento secundario: los tallos y raíces más viejos adquieren grosor en estaciones de crecimiento sucesivo.

28.2 Tejidos vegetales

- Diferentes tejidos vegetales se forman justo detrás de las yemas y de las puntas de las raíces, y sobre las partes leñosas del tallo y la raíz.
- Conexión con Especializaciones de la superficie de la célula vegetal 4.12; Estomas 7.7; Lignina en la evolución vegetal 23.2; Crecimiento 27.1.

En la tabla 28.1 se presenta un resumen de los tejidos vegetales comunes y sus funciones. Algunos de esos tejidos son visibles al microscopio, como se muestra en la figura 28.5. Por lo general las partes de la planta se cortan en planos estandarizados, como este corte transversal, con el propósito de simplificar la interpretación de las micrografías (figura 28.6).

Tejidos simples

El tejido del **parénquima** se encarga de la mayor parte del crecimiento primario suave de raíces, tallos, hojas y flores,

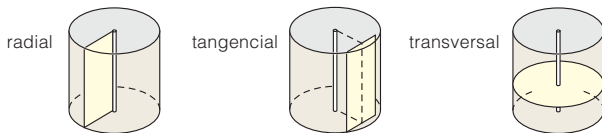


Figura 28.6 Estos términos identifican la manera en que los especímenes de tejido son seccionados de una planta. Los cortes longitudinales a lo largo de un tallo o del radio de una raíz dan por resultado secciones *radiales*; los cortes en ángulo recto respecto del radio resultan en secciones *tangenciales*; los cortes perpendiculares a lo largo del eje de un tallo o raíz dan secciones *transversales*.

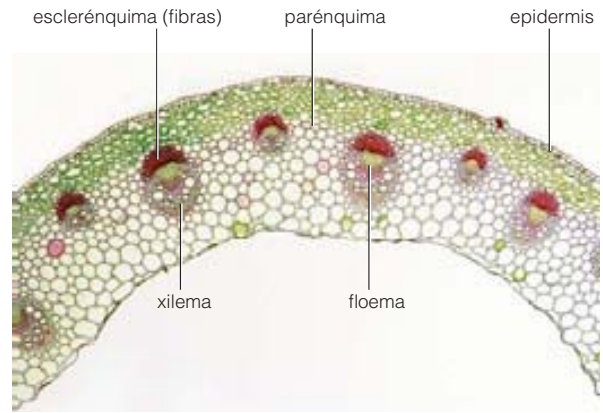


Figura 28.5 Algunos tejidos del tallo de un ranúnculo (*Ranunculus*).

y también tiene funciones de almacenamiento y secreción. El **parénquima** es un tejido simple que consiste principalmente de células parenquimatosas, las cuales suelen tener paredes delgadas, flexibles y con muchos lados. Estas células están vivas en el tejido maduro, y pueden seguirse dividiendo. Las heridas de la planta son reparadas por células del parénquima en división. El **mesófilo**, el único tejido fotosintético, es un tipo de parénquima.

El **colénquima** es un tejido simple que consiste principalmente de células del colénquima, las cuales son alargadas y también viven en el tejido maduro. Este tejido elástico apoya el rápido crecimiento de las partes de la planta, incluyendo los tallos jóvenes y los pedicelos de las hojas (figura 28.7a). La pectina, un polisacárido, confiere flexibilidad a la pared principal de las células del colénquima, misma que se engruesa donde colindan tres o más células.

Las células del **esclerénquima** son de forma variable y mueren al llegar a la madurez, pero las paredes ricas en lignina que permanecen ayudan a este tejido a resistir los efectos de la compresión. Recuerda que la lignina es el compuesto orgánico que soporta estructuralmente el crecimiento de las plantas hacia arriba, y les ayudó a evolucionar en el ambiente terrestre (sección 23.2). La lignina también repele algunos ataques fúngicos.

Las fibras y esclereidas son células típicas del esclerénquima. Las fibras son células largas y estrechas que apoyan estructuralmente los tejidos vasculares en algunos tallos y hojas (figura 28.7b). Se flexionan y se tuercen, pero resisten el estiramiento. Ciertas fibras se utilizan como materia prima para fabricar ropa, cuerdas, papel y otros productos comerciales. Las esclereidas más robustas y muchas veces ramificadas refuerzan las cubiertas duras de las semillas —como los “huesos” del durazno—, y dan a las peras su característica pulpa arenosa (figura 28.7c).

Tejidos complejos

Tejidos vasculares El xilema y el floema son tejidos vasculares que forman hilos a través del tejido basal. Ambos consisten de tubos conductores alargados, frecuentemente envueltos por fibras de esclerénquima y parénquima. El **xilema**, que conduce agua y iones minerales, consta de dos tipos de células, las **traqueidas** y los **miembros de los vasos**, que mueren cuando llegan a la madurez (fi-

Tipo de tejido	Componentes principales	Funciones principales
Tejidos simples		
Parénquima	Células de parénquima.	Fotosíntesis, almacenamiento, secreción, reparación del tejido, otras tareas.
Colénquima	Células de colénquima.	Soporte estructural maleable.
Esclerénquima	Filamentos o esclereidas.	Soporte estructural.
Tejidos complejos		
Vascular		
<i>Xilema</i>	Traqueidas, miembros de los vasos; células del parénquima; células del esclerénquima.	Tubos conductores de agua; componentes de reforzamiento.
<i>Floema</i>	Miembros de los tubos cribosos, células del parénquima; células del esclerénquima.	Tubos de células vivas que distribuyen compuestos orgánicos; células de soporte.
Dérmico		
<i>Epidermis</i>	Células no diferenciadas, así como especializadas (como células guardia).	Secreción de cutícula; protección; control del intercambio de gases y pérdida de agua.
<i>Peridermo</i>	Cambium suberígeno; células de corcho; parénquima.	Formación de cubierta protectora sobre los tallos o raíces más viejos.

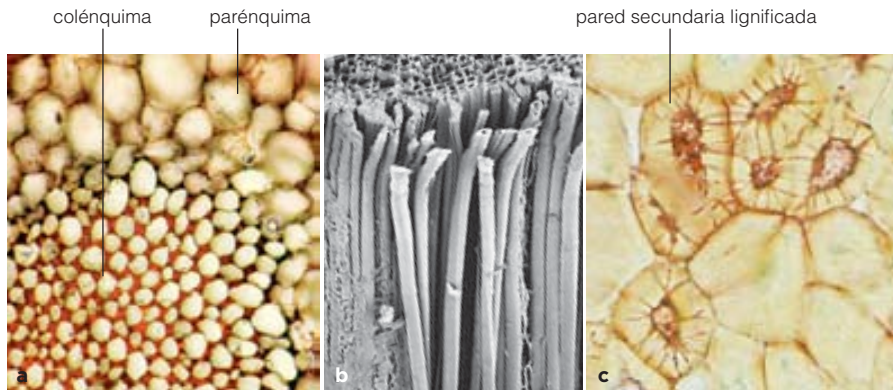


Figura 28.7 Tejidos simples. (a) Colénquima y parénquima de una cadena de soporte en un tallo de apio; corte transversal.

Esclerenquima: (b) Fibras de un tallo fuerte de lino; vista tangencial. (c) Células pétreas, un tipo de esclereidas de la pera; corte transversal.

gura 28.8a,b). Las paredes secundarias de estas células están reforzadas e impermeabilizadas con lignina. Estas células se interconectan para formar tubos conductores, y también confieren soporte estructural a la planta. Las perforaciones de las paredes celulares adyacentes se alinean, de manera que los líquidos se mueven lateralmente entre los tubos, así como también hacia arriba a través de ellos.

El **floema** conduce azúcares y otros solutos orgánicos. Sus células principales, los miembros de los tubos cribosos, permanecen vivas en el tejido maduro, y se conectan por los extremos a través de las placas de la criba, formando **tubos cribosos** que distribuyen los azúcares a todas las partes de la planta (figura 28.8c). Las **células acompañantes** del floema son células parenquimatosas que vierten azúcares en los tubos cribosos.

Tejidos epidérmicos El primer tejido epidérmico que se forma en una planta es la **epidermis**, la cual generalmente es una sola capa de células. Las secreciones que se depositan en la cara externa de las paredes celulares forman la cutícula. La cutícula vegetal es rica en depósitos de cutina, una sustancia cerosa que ayuda a la planta a conservar el agua y repeler patógenos (figuras 28.5 y 28.9).

La epidermis de las hojas y de los tallos jóvenes incluye células especializadas. Por ejemplo, los estomas son pequeños huecos a través de la epidermis, que se abren cuando el par de células guardia que los rodean se hinchan (sección 7.7). Los estomas controlan la difusión del vapor de agua, del oxígeno y de los gases de dióxido de carbono que atraviesan la epidermis. El peridermo, un tejido diferente, sustituye a la epidermis en los tallos leñosos y en las raíces.

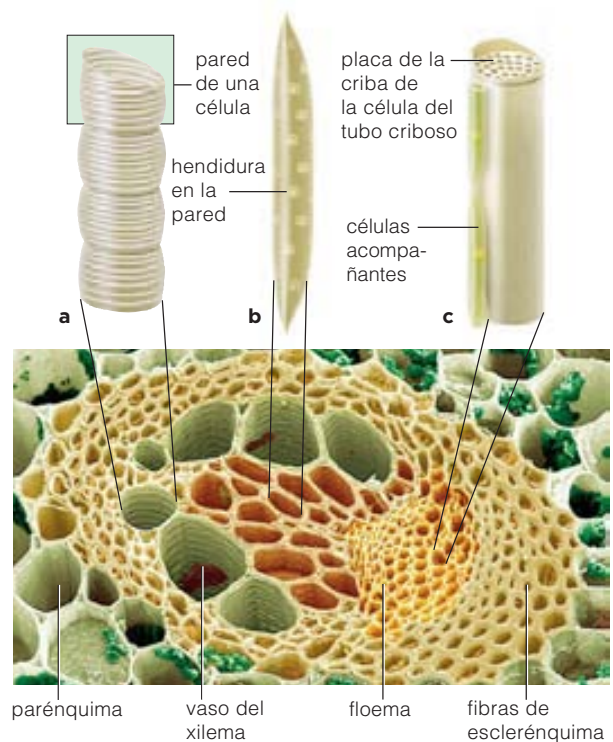


Figura 28.8 Tejidos simples y complejos en un tallo. En el xilema, (a) parte de una columna de miembros de los vasos, y (b) una traqueida. (c) Una de las células vivas que se interconecta con los tubos cribosos en el floema.

Para repasar en casa

¿Cuáles son los principales tipos de tejidos vegetales?

- Las células del parénquima tienen diversas funciones, tales como la secreción, el almacenamiento, la fotosíntesis y la reparación de los tejidos. El colénquima y el esclerenquima soportan y refuerzan las partes de la planta.
- El xilema y el floema son tejidos vasculares que forman hilos a través del tejido basal. En el xilema, el agua y los iones fluyen a través de los tubos formados por las traqueidas muertas y las células de los miembros de los vasos. En el floema, los tubos cribosos —que son células vivas— distribuyen los azúcares.
- La epidermis recubre todas las partes jóvenes de las plantas expuestas a su entorno. El peridermo, que se forma sobre los tallos y las raíces más viejos, sustituye a la epidermis de los tallos más jóvenes.

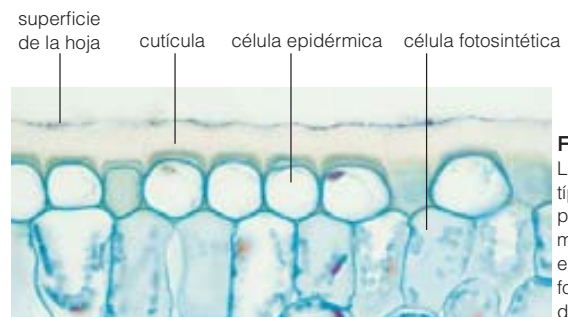


Figura 28.9 La cutícula típica de una planta, con muchas células epidérmicas y fotosintéticas debajo.

28.3 Estructura primaria de los brotes

■ En el interior blando y joven de tallos y hojas de las monocotiledóneas y eudicotiledóneas, los tejidos basal, vascular y epidérmico se organizan en patrones predecibles.

Detrás del meristemo apical

La organización estructural de una nueva planta con flores se ha mapeado desde el momento en que ésta es un embrión del esporofito en el interior de la cubierta de la semilla. Como leerás posteriormente, en ese momento una raíz pequeñísima y un brote se han formado ya como parte del embrión. Ambas estructuras están equilibradas para reasumir el crecimiento y el desarrollo, tan pronto como la semilla germine.

Las **yemas apicales** constituyen la principal zona de crecimiento primario del brote. Justo debajo de la superficie de la yema apical, las células del meristemo apical del brote se dividen continuamente durante la estación de crecimiento. Algunas de las células descendientes se dividen y se diferencian en tejidos especializados. Cada linaje celular descendiente se divide en direcciones particulares, a tasas de crecimiento distintas, y las células individuales continúan diferenciándose en tamaño, forma y función. En la figura 28.10 se muestra un ejemplo.

Las yemas podrían estar desnudas o encajadas en hojas modificadas también llamadas botones. A los lados del meristemo apical de la yema sobresalen pequeñas regiones de tejido; cada una es el inicio de una hoja nueva. A medida que el tallo va alargándose, las hojas se van formando y madurando en capas ordenadas, una tras otra. La región del tallo en donde se forman una o más hojas se conoce como nodo, y a la región entre dos nodos sucesivos se le llama internodo (figura 28.2).

Las **yemas laterales**, o yemas axilares, son brotes latentes compuestos en su mayor parte por tejido meristemático. Cada una se forma al interior de la axila de la hoja, que es el punto en donde las hojas se unen al tallo. Diferentes clases de yemas axilares dan origen a ramas laterales, hojas o flores. Una hormona secretada por la yema apical mantiene las yemas laterales en estado latente, como explicaremos en la sección 31.2.

El interior del tallo

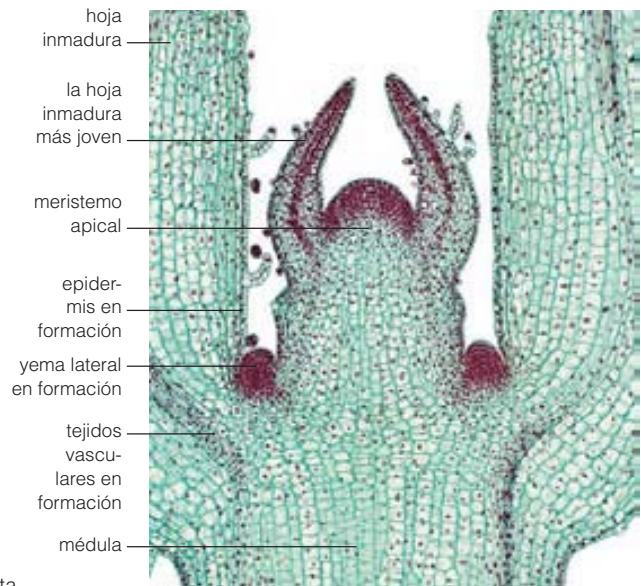
En casi todas las plantas con flores, las células del xilema y del floema primarios se encuentran juntas, formando paquetes dentro de la misma cubierta o vaina cilíndrica de células, como si fueran largos cordones de múltiples hilos.

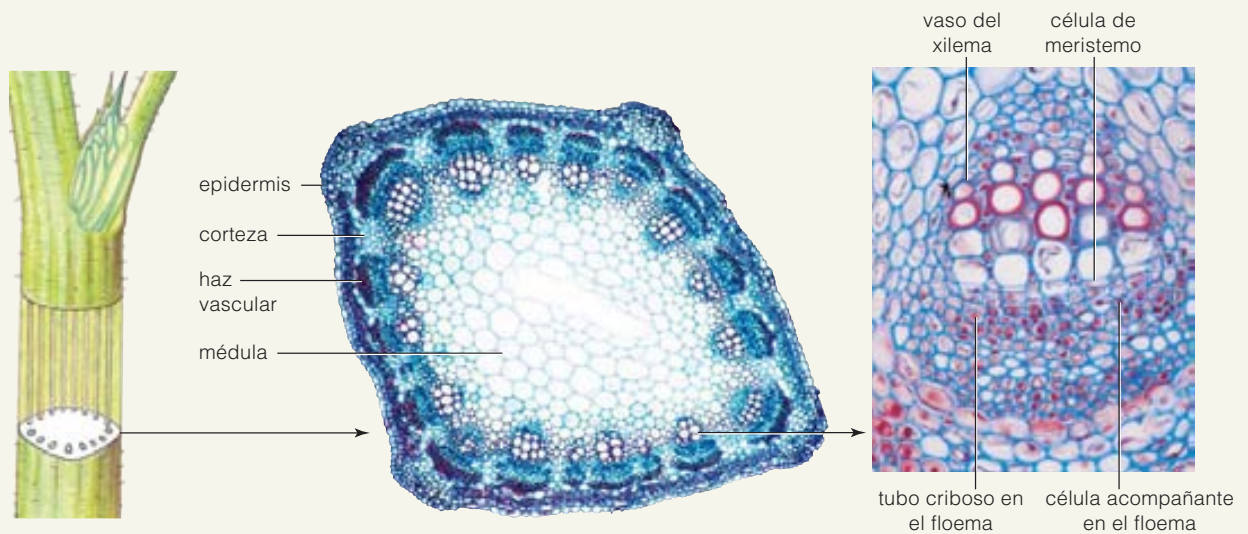
Figura 28.10 El tallo de un *Coleus*, una dicotiledónea. (a-c) Etapas sucesivas del crecimiento primario del tallo, con el meristemo apical del brote.

(d) Micrografía de un microscopio de luz muestra un corte longitudinal a través del centro del tallo. Las filas de hojas que se ven en la fotografía inferior siguen este patrón lineal de desarrollo.

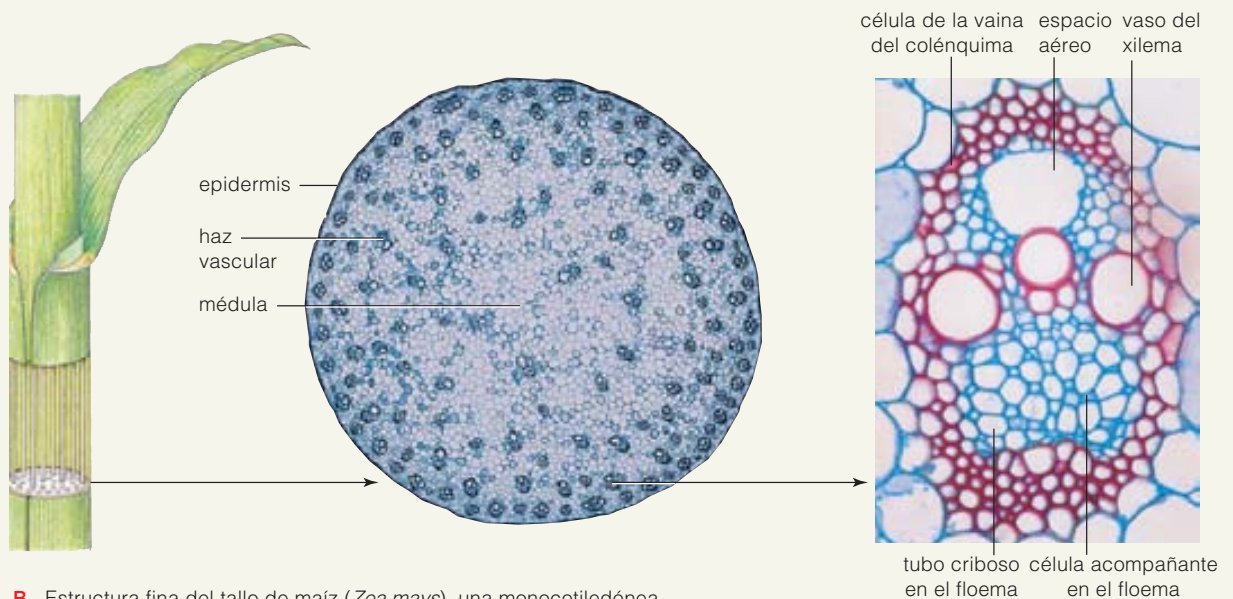
Investiga: ¿Cómo se llama la capa de células transparente que está en la superficie exterior de b y c?

Respuesta: epidérmis





A Estructura fina del tallo de alfalfa (*Medicago*), una eudicotiledónea.



B Estructura fina del tallo de maíz (*Zea mays*), una monocotiledónea.

Figura 28.11 Animada Acercamientos de tallos de eudicotiledónea y monocotiledónea.

Estos cordones se denominan **haces vasculares**, y se entrelazan por la totalidad del sistema de tejido basal de todos los brotes.

Los haces vasculares producen dos patrones distintos. Los de casi todas las dicotiledóneas se forman en un cilindro que corre paralelo al eje longitudinal del brote. La figura 28.11a muestra cómo el cilindro divide el parénquima del tejido basal en corteza (parénquima entre los haces vasculares y la epidermis) y médula (parénquima en el interior del cilindro de haces vasculares).

La mayoría de las monocotiledóneas y algunas magnólicas tienen una organización diferente. Los haces vasculares en los tallos de estas plantas se distribuyen por todo el

tejido basal (figura 28.11b). En el capítulo siguiente verás cómo estos tejidos vasculares captan, conducen y reparten el agua y los solutos en toda la planta.

Para repasar en casa

¿Cómo están organizados los tejidos de la planta en el interior de los tallos?

- Las yemas son la principal zona de crecimiento primario en los brotes. Los tejidos basal, vascular y dérmico forman patrones organizados.
- La organización de los haces vasculares, cordones de múltiples hilos de tejido vascular, difiere entre monocotiledóneas y eudicotiledóneas.

28.4 Un análisis más detallado de las hojas

- Todas las hojas son fábricas metabólicas en donde las células fotosintéticas producen muchos azúcares, pero su tamaño, forma, especializaciones en su superficie y su estructura interna varían.
- Conexiones con Plasmodesmos 4.12; Fotosíntesis en células de las hojas 7.7; Adaptaciones para la conservación del agua en las plantas 27.5.

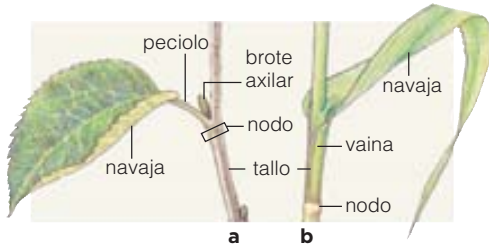


Figura 28.12 Formas comunes de las hojas de (a) eudicotiledóneas, y (b) monocotiledóneas, y algunos ejemplos de (c) hojas simples y (d) hojas compuestas.



Las hojas difieren en tamaño y en estructura. Las hojas de la lenteja de agua miden 1 mm de largo, mientras que las de una rafia (*Raphia regalis*) puede alcanzar los 25 m. Las hojas tienen gran diversidad de formas, como de taza o cáliz, aguja, lámina, espiga, tubo o pluma. También difieren en color y aroma, y pueden ser comestibles o no (algunas producen toxinas). Las hojas de las especies *deciduas* se marchitan y caen de sus tallos estacionalmente. Las hojas de plantas perennes también se caen, pero no todas al mismo tiempo.

La figura 28.12 muestra ejemplos de diferentes formas de hojas. Las hojas típicas tienen forma de navaja plana, y en las eudicotiledóneas poseen un peciolo o tallo que la une al tallo principal. En la mayoría de las monocotiledóneas las hojas tienen forma de navajas planas, cuya base forma una vaina llamada coleótilo que rodea el tallo, como en los pastos. Las hojas simples no presentan división alguna, pero pueden tener forma lobulada. Las hojas compuestas son hojas divididas en hojuelas.

Las formas y orientaciones de las hojas son adaptaciones que ayudan a la planta a interceptar la luz solar y a realizar el intercambio de gases. Casi todas las hojas son delgadas, con una alta proporción de superficie en relación con volumen; muchas se reorientan durante el día para permanecer perpendiculares a los rayos del sol. Por lo general las hojas adyacentes se proyectan a partir del tallo, en un patrón que les permite ser alcanzadas por el sol. Sin embargo, las hojas de plantas nativas de las regiones áridas podrían permanecer en posición paralela a los rayos del sol, reduciendo la absorción del calor y, en consecuencia, conservando el agua (sección 27.5). Las hojas gruesas o con forma de aguja de algunas plantas también conservan el agua.

Epidermis de la hoja La epidermis recubre cualquier superficie de la hoja expuesta al aire. Este tejido superficial puede ser liso, pegajoso, baboso, con pelos, escamas, espigas, ganchos u otras formas acordes con la especialización (figura 28.13). Una capa de cutícula impide la pérdida de agua a través de las células de la epidermis (figuras 28.9 y 28.14). Casi todas las hojas tienen la mayor parte de sus estomas en la superficie inferior. En los hábitats áridos, los estomas y vellos epidérmicos suelen localizarse en depresiones de la superficie de la hoja. Ambos tipos de adaptaciones ayudan a conservar el agua.

Mesófilo: tejido basal fotosintético Todas las hojas tienen mesófilo, un parénquima fotosintético con espacios aéreos entre las células (sección 7.7 y figura 28.14). El dióxido de carbono es transportado a las células por difusión a través de los estomas, y el oxígeno liberado por la fotosíntesis se

Figura 28.13 Ejemplo de la especialización de la superficie celular de la hoja: pelos en la hoja de jitomate. Las cabezas lobuladas son estructuras glandulares localizadas en las hojas de muchas plantas; secretan químicos aromáticos que repelen a los insectos que se alimentan de plantas. Los que se encuentran en la planta de marihuana secretan el químico psicoactivo tetrahidrocanabinol (THC).

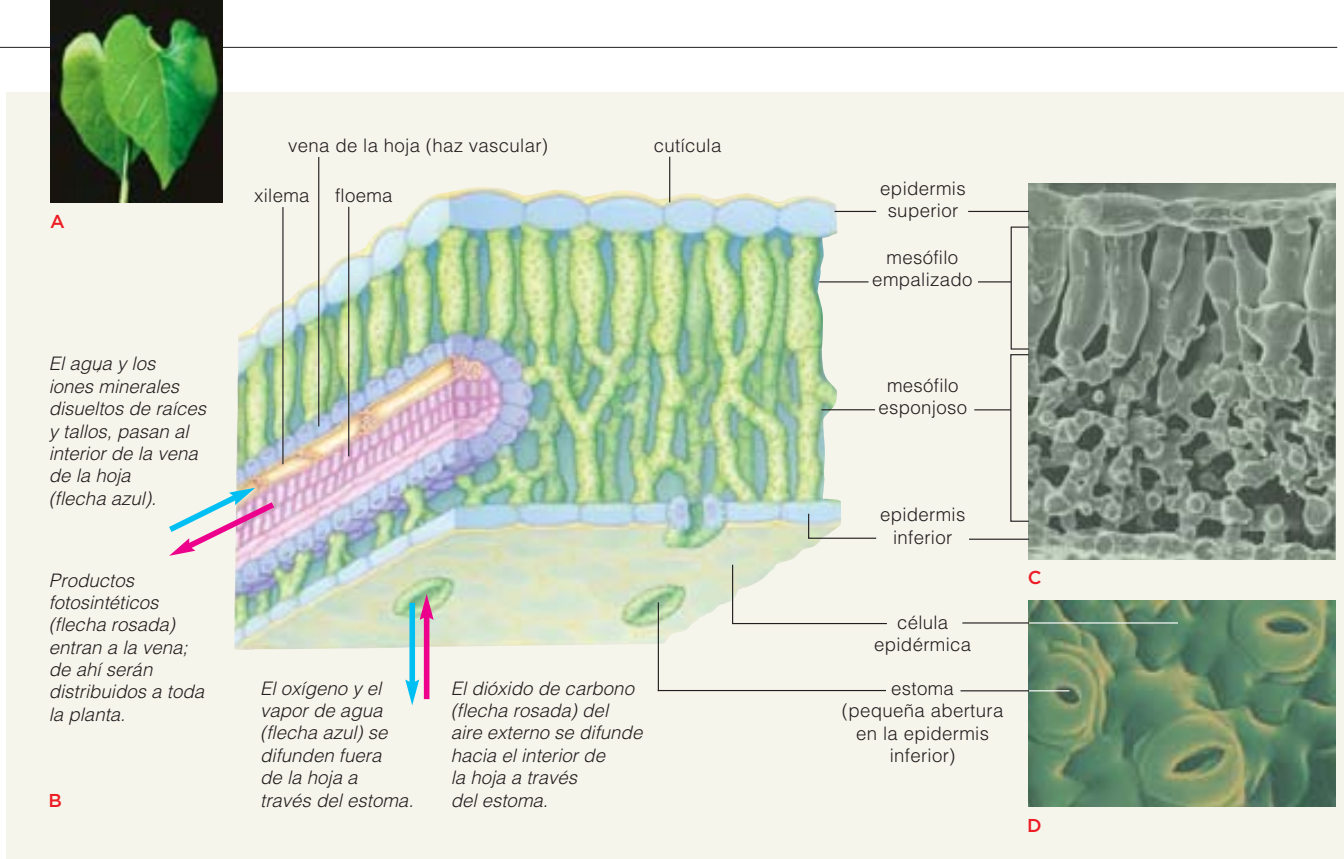


Figura 28.14 Animada Organización de la hoja de una planta de frijol (*Phaseolus*). (a) Hojas del follaje. (b-d) Estructura fina de la hoja.

difunde hacia fuera por la misma vía. Los plasmodesmos conectan el citoplasma de células contiguas. Las sustancias pueden fluir rápidamente a través de las paredes de las células adyacentes por medio de estas uniones celulares (sección 4.12).

Las hojas orientadas de manera perpendicular al sol tienen dos capas de mesófilo. El mesófilo empalizado está adherido a la epidermis superior. Las células alargadas del parénquima de este tejido tienen más cloroplastos que las células esponjosas de la capa inferior del mesófilo (figura 28.14). Las láminas de los pastos y otras hojas de monocotiledóneas que crecen verticalmente, pueden captar la luz procedente de todas direcciones. Por lo tanto, el mesófilo de estas hojas no está dividido en dos capas.

Venas: haces vasculares de las hojas Las venas son haces vasculares típicamente reforzados con fibras. En el interior de los haces, cadenas continuas de xilema transportan con rapidez el agua y los iones disueltos hacia el mesófilo. Por su parte, cadenas continuas de floema transportan de manera rápida los productos de la fotosíntesis (azúcares) generados por el mesófilo. En la mayoría de las eudicotiledóneas, las venas grandes se ramifican en una red de venas menores embebidas en el mesófilo, mientras que en las monocotiledóneas todas las venas son similares en longitud, y corren de manera paralela al eje longitudinal de la hoja (figura 28.15).

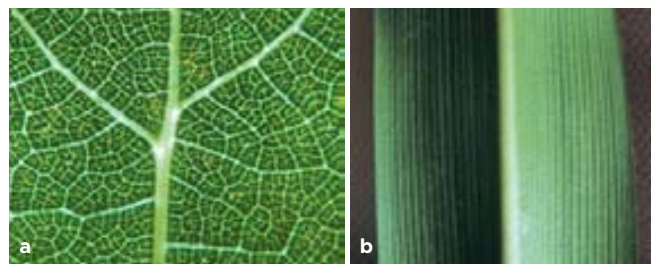


Figura 28.15 Patrones de venas típicos en plantas con flores. (a) El arreglo en forma de red en esta hoja de vid es común a todas las dicotiledóneas. Una costilla media endurecida corre desde el peciolo hasta la punta de la hoja. Venas cada vez más pequeñas se ramifican a partir de ella. (b) La fuerte orientación paralela de las venas en una hoja de *Agapanthus* es típica de las monocotiledóneas. Igual que el armazón de un paraguas, las venas endurecidas ayudan a mantener la forma de la hoja.

Para repasar en casa

¿Cómo la estructura de una hoja contribuye a su función?

■ La forma, la orientación y la estructura de una hoja típicamente toman parte en los procesos de captación de luz solar, intercambio de gases, y distribución del agua y los solutos hacia y desde las células vivas. Su epidermis recubre el mesófilo y las venas.

28.5 Estructura primaria de las raíces

- La función principal de las raíces consiste en proveer a la planta de una gran área superficial para absorber el agua y los iones minerales disueltos.
- Conexión con Homeostasis en las plantas 27.1 y 27.2.

A menos que las raíces de un árbol comiencen a romper la acera o tapar alguna cañería, casi nunca prestamos mucha atención al sistema de raíces de las plantas con flores. No obstante, éstos son sistemas dinámicos que minan activamente el suelo en busca de agua y minerales. La mayoría

crece cuando mucho 5 m. Sin embargo, las raíces de un mezquite leñoso alcanzaron 53.4 m de profundidad hasta llegar al lecho de un arroyo. Algunos tipos de cactus tienen raíces superficiales capaces de extenderse 15 m alrededor de la planta.

Alguien midió las raíces de una joven planta de centeno que había crecido por espacio de cuatro meses en 6 L de suelo. Si el área superficial de ese sistema de raíces fuera extendido, ocuparía un espacio de 600 m².

La organización estructural de las raíces comienza dentro de la semilla. Cuando ésta germina, una raíz primaria se asoma a través de su cubierta. En casi todas las plántulas de las eudicotiledóneas esa raíz joven se engruesa.

A Organización de una raíz primaria, mostrando las zonas de división celular, alargamiento, y diferenciación en tejidos primarios.

Las células más viejas de la raíz son las más lejanas al meristemo apical, el cual está protegido por la cofia de la raíz. El dibujo corresponde a la raíz de una eudicotiledónea; no está a escala.

La micrografía de abajo muestra una sección radial de la cofia de *Zea mays* (maíz), una monocotiledónea.

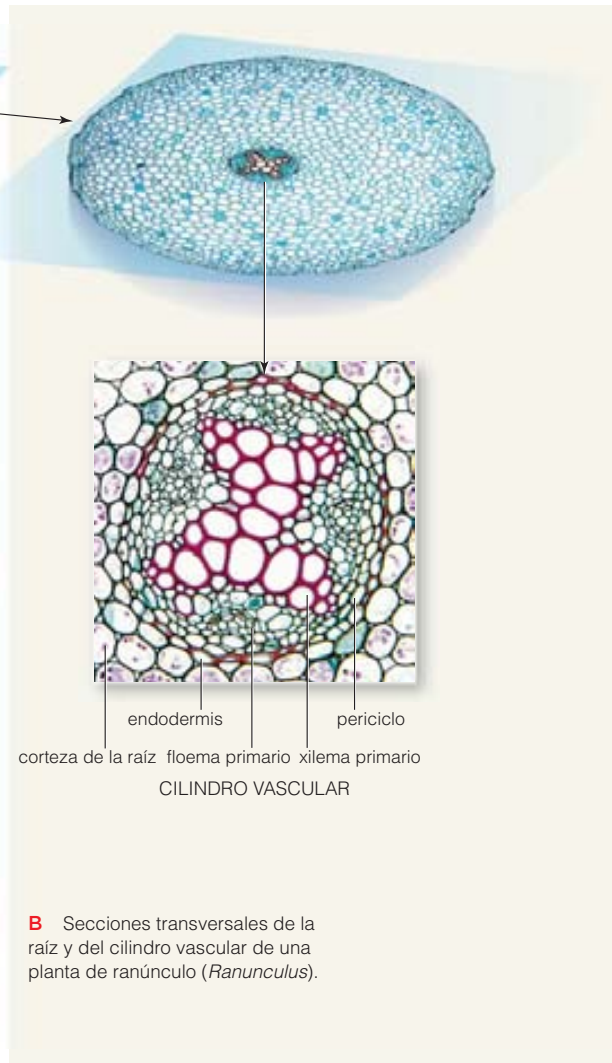
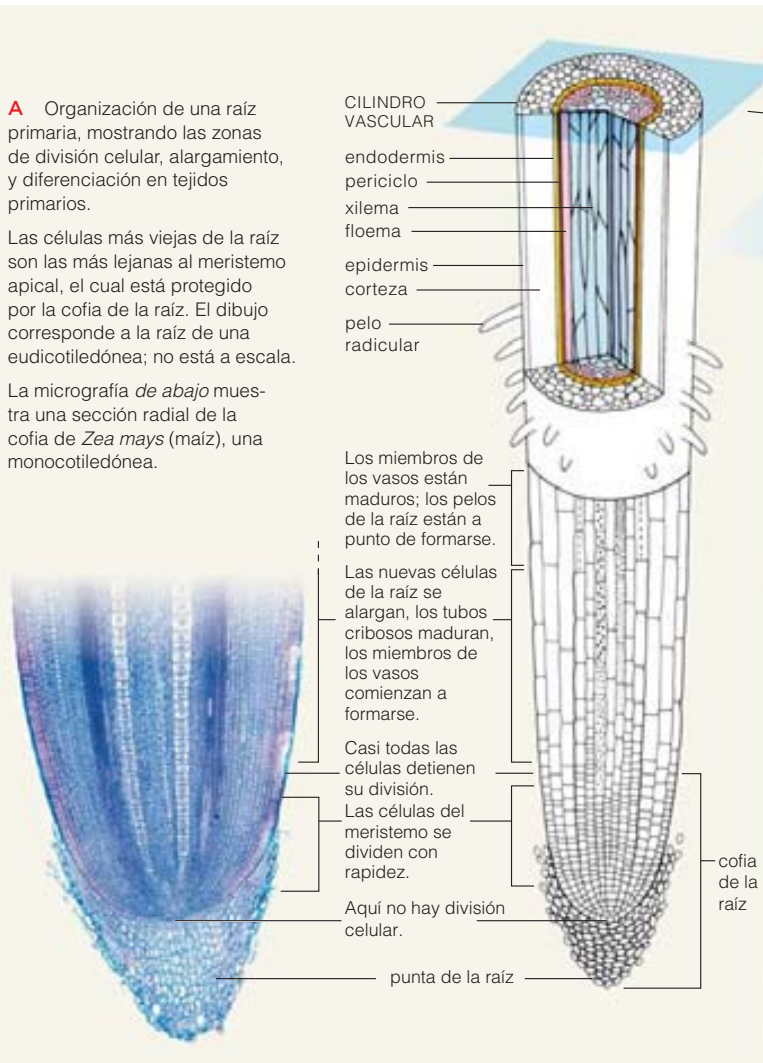
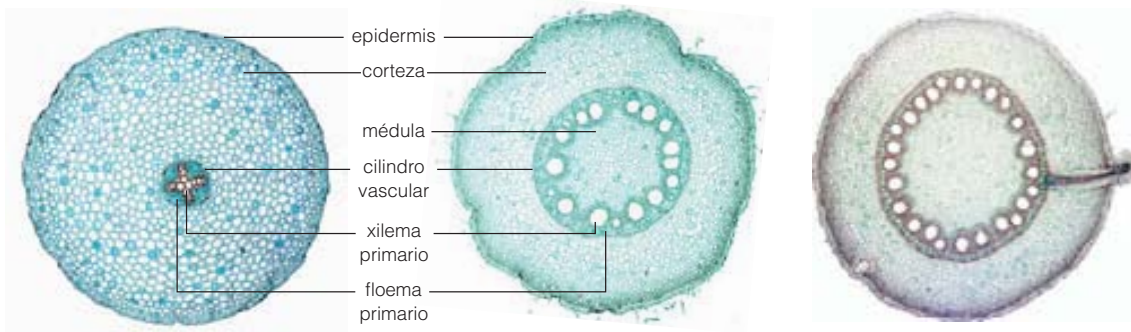


Figura 28.16 Animada Organización tisular de una raíz típica.



a Estructura radicular de una eudicotiledónea.

b Estructura radicular de una monocotiledónea.

c Crecimiento de la raíz lateral a partir del periciclo.

Figura 28.17 Comparación de la estructura radicular de (a) una eudicotiledónea (ranúnculo, *Ranunculus*), y (b) una monocotiledónea (maíz, *Zea mays*). En el maíz y en algunas otras monocotiledóneas, el cilindro vascular divide el tejido basal en corteza y médula. (c) Una raíz lateral se forma y se ramifica a partir del periciclo del *Zea mays*.

Observa la punta de la raíz en la figura 28.16a. Algunas líneas celulares descendientes del meristemo apical originan la cofia de la raíz, una masa de células en forma de domo que protege la raíz suave y joven conforme crece a través del suelo. Otras líneas de descendencia dan origen a linajes de células que se alargan, ensanchan o aplanan cuando se diferencian en sistemas de tejido epidérmico, basal y vascular.

Divisiones posteriores alejan a las células del meristemo apical. Algunas de sus descendientes forman la epidermis. La epidermis radicular es la interfase de absorción entre la planta y el suelo. Muchas de sus células especializadas poseen prolongaciones llamadas **pelos radiculares** que, en conjunto, aumentan la superficie disponible para captar el agua del suelo, el oxígeno disuelto y los iones minerales. El capítulo 29 trata sobre la función de los pelos radiculares en la nutrición vegetal.

Líneas descendientes de las células del meristemo también forman el **cilindro vascular** de la raíz, una columna central de tejido conductivo. El cilindro vascular de la raíz de las eudicotiledóneas típicas está formado principalmente de xilema y floema primarios (figura 28.17a); el de las monocotiledóneas típicas divide el tejido basal en dos zonas: la corteza y la médula (figura 28.17b). El cilindro vascular está enfundado por un periciclo, un arreglo de células del parénquima de una o más capas de espesor (figura 28.16b). Estas células están diferenciadas, pero siguen dividiéndose repetidamente en dirección perpendicular al eje de la raíz. Masas de células irrumpen a través de la corteza y de la epidermis para comenzar a formar nuevas raíces laterales (figura 28.17c).

Como verás en el capítulo 29, el agua que entra a la raíz se mueve de célula a célula hasta llegar a la endodermis, una capa de células que encierra el periciclo. Todas las paredes de las células endodérmicas son impermeables. Por lo tanto, el agua debe pasar a través del citoplasma de las células endodérmicas para llegar hasta el cilindro vascular. Las proteínas de transporte localizadas en la membrana plasmática controlan la captación de agua y sustancias disueltas.

El crecimiento primario de la raíz da origen a dos tipos de sistemas radiculares. El **sistema de raíz primaria** de las eudicotiledóneas consiste de una raíz primaria y sus ramificaciones laterales. Las zanahorias, los encinos y las amapolas se encuentran entre las plantas con sistema de raíz primaria (figura 28.18a). Por contraste, la raíz primaria de casi todas las monocotiledóneas es sustituido muy rápidamente por raíces adventicias que crecen como extensiones del tallo. Las raíces laterales, similares en diámetro y en longitud, se ramifican a partir de las raíces adventicias. En conjunto, las raíces adventicias y laterales de estas plantas forman un **sistema de raíz fibroso** (figura 28.18b).

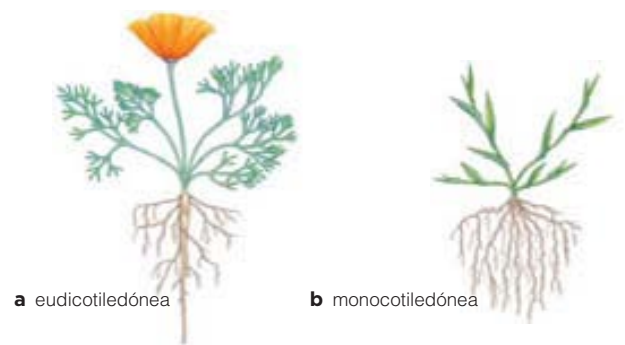


Figura 28.18 Diferentes tipos de sistemas radiculares. (a) Raíz primaria de la amapola de California, una eudicotiledónea. (b) Raíces fibrosas de una planta herbácea, una monocotiledónea.

Para repasar en casa

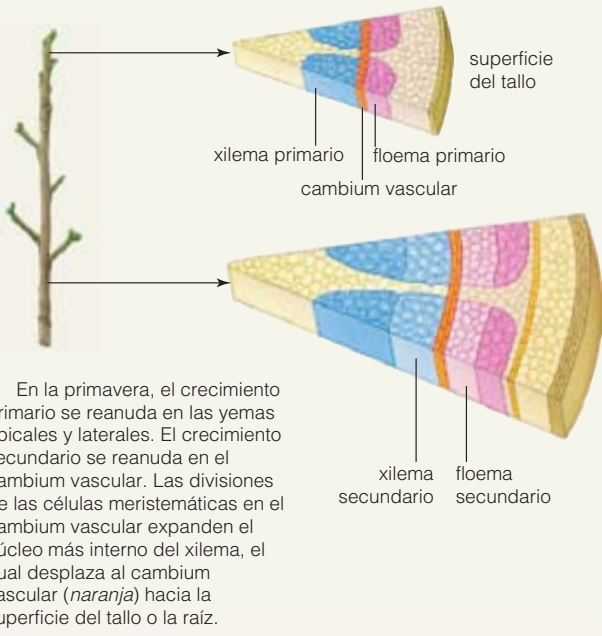
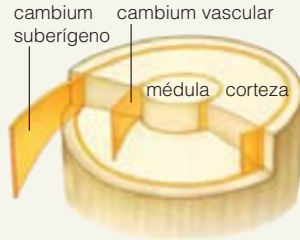
¿Cuál es la función de la raíz de las plantas?

- Las raíces proveen a la planta de una extensa área superficial para la absorción de agua y solutos. En el interior de las raíces se encuentra el cilindro vascular, con largas cadenas de xilema y floema primarios.
- El sistema de raíz principal consiste de una raíz primaria y ramificaciones laterales. El sistema de raíz fibroso consiste de raíces adventicias y laterales que sustituyen a la raíz primaria.

28.6 Crecimiento secundario

- El crecimiento secundario se produce a partir de dos tipos de meristemo lateral, el cambium vascular y el cambium de corcho.
- Conexión con Compartimentalización 27.5.

A El crecimiento secundario (engrosamiento de los tallos y las raíces más viejas) se produce en dos meristemos laterales: el cambium vascular, que da origen al tejido vascular secundario; y el cambium suberígeno, que da origen al peridermo.



B En la primavera, el crecimiento primario se reanuda en las yemas apicales y laterales. El crecimiento secundario se reanuda en el cambium vascular. Las divisiones de las células meristemáticas en el cambium vascular expanden el núcleo más interno del xilema, el cual desplaza al cambium vascular (*naranja*) hacia la superficie del tallo o la raíz.

Cada primavera, a medida que el desarrollo primario se reanuda en las yemas, se genera un crecimiento secundario que engrosa los tallos y las raíces de algunas plantas. La figura 28.19 muestra un patrón típico del crecimiento secundario en el **cambium vascular**. Este meristemo lateral forma un cilindro, de unas cuantas células de espesor, en el interior de los tallos y las raíces más leñosas de la planta. Las divisiones de las células del cambium vascular generan xilema secundario en la cara interna del cilindro, y floema secundario en su cara externa. A medida que el núcleo del xilema se engrosa, también desplaza el cambium vascular hacia la superficie del tallo. Las células del cambium vascular desplazadas se dividen en un círculo cuyo diámetro va aumentando, pero manteniendo siempre la forma cilíndrica del tejido.

El cambium vascular consiste de dos tipos celulares. Las células alargadas y estrechas dan origen a los tejidos secundarios que se extienden a todo lo largo de un tallo o de una raíz: traqueidas, fibras y parénquima en el xilema secundario; y tubos cribosos, células acompañantes y fibras en el floema secundario. Las células pequeñas y redondas que se dividen perpendicularmente al eje del tallo dan lugar a los “rayos” del parénquima, orientados radialmente como los rayos de la rueda de una bicicleta. El xilema y el floema secundarios de los rayos conducen agua y solutos de manera radial a los tallos y raíces de las plantas leñosas.

Un núcleo de xilema secundario, o **madera**, contribuye hasta con 90% al peso de algunas plantas. Las células delgadas, células vivas del parénquima y de los tubos cribosos del floema secundario se entrelazan en una zona estrecha fuera del cambium vascular. Bandas de fibras reforzadas con pared gruesa son encontradas entremezcladas por todo este floema secundario. Los únicos tubos cribosos que permanecen vivos se hallan en un espacio de más o menos un centímetro sobre el cambium vascular; los demás están muertos, pero ayudan a proteger a las células vivas que se encuentran detrás de ellos.

Conforme pasan las estaciones, el núcleo interno del xilema en expansión continúa ejerciendo presión hacia la superficie del tallo o de la raíz. Con el tiempo, rompe la corteza y la capa externa del floema secundario.

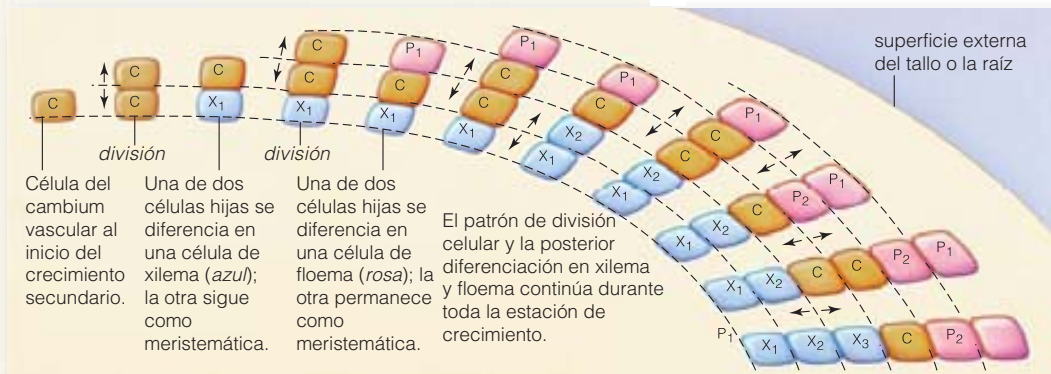


Figura 28.19
Animada
Crecimiento secundario.

C Patrón general de desarrollo en el cambium vascular.

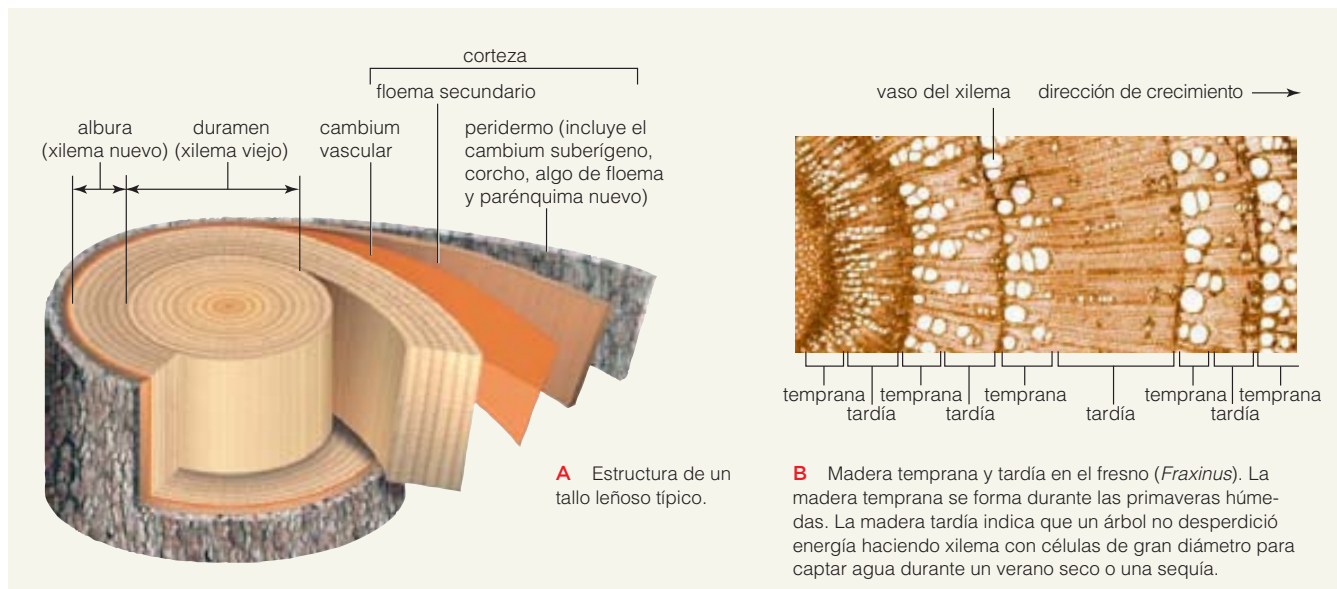


Figura 28.20 Animada La estructura de la madera.

Posteriormente, otro meristemo lateral, el **cambium suberígeno**, se forma y da origen al **peridermo**. Este tejido dérmico consiste de parénquima y corcho, así como el cambium suberígeno, que los produce. Lo que llamamos **corteza** es floema secundario y peridermo. La corteza está constituida de todos los tejidos vivos y muertos que se hallan fuera del cambium vascular (figura 28.20a).

El **corcho** de la corteza contiene filas de células muertas densamente empaquetadas, cuyas paredes están engrosadas con una sustancia grasa llamada suberina. El corcho protege, aísla e impermeabiliza la superficie del tallo o de la raíz. Asimismo, se forma en las heridas de los tejidos. Cuando las hojas caen de la planta, se forma corcho en los lugares donde los pecíolos estaban unidos a los tallos.

La apariencia y función de la madera cambian a medida que el tallo o las raíces envejecen. Desechos metabólicos como resinas, taninos, gomas y aceites, obstruyen y llenan el xilema más viejo, incapacitándolo para transportar el agua y los solutos. Estas sustancias frecuentemente se tornan oscuras y refuerzan la madera, la cual es llamada **duramen**.

La **albura** es un xilema húmedo y todavía funcional que se encuentra entre el duramen y el cambium vascular. En primavera, en los árboles de zonas templadas, los azúcares disueltos viajan de las raíces a las yemas a través del xilema secundario de la albura. El fluido rico en azúcares es la savia. Cada primavera, los habitantes de diversas regiones de Canadá y Estados Unidos colectan la savia de los arces para producir con ella la miel o jarabe de maple.

El cambium vascular no está activo durante los fríos inviernos o los largos periodos de sequía. Cuando el clima es cálido o cuando vuelve la humedad, el cambium vascular da origen a la madera *temprana*, con células de gran diámetro y de paredes delgadas. La madera *tardía*, con células de diámetro pequeño y de paredes gruesas, se forma en los veranos secos. Un corte transversal de troncos viejos revela bandas que se alternan entre madera temprana y madera tardía (28.20b). Cada banda es un anillo de crecimiento, o “anillo del árbol”.

Los árboles nativos de las regiones en donde el cambio estacional es muy marcado, tienden a agregar un anillo cada año. Los árboles de las regiones desérticas podrían agregar más de un anillo de madera temprana en respuesta a una sola estación lluviosa con suficiente agua en diferentes épocas del año. En los trópicos casi no existe el cambio de estación, de forma que los anillos de crecimiento no son una característica de los árboles tropicales.

El encino, el nogal americano y otros árboles de eudicotiledóneas que evolucionaron en zonas templadas y tropicales son de *madera dura*, con vasos, traqueidas y fibras en el xilema. Los pinos y otras coníferas son de *madera blanda*, más débil y menos densa que las maderas duras. Su xilema tiene traqueidas y rayos de parénquima, pero no vasos o fibras.

Al igual que otros organismos, las plantas compiten por los recursos. Las plantas con tallos más altos o frondas más amplias, que desafían la fuerza de la gravedad, también captan un mayor flujo de energía luminosa del sol. Al recolectar un aprovisionamiento de energía más vasto para la fotosíntesis, logran los medios metabólicos para producir grandes sistemas de raíces y brotes. Entre más grande es su sistema de raíces y brotes, la planta puede ser más competitiva para conseguir los recursos.

Para repasar en casa

¿En qué consiste el crecimiento secundario de las plantas?

- El crecimiento secundario engruesa los tallos y las raíces de las plantas leñosas (las más viejas).
- La madera es, principalmente, resultado de la acumulación de xilema secundario.
- El crecimiento secundario se produce en dos tipos de meristemo lateral: cambium vascular y cambium suberígeno. Los tejidos vasculares secundarios se forman en un cilindro de cambium vascular. El cilindro de cambium suberígeno da origen al peridermo, el cual es parte de una cubierta que protege la madera.

28.7 Los anillos de los árboles: registro de antiguos secretos

■ El número y el grosor relativo de los anillos de un árbol esconden evidencias sobre las condiciones ambientales que han prevalecido a lo largo de su existencia.

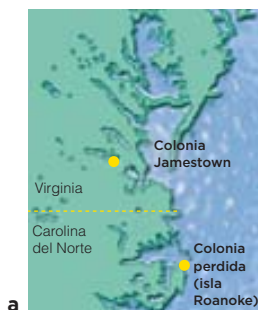
Los anillos de los árboles pueden utilizarse para calcular la cantidad de lluvia anual promedio; para fechar ruinas arqueológicas; como evidencia de incendios naturales, inundaciones, deslizamientos del suelo y movimientos glaciares, y para analizar la ecología y los efectos provocados en el entorno por poblaciones de insectos parásitos. ¿Cómo? Algunas especies de árboles, como los cedros y los pinos, producen madera durante cientos de años, un anillo por año. Cuenta los anillos de un árbol viejo y tendrás una idea de su edad. Si sabes el año en que el árbol fue cortado, podrás calcular en qué año se formó cada anillo con sólo contarlos desde la orilla hacia el centro. Compara el grosor de los anillos y tendrás pistas sobre los eventos que ocurrieron en los años correspondientes (figura 28.21).

Por ejemplo, en 1587 llegaron a la isla de Roanoke (frente a las costas de Carolina del Norte, Estados Unidos) alrededor de 150 inmigrantes ingleses. Cuando las embarcaciones regresaron en 1589 para surtir de provisiones a la colonia, sus tripulantes se encontraron con que la isla había sido abandonada. Aunque buscaron a los colonos por toda la costa, no pudieron hallarlos.

Aproximadamente 20 años más tarde, los ingleses establecieron una colonia en Jamestown, Virginia. Aunque la colonia logró sobrevivir, los primeros años fueron difíciles. Sólo durante el verano de 1610 más del 40% de los colonos fallecieron, muchos de ellos por inanición.

Tiempo después, los investigadores examinaron el corazón de la madera de los árboles de ciprés calvo (*Taxodium distichum*), que habían crecido en la época en que Roanoke y Jamestown fueron fundadas. Las diferencias en el grosor de los anillos de crecimiento de los árboles revelaron que los colonos habían llegado al lugar equivocado en el momento menos indicado (figura 28.22). Los pioneros llegaron a Roanoke justo durante la peor temporada de sequía en 800 años. A lo largo de casi una década, severas sequías golpearon a la colonia de Jamestown. Sabemos que el cultivo de maíz en aquel lugar fracasó. Debido a la sequía, es muy probable que los cultivos tampoco dieran buenos resultados en la isla de Roanoke. Asimismo, los pioneros se enfrentaron con la dificultad de hallar agua potable. La colonia de Jamestown fue establecida en la cabecera de un estuario; cuando los niveles del río bajaban, su provisión de agua dulce se mezclaba con la de mar convirtiéndose, en agua salada. Atando cabos con estos trozos de evidencia, ahora tenemos una idea de la vida que llevaron los pioneros.

Figura 28.22 (a) Localización de dos de las primeras colonias inglesas en Norteamérica. (b) Corte transversal que muestra los anillos de un árbol de ciprés calvo. Este árbol vivía cuando los colonizadores ingleses se establecieron por primera vez en Norteamérica. Los anillos anuales más delgados marcan los años de sequía severa.



dirección del crecimiento →



A El pino es una madera suave. Crece rápido, de manera que tiende a generar anillos más amplios que las especies de crecimiento más lento. Observa las diferencias en la apariencia del duramen y de la albura.

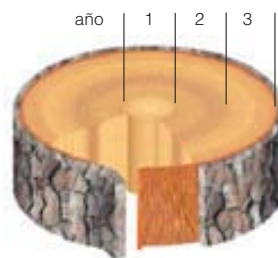


B Los anillos de este encino muestran diferencias muy marcadas en los patrones de crecimiento anual.



C Un olmo hizo esta serie de anillos entre 1911 y 1950.

Figura 28.21 Animada Anillos de árbol. En la mayoría de las especies, cada anillo corresponde a un año, de modo que el número de anillos indica la edad del árbol. El grosor relativo de los anillos puede usarse para obtener datos sobre el promedio anual de precipitación pluvial de épocas muy anteriores a aquellas en que esta información comenzó a ser recopilada.



1587–1589

1606–1612

28.8 Tallos modificados

■ Muchas plantas tienen estructuras de tallos modificados, que les sirven para almacenar nutrientes o para la reproducción.

La estructura típica de un tallo se muestra en la figura 28.2, pero hay muchas variaciones estructurales en los diferentes tipos de plantas. En casi todos los casos, sin embargo, sirven a la planta como almacenes de nutrientes, o para la reproducción.

Estolones Los estolones, con frecuencia llamados hijuelos, son tallos que se ramifican a partir del tallo principal de la planta, por lo general sobre la superficie del suelo o cerca de ésta. Los estolones podrían parecer raíces pero, a diferencia de éstas, tienen nodos. Las raíces adventicias y los brotes tipo hoja que emergen de los nodos se desarrollan para dar lugar a plantas nuevas (figura 28.23a).

Rizomas Los rizomas son tallos carnosos con escamas, que suelen crecer debajo del suelo y corren paralelos a la superficie. El rizoma es el tallo principal de la planta, y también sirve como tejido de almacenamiento primario. Las ramas que emergen de los nodos crecen en el espacio aéreo para realizar la fotosíntesis y la floración. Algunos ejemplos son el jengibre, los iris, muchos helechos y algunos pastos. (figura 28.23b).

Bulbos El bulbo es una sección corta de un tallo subterráneo, encerrado por capas de hojas engrosadas y modificadas que se traslapan entre sí, llamadas escamas. Las escamas contienen almidón y otras sustancias que la planta mantiene en reserva cuando las condiciones del entorno son desfavorables para su crecimiento. Cuando las condiciones mejoran, la planta usa estas sustancias almacenadas para sostener un rápido crecimiento. Las escamas se desarrollan a partir de una placa basal, al igual que las raíces. La escama seca más superficial (parecida al papel) de muchos bulbos sirve como una cubierta protectora. La cebolla es un buen ejemplo (figura 28.23c).

Cormos Son tallos subterráneos engrosados, que almacenan nutrientes. Al igual que los bulbos, los cormos tienen una placa basal a partir de la cual crecen las raíces. Sin embargo, a diferencia de aquel, el cormo no está formado por capas; es sólido y las plantas nuevas se desarrollan a partir de sus nodos (figura 28.23d).

Tubérculos Los tubérculos son las porciones gruesas de estolones subterráneos; constituyen el principal tejido de almacenamiento de la planta. Los tubérculos se parecen a los cormos en que tienen nodos a partir de los cuales emergen nuevos brotes y raíces, pero no tienen una placa basal. Las papas son tubérculos; sus "ojos" son los nodos.

Cladodios Los cactus y otras suculentas poseen tallos fotosintéticos llamados cladodios: tallos aplanados que almacenan agua. Las plantas nuevas se forman en los nodos. Los cladodios de algunas plantas parecen por completo una hoja, pero casi todos ellos son inequívocamente carnosos (figura 28.23f).

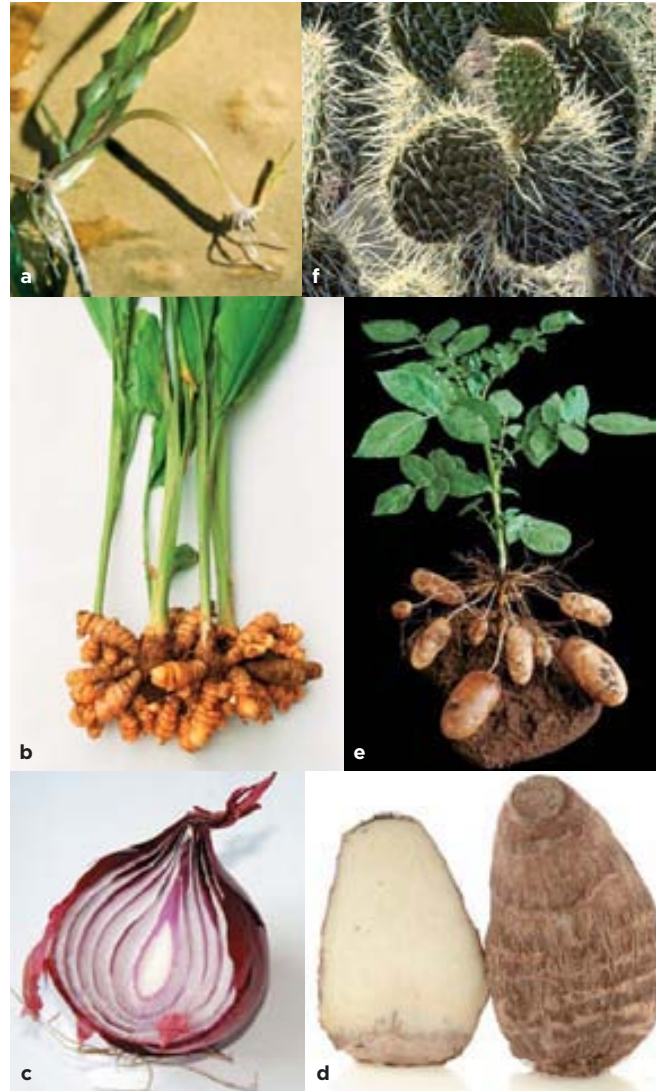


Figura 28.23 Variedades de tallos. En sentido contrario a las manecillas del reloj, desde arriba: (a) las plantas como este pasto marino (*Vallisneria*) se propagan por estolones. Las plantas nuevas se desarrollan en los nodos de los estolones. (b) Los tallos principales de la cúrcuma (*Curcuma longa*) son rizomas subterráneos. (c) Las escamas claramente visibles de una cebolla (*Allium cepa*) rodean el tallo al centro del bulbo.

(d) El taro, también conocido como arrurruz, es un cormo de las plantas *Colocasia esculenta*. Los cormos, a diferencia de los bulbos, no tienen capas de escamas. (e) Las papas son tubérculos que crecen en estolones de plantas de *Solanum tuberosum*. (f) Los tallos del nopal (*Opuntia*) son cladodios espinosos. Estas estructuras tipo raquetas almacenan agua, permitiendo que la planta sobreviva en regiones muy secas.

Para repasar en casa

¿Todos los tallos son iguales?

■ Muchas plantas tienen tallos modificados que les sirven para almacenar nutrientes, o para reproducirse. Los estolones, rizomas, bulbos, cormos, tubérculos y cladodios son algunos ejemplos.

Aun los periodos cortos de sequía reducen la capacidad de fotosíntesis y el rendimiento de los cultivos. Igual que las demás plantas, las de cultivo tratan de conservar el agua cerrando sus estomas, pero al hacerlo también interrumpen el transporte de dióxido de carbono hacia su interior. Sin un aporte continuo de dióxido de carbono, las células fotosintéticas de la planta no pueden continuar elaborando azúcares. Bajo el estrés causado por la falta de agua, las plantas que florecen producen pocas flores o flores atrofiadas. Aunque las flores llegaran a ser polinizadas, los frutos se caerían antes de madurar.

¿Por qué opción votarías?

¿Debería restringirse el crecimiento urbano?
¿Las áreas agrícolas deberían limitarse a las zonas con suficiente lluvia, capaces de mantener su producción? Ve más detalles en CengageNOW, y después vota en línea.



Resumen

Sección 28.1. Casi todas las plantas con flores tienen **brotes** aéreos, entre los cuales se incluyen los tallos, las hojas fotosintéticas y las flores. Prácticamente todas cuentan también con **raíces**. Los brotes y las raíces están constituidos por **sistemas de tejido basal, vascular y epidérmico**. Los tejidos basales almacenan materiales, contribuyen a la fotosíntesis, y dan soporte estructural a la planta. Los tubos que hay en los tejidos vasculares conducen sustancias hacia todas las células vivas. Los tejidos epidérmicos protegen las superficies de la planta.

Las **monocotiledóneas** y las **eudicotiledóneas** están compuestas de los mismos tejidos, pero con diferentes patrones de organización. Por ejemplo, las monocotiledóneas y las eudicotiledóneas difieren en la manera en que el xilema y el floema se distribuyen por todo el tejido basal, en el número de pétalos de las flores, y en la cantidad de **cotiledones**. Todos los tejidos de la planta se originan a partir de **meristemos**, zonas de células indiferenciadas que conservan su capacidad para dividirse. El **crecimiento primario** (o alargamiento) surge a partir de los **meristemos apicales**. El **crecimiento secundario** (engrosamiento) se presenta desde los **meristemos laterales**.

■ Usa la animación de CengageNOW para examinar el cuerpo de una planta y comparar los tejidos de las monocotiledóneas y las eudicotiledóneas.

Sección 28.2 Los tejidos vegetales simples son el **parénquima**, el **colénquima** y el **esclerenquima**. Las células vivas de pared delgada del parénquima tienen diversas funciones en el tejido basal. El parénquima fotosintético se denomina **mesófilo**. Las células vivas del colénquima tienen paredes robustas y flexibles que apoyan el rápido crecimiento de las partes vegetales. Las células del esclerenquima mueren al llegar a la madurez, pero sus paredes reforzadas con lignina permanecen y dan soporte a la planta.

Los tejidos vasculares (**xilema** y **floema**) y los tejidos de la dermis (epidermis y peridermo) son ejemplos de tejidos vegetales complejos. Los **miembros de los vasos** y las **traqueidas** del xilema mueren al alcanzar la madurez; sus paredes perforadas se interconectan para conducir agua y minerales disueltos. Los **miembros de los tubos cribosos** del floema permanecen vivos en la madurez. Estas células se interconectan para formar tubos que conducen azúcares. Las **células acompañantes** vierten azúcares dentro de los tubos cribosos. La **epidermis** recubre y protege las superficies externas de las diferentes partes de la planta. El **peridermo** sustituye a la epidermis en las plantas leñosas, las cuales tienen un extenso crecimiento secundario.

Sección 28.3 Los tallos de casi todas las especies soportan el crecimiento hacia arriba, lo cual favorece la captación de la luz del sol. Los **haces vasculares** del xilema y el floema se entrelazan a través de ellos. Los brotes nuevos se forman en las **yemas apicales** y las **yemas laterales** sobre los tallos.

En la mayoría de las herbáceas y en los tallos jóvenes de las eudicotiledóneas leñosas, un anillo de haces separa el tejido

basal en corteza y médula. En los tallos leñosos de las eudicotiledóneas el anillo llega a convertirse en bandas de diferentes tejidos. Los tallos de las monocotiledóneas suelen tener haces vasculares distribuidos por todo el tejido basal.

■ Usa la animación de CengageNOW para examinar el interior de los tallos.

Sección 28.4 Las hojas son fábricas fotosintéticas que contienen mesófilo y haces vasculares (**venas**) entre la epidermis superior y la epidermis inferior. Los espacios aéreos alrededor de las células del mesófilo permiten el intercambio de gases. El vapor de agua y los gases atraviesan la epidermis cubierta de cutícula por medio de los estomas.

■ Usa la animación de CengageNOW para examinar la estructura de una hoja.

Sección 28.5 Las raíces absorben el agua y los iones minerales que serán conducidos al resto de la planta. En su interior, las raíces están conformadas por un **cilindro vascular** con xilema y floema primarios. Los **pelos radiculares** aumentan el área superficial de las raíces. Casi todas las eudicotiledóneas cuentan con un **sistema de raíz primaria**; muchas monocotiledóneas tienen un **sistema de raíz fibroso**.

■ Usa la animación de CengageNOW para conocer la estructura y la función de las raíces.

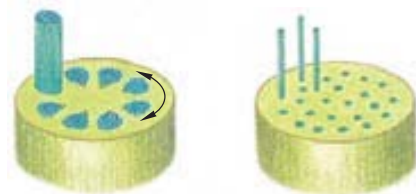
Secciones 28.6, 28.7 La actividad del **cambium vascular** y del **cambium suberígeno**, ambos meristemos laterales, consiste en engrosar los tallos y las raíces más viejos de muchas plantas. Por su localización y función, la madera se clasifica en **duramen** o **albura**. La **corteza** está constituida por floema secundario y peridermo. El **corcho** es peridermo que protege e impermeabiliza los tallos y raíces leñosos.

■ Usa la animación de CengageNOW para conocer la estructura de la madera.

Sección 28.8 Las modificaciones del tallo en diferentes tipos de plantas tienen propósitos de almacenamiento o de reproducción.

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

1. ¿Cuál de los siguientes patrones de distribución de los tejidos vasculares es común entre las eudicotiledóneas? ¿Cuál es propio de las monocotiledóneas?



Ejercicio de análisis de datos

Los abetos Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) tienen una vida excepcionalmente larga, pero son muy susceptibles a los niveles de lluvia. El investigador Henri Grissino-Mayer realizó estudios entre los abetos Douglas de El Malpais National Monument, una reserva ecológica ubicada en el occidente de Nuevo México, Estados Unidos. Algunas áreas de vegetación de esa región se han visto rodeadas por campos de lava desde hace aproximadamente 3,000 años, gracias a lo cual han escapado de los incendios naturales, de la depredación por animales de pastoreo, de la actividad agrícola y de la tala. Grissino-Mayer recopiló datos de los anillos tanto de árboles viejos pero vivos como de árboles muertos, y también de los troncos; a partir de la información logró generar un registro de precipitación anual de 2,129 años (figura 28.24).

1. La civilización maya comenzó a sufrir una pérdida masiva de población alrededor del año 770 d.C. ¿Los datos obtenidos a partir de los anillos de los árboles podrían reflejar una condición de sequía en aquella época? Y si fuera así, ¿habrá sido esa sequía más severa que la conocida como “tazón de polvo” (Dust Bowl)?
2. Una de las mayores catástrofes mundiales que se hayan registrado jamás ocurrió en Mesoamérica, entre 1519 y 1600 d.C., cuando murieron aproximadamente 22 millones de personas nativas de la región. De acuerdo con estos datos, ¿en qué periodo entre 137 a.C. y 1992 se presentó la sequía más severa? ¿Cuánto duró esa sequía en particular?

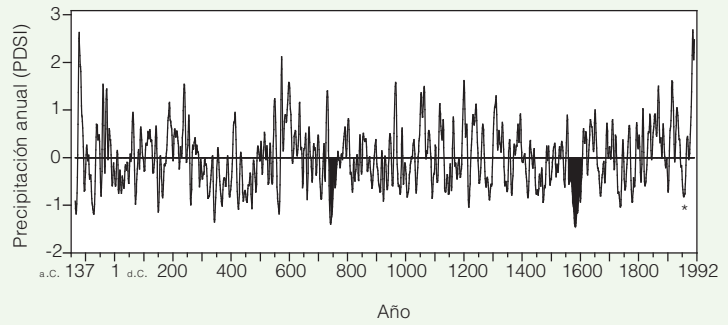


Figura 28.24 Registro de las precipitaciones pluviales anuales presentadas durante 2,129 años, recopilado a partir de los anillos de los árboles en El Malpais National Monument, Nuevo México. Los datos fueron promediados por intervalos de 10 años; la gráfica correlaciona con otros indicadores de la caída de lluvia, colectados en toda Norteamérica. Índice Palmer de Severidad de la Sequía (PSDI, por sus siglas en inglés): 0, lluvia normal; el incremento en los números significa un aumento en el exceso de precipitación pluvial; el decremento en los números significa aumento en la severidad de la sequía.

* Una sequía severa contribuyó a una serie de catastróficas tormentas de polvo que convirtieron el medio oeste de Estados Unidos en un “tazón del polvo”, entre 1933 y 1939.

2. Las raíces y los brotes se alargan a través de la actividad que tiene lugar en _____.
a. meristemos apicales c. cambium vascular
b. meristemos laterales d. cambium suberígeno
3. En muchas especies vegetales, las raíces y los tallos más viejos adquieren grosor por medio de la actividad de _____.
a. meristemos apicales c. cambium vascular
b. cambium suberígeno d. tanto b como c
4. La corteza está constituida principalmente por _____.
a. peridermo y corcho c. peridermo y floema
b. corcho y madera d. cambium suberígeno y floema
5. El _____ conduce agua y minerales hacia toda la planta, y el _____ conduce azúcares.
a. floema; xilema c. xilema; floema
b. cambium; floema d. xilema; cambium
6. El mesófilo consiste de _____.
a. ceras y cutina c. células fotosintéticas
b. paredes celulares lignificadas d. corcho, pero no corteza
7. En el floema los compuestos orgánicos fluyen a través de _____.
a. células de colénquima c. vasos
b. tubos cribosos d. traqueidas
8. El xilema y el floema son tejidos _____.
a. basales b. vasculares c. dérmicos d. tanto b como c
9. En la madera temprana las células tienen diámetros _____, y paredes _____.
a. pequeños; gruesas c. grandes; gruesas
b. pequeños; delgadas d. grandes; delgadas
10. Une cada parte de la planta con la descripción apropiada.
_____ meristemo apical a. crecimiento secundario masivo
_____ meristemo lateral b. fuente de crecimiento primario
_____ xilema c. distribución de azúcares
_____ floema d. fuente de crecimiento secundario
_____ cilindro vascular e. distribución de agua
_____ madera f. columna central de las raíces



Pensamiento crítico

1. ¿La planta con flor amarilla que se muestra *arriba* es una eudicotiledónea o una monocotiledónea? ¿De qué tipo es la planta que aparece a su lado, con flor púrpura?
2. Óscar y Lucinda se conocen en un bosque tropical lluvioso, y se enamoran. Él graba las iniciales de sus nombres en la corteza de un árbol muy pequeño. Sin embargo, la pareja nunca llega a unirse. Diez años más tarde, aún decepcionado, Óscar busca aquel árbol. Tomando en cuenta que tiene conocimientos acerca del floema primario y secundario, ¿encontrará Óscar las iniciales grabadas a mayor altura en relación con el nivel del suelo? Si de pronto perdiera el control y cortara el árbol en pedazos, ¿qué tipo de anillos de crecimiento observaría?
3. ¿Las estructuras que se muestran *abajo a la izquierda* son rizomas, estolones, bulbos, cormos o tubérculos? (Sugerencia: Observa de dónde emergen los brotes.) ¿Qué son las estructuras que están *abajo a la derecha*?



Nutrición y transporte en las plantas

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Equipos de limpieza a base de hojas

Desde la Primera Guerra Mundial hasta la década de 1970, el ejército de Estados Unidos usó como sitio de prueba y desecho de armas el Campo-J, el cual era un campo de prueba ubicado en Aberdeen, Maryland (figura 29.1a). Muchas armas químicas obsoletas y explosivos fueron quemados en agujeros abiertos, junto con plásticos, solventes y otros desechos. El suelo y el manto freático del campo quedaron altamente contaminados con metales como plomo, arsénico, mercurio y otros. De igual manera lo hicieron con compuestos orgánicos sumamente tóxicos como el tricloroetileno (TCE). El TCE daña el sistema nervioso, los pulmones y el hígado, y puede causar estado de coma y muerte. En la actualidad, el agua tóxica que se encuentra en el subsuelo está siendo filtrada hacia los pantanos cercanos y la bahía Chesapeake.

Era mucho el suelo contaminado en el Campo-J como para pensar en removerlo, de modo que el ejército y la Agencia de Protección Ambiental, vieron una alternativa en la fitorremediación, que no es más que el uso de plantas para absorber y concentrar o degradar los contaminantes ambientales. Decidieron plantar álamos híbridos (*Populus trichocarpa* × *deltoides*) que limpiarán el agua mediante la absorción del TCE y de los otros compuestos orgánicos que había en ella.

¿Cómo? Las raíces de los álamos híbridos absorben el agua del suelo. En el agua, a su vez, vienen nutrientes disueltos y contaminantes químicos, incluyendo el TCE. Los árboles degradan parte del TCE y liberan otra parte hacia la atmósfera. Las partículas de TCE que se encuentran en el aire representan el menor de dos males: el TCE permanece por largo tiempo en el agua del subsuelo, pero se degrada rápidamente en el aire que también está contaminado por otros químicos.

En otros tipos de fitorremediación, los contaminantes del agua del subsuelo se acumulan en los tejidos de las plantas, las cuales son cosechadas y desechadas de una manera más segura.

Las mejores plantas para fitorremediar absorben muchos contaminantes, crecen rápido y adquieren gran tamaño. No hay muchas especies que puedan tolerar sustancias tóxicas, pero algunas que han sido obtenidas por ingeniería genética podrían aumentar las opciones a elegir para este propósito. Por ejemplo, el carraspique alpino (*Thlaspi caerulescens*) absorbe zinc, cadmio y otros minerales potencialmente tóxicos disueltos en el agua del suelo. A diferencia de las células típicas, las células de las plantas del carraspique almacenan zinc y cadmio en el interior de la vacuola central. De tal forma que aislados, en el interior de esos organelos, estos elementos tóxicos se mantienen de forma segura lejos del resto de las actividades celulares. El carraspique es una planta rastrera pequeña, y por lo tanto, su utilidad para la fitorremediación es limitada. Los investigadores actualmente trabajan para transferir un gen que confiera la capacidad de almacenar tóxicos a plantas más grandes.

Muchas adaptaciones por las cuales estos limpiadores de tóxicos procesan las aguas contaminadas son las mismas que absorben y distribuyen el agua y los solutos a través del cuerpo de la planta. Cuando consideres estas adaptaciones, recuerda que muchos detalles de la fisiología vegetal son adaptaciones a recursos limitados del medio ambiente. En la naturaleza, las plantas rara vez tienen una provisión ilimitada de recursos que ellas necesitan para nutrirse, y en ningún caso, excepto en los jardines fertilizados de manera excesiva, el agua del suelo contendrá enormes cantidades de minerales disueltos.



¡Mira el video! **Figura 29.1** La fitorremediación en acción. **(a)** El Campo-J, una vez un campo de pruebas y de desecho. **(b)** En la actualidad, álamos híbridos están ayudando a eliminar sustancias que contaminan el suelo y el agua subterránea del campo.

Conceptos básicos



Nutrientes para las plantas y el suelo

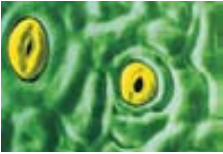
Muchas estructuras de las plantas son adaptaciones a cantidades limitadas de agua y nutrientes esenciales. La cantidad de agua y de nutrientes disponibles para ser absorbidos por las plantas depende de la composición del suelo. El suelo es vulnerable a la lixiviación y la erosión.

Sección 29.1



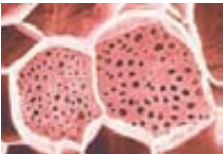
Captación y movimiento del agua a través de las plantas

Ciertas especializaciones ayudan a las raíces de las plantas vasculares a absorber agua y nutrientes. El xilema distribuye hacia las hojas el agua y los solutos absorbidos por las raíces. **Secciones 29.2, 29.3**



Pérdida de agua *versus* intercambio de gases

La cutícula y los estomas ayudan a las plantas a conservar el agua, que es un recurso limitado en la mayoría de los hábitats terrestres. Los estomas cerrados impiden la pérdida de agua pero también detienen el intercambio de gases. Algunas adaptaciones representan compromisos entre la conservación del agua y el intercambio de gases. **Sección 29.4**



Distribución de los azúcares por toda la planta

El floema distribuye la sacarosa y otros compuestos orgánicos de las células fotosintéticas de las hojas hacia las células vivas de toda la planta. Los compuestos orgánicos son cargados activamente dentro de las células conductoras, y luego descargados en los tejidos de crecimiento o de almacén. **Sección 29.5**

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo verás más detenidamente cómo los líquidos se mueven a través de las plantas. Este movimiento depende de los puentes de hidrógeno del agua (sección 2.4), de los transportadores presentes en la membrana (5.2-5.4) y de la ósmosis y la turgencia (5.6).
- Será de gran ayuda que repases lo que aprendiste acerca de los nutrientes (1.2), iones (2.3), agua (2.5), y carbohidratos (3.3), así como de la fotosíntesis (7.3, 7.6) y de la respiración aeróbica (8.4).
- Usarás tu conocimiento sobre los tejidos vasculares (28.2), las hojas (28.4) y las raíces (28.5). También verás mas ejemplos de plantas simbioses (24.6)
- Revisarás algunas adaptaciones de las plantas terrestres (23.2), incluyendo la cutícula (4.12) y algunos estomas (7.7). Verás un ejemplo de cómo la señalización celular (27.6) es parte de la homeostasis de las plantas.

¿Por qué opción votarías? Las plantas transgénicas podrían ser más eficientes para limpiar sitios contaminados que las plantas no modificadas. ¿Apoyarías el uso de la ingeniería genética de plantas para fitorremediación? Visita CengageNOW para ver los detalles y vota en línea. Sólo disponible en inglés.

29.1 Nutrientes de las plantas y su disponibilidad en el suelo

- Las plantas requieren nutrientes elementales que se encuentran en suelo, agua y aire.
- Distintos tipos de suelo afectan el crecimiento de las diferentes plantas.
- Conexiones a nutrientes 1.2, Iones 2.3

Los nutrientes requeridos

Un **nutriente** es un elemento o molécula con una función especial en el crecimiento y la supervivencia de un organismo. Las plantas requieren 16 nutrientes, todos los cuales son elementos que se encuentran disponibles en el agua y el aire, o existen como minerales que tienen que ser disueltos en agua en forma de iones. Ejemplos de estos incluyen el calcio y el potasio. Nueve de los elementos son macronutrientes, lo cual significa que son requeridos en cantidades mayores a 0.5% del peso seco de la planta (su peso después de que toda el agua ha sido eliminada). Otros siete elementos son micronutrientes, los que constituyen trazas (por lo general, algunas partes por millón) respecto al peso seco de la planta. La deficiencia en cualquiera de estos nutrientes podría afectar el crecimiento de la planta (tabla 29.1).



Tabla 29.1 Nutrientes vegetales y síntomas de deficiencia

Tipo de nutriente	Síntomas de deficiencia
MACRONUTRIENTE	
Carbono, oxígeno hidrógeno	Ninguno; todos están disponibles en abundancia a partir del agua y del dióxido de carbono
Nitrógeno	Atrofia en el crecimiento, clorosis (hojas amarillentas que mueren por la insuficiencia de clorofila)
Potasio	Crecimiento reducido, las hojas más viejas de la planta en forma de tirabuzón, moteadas o manchadas, márgenes de la hoja de color café, debilidad de la planta
Calcio	Yemas terminales marchitas; hojas deformadas, raíces atrofiadas
Magnesio	Clorosis, hojas caídas
Fósforo	Venas púrpura, crecimiento atrofiado; pocas semillas y frutos
Azufre	Hojas verde pálido o amarillentas, crecimiento reducido
MICRONUTRIENTE	
Cloro	Marchitamiento; clorosis; algunas hojas mueren
Fierro	Clorosis; bandeo amarillo verdoso en hojas de pastos
Boro	Las yemas se mueren; las hojas se engrosan, se enrollan o se vuelven quebradizas
Manganeso	Venas oscuras, pero hojas pálidas que caen fácilmente
Zinc	Clorosis, hojas moteadas o bronceadas, raíces anormales
Cobre	Clorosis, manchas necróticas en las hojas; crecimiento atrofiado
Molibdeno	Hojas verde pálido, enrolladas o en forma de taza.

Propiedades del suelo

El **suelo** está formado por partículas minerales mezcladas con cantidades variables de materia orgánica en descomposición o **humus**. Las partículas se forman por el intemperismo de las rocas duras. El humus se forma a partir de organismos muertos y desechos orgánicos: hojas caídas, heces, etc. El agua y el aire ocupan los espacios que hay entre las partículas de los minerales y las partículas orgánicas.

Los suelos difieren en su proporción de partículas minerales y en su grado de compactación. Las partículas, las cuales difieren en tamaño, son principalmente de arena, limo y arcilla. Los granos de arena más grandes miden de 0.05 a 2 milímetros de diámetro. Puedes apreciar los granos individuales cuando tomas la arena de la playa entre tus dedos. Las partículas individuales del limo son demasiado pequeñas para que las puedas ver ya que sólo miden de 0.002 a 0.5 milímetros de diámetro. Las partículas de arcilla son aun más pequeñas.

Cada partícula de arcilla está formada por capas muy delgadas de cristales con carga negativa. Películas de moléculas de agua se alternan entre las capas. Debido a su carga negativa, en la arcilla se pueden unir de forma temporal iones minerales cargados con carga positiva que se encuentran disueltos en el agua del suelo. La arcilla se intercala entre los nutrientes minerales disueltos que de otra manera pasarían demasiado rápido para que las raíces pudieran absorberlos.

Incluso aunque no sirvan de unión para los iones minerales como la arcilla, la arena y el limo son necesarios para el crecimiento de las plantas. Si no hubiera suficiente arena y limo entre las finísimas partículas de la arcilla, el suelo se compactaría tan fuertemente que el aire sería excluido. Sin espacios aéreos en el suelo, las células de las raíces no pueden asegurar el oxígeno suficiente para que se realice la respiración aeróbica.

Suelos y crecimiento vegetal Los suelos con la mejor penetración de oxígeno y agua se llaman **suelos francos** (o loams), los cuales tienen casi la misma proporción de arena, limo y arcilla. La mayoría de las plantas crece mejor en suelos francos.

El humus también afecta el crecimiento de las plantas debido a que libera nutrientes; y además sus ácidos orgánicos cargados negativamente pueden atrapar iones minerales cargados (positivamente) en el agua del suelo. El humus se hincha o se contrae a medida que absorbe o libera agua, y estos cambios en tamaño oxigenan el suelo ya que abren espacios para la penetración del aire.

La mayoría de las plantas crece bien en los suelos que contienen entre 10 y 20% de humus. El suelo con menos de 10% en humus se llega a saturar de agua de manera que el aire (y el oxígeno del aire) queda excluido. El suelo de las ciénegas y los pantanos contiene tanta materia orgánica que muy pocas variedades de plantas pueden vivir en él.

Cómo se desarrollan los suelos Los suelos se desarrollan a lo largo de miles de años. Se encuentran en diferentes etapas de desarrollo en distintas regiones. La mayoría se forma en capas o en horizontes, que son de distinto color y tienen propiedades diferentes (figura 29.2).



Figura 29.2 De un hábitat de África, un ejemplo de los horizontes del suelo.

Figura 29.3 A la derecha: La erosión en el Cañón Providencia, Georgia, es el resultado de malas prácticas agrícolas combinadas con la suavidad del suelo. Los pioneros que arribaron a esta área alrededor de 1800, araron todo el suelo colinas arriba y abajo. Los surcos resultaron conductos excelentes para el agua de lluvia, la cual formaba grietas profundas que se hicieron mejores conductos para el agua. El área llegó a quedar inservible para la agricultura por el año de 1850. Ahora consiste en unas 445 hectáreas (1,100 acres) de cañones profundos que continúan expandiéndose a una velocidad de 2 metros (6 pies) por año.



Los horizontes nos ayudan a caracterizar el suelo de cierto lugar y compararlo con los suelos de otros lugares. Por ejemplo, el horizonte A es la **capa superior del suelo**. Por lo general, esta capa contiene la mayor cantidad de materia orgánica, de modo que las raíces de la mayoría de las plantas crece con mayor densidad en ella. La capa superior del suelo es más profunda en algunos lugares. La sección 48.5 muestra los perfiles del suelo para los principales tipos de ecosistemas terrestres.

Lixiviación y erosión

Los minerales, las sales y otras moléculas se disuelven en el agua a medida que se filtran por el suelo. La **lixiviación** o escurrimiento es el proceso por el cual el agua remueve nutrientes del suelo y los transporta a otros lugares lejanos. La lixiviación ocurre con mayor rapidez en los suelos arenosos, los cuales no ligan tantos nutrientes como los suelos arcillosos. Durante las lluvias pesadas, hay más escurrimiento en los bosques que en los pastizales. ¿Por qué? Los pastos absorben el agua más rápidamente que los árboles.

La **erosión del suelo** es una pérdida de suelo que sucede por la fuerza del viento o del agua. Los vientos fuertes, el agua que fluye rápidamente, la escasa vegetación y las malas prácticas agrícolas causan las mayores pérdidas

(figura 29.3). Por ejemplo, anualmente, unas 25 mil millones de toneladas métricas de la capa superior del suelo son erosionadas de las tierras de cultivo en el Medio Oeste de Estados Unidos. La capa superior del suelo entra al río Mississippi, el cual desemboca en el Golfo de México. La pérdida de los nutrientes debido a la erosión afecta no sólo a las plantas que crecen en la región, sino también a los otros organismos que depende de ellas para su supervivencia.

Para repasar en casa

¿De dónde obtienen las plantas los nutrientes que requieren?

- Las plantas requieren nueve macronutrientes y siete micronutrientes, todos ellos son elementos. Todos se encuentran disponibles en el agua, el aire y el suelo.
- El suelo está formado principalmente por partículas minerales: arena, limo y arcilla. La arcilla atrae y liga de manera reversible iones minerales disueltos.
- El suelo contiene humus, una reserva de material orgánico rico en ácidos orgánicos.
- La mayoría de las plantas crece mejor en los suelos francos o loams (suelos con igual proporción de arena, limo y arcilla) y entre 10 y 20 por ciento de humus.
- La lixiviación y la erosión remueven los nutrientes del suelo.

- Las especializaciones de las raíces tales como los pelos radiculares, las micorrizas y los nódulos ayudan a la planta a absorber agua y nutrientes.
- Conexiones a Plasmodesmos 4.12, Aquaporinas 5.2, Proteínas transportadoras 5.3, Ósmosis 5.6, Fijación de nitrógeno 21.6, Simbiontes fúngicos 24.6, Estructura de la raíz 28.5.

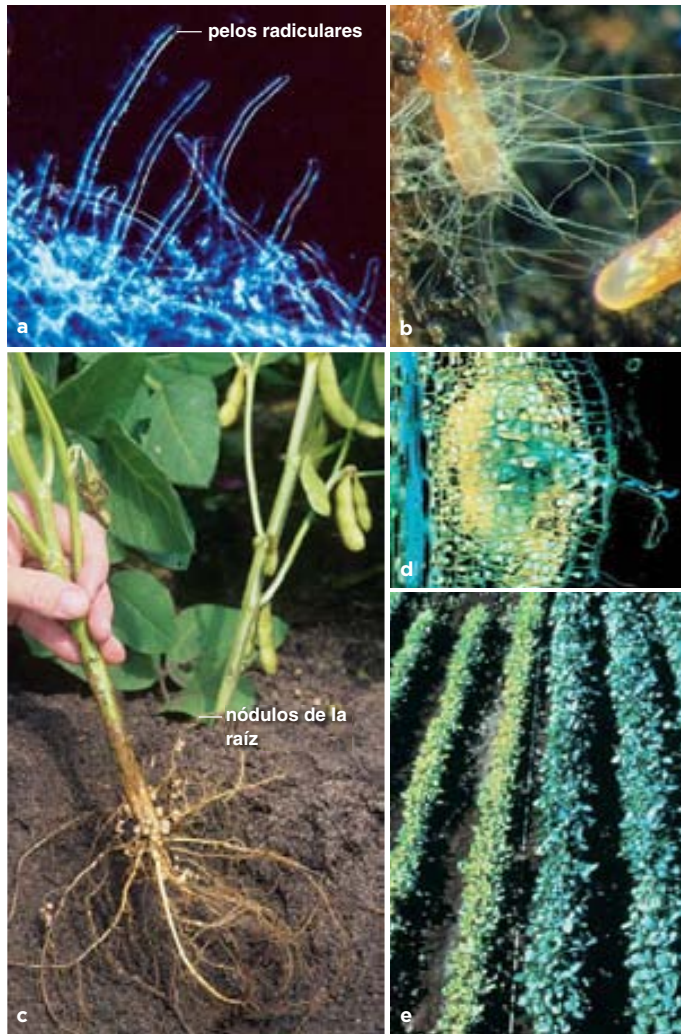


Figura 29.4 Ejemplos de especializaciones de la raíz.

(a) Los pelos radiculares de trébol blanco (*Trifolium repens*) tienen cerca de 0.2 mm largo. (b) Las micorrizas (pelos blancos) que se extienden desde la punta de estas raíces (bronceado), aumentan de manera enorme la superficie de absorción de los escasos minerales del suelo.

(c) Los nódulos de la raíz de esta planta de soja fijan nitrógeno del aire, y lo comparten con la planta. (d) Un nódulo se forma en el sitio donde la bacteria infecta la raíz. (e) Plantas de soja que crecen en suelos pobres en nitrógeno muestran el efecto de los nódulos de la raíz en crecimiento. Únicamente las plantas en los surcos de la derecha fueron inoculadas con la bacteria *Rhizobium* y formaron nódulos. **Investiga:** ¿Las bacterias del género *Rhizobium* son parásitas o mutualistas?

Respuesta: Mutualistas

En las plantas con crecimiento activo, las nuevas raíces se infiltran en el suelo a medida que sustituyen a las raíces viejas. Las nuevas raíces no están “explorando” el suelo. Más que ello, su crecimiento es simplemente más grande en áreas donde el agua y la concentración de los nutrientes se ajustan mejor a los requerimientos de la planta.

Ciertas especializaciones ayudan a las plantas a captar el agua y los nutrientes tanto del suelo como del aire. En las raíces, las micorrizas y los pelos radiculares ayudan a las plantas a absorber el agua y los iones del suelo, y los nódulos de las raíces ayudan a algunas plantas a absorber nitrógeno adicional del aire.

Pelos radiculares A medida que la mayoría de las plantas pasa por el crecimiento primario, muchos **pelos radiculares** emergen de las puntas de sus raíces (figura 29.4a). De forma colectiva, estas delgadas extensiones de las células epidérmicas aumentan enormemente la superficie disponible para absorber el agua y los iones minerales disueltos. Los pelos de la raíz son estructuras frágiles de unos cuantos milímetros de largo. Ellos no llegan a convertirse en raíces nuevas y viven sólo algunos días. Constantemente se forman nuevos pelos justo por detrás de la punta de la raíz (sección 28.5).

Micorrizas Como explicamos en la sección 24.6, una **micorriza** es una forma de mutualismo entre una raíz joven y un hongo. Ambas especies se benefician de la asociación. Las hifas del hongo crecen como una cubierta de terciopelo que rodea a la raíz o penetra sus células (figura 29.4b). Colectivamente, las hifas tienen una mayor superficie que la raíz por sí misma, de modo que pueden absorber minerales escasos de un mayor volumen de suelo. Las células de la raíz proporcionan al hongo con algunos azúcares y compuestos ricos en nitrógeno, mientras que el hongo le da a la planta algunos de los minerales que él recoge.

Nódulos de la raíz Ciertas especies de bacterias del suelo son mutualistas con el trébol, los chícharos y otras leguminosas. Al igual que las demás plantas, las leguminosas requieren de nitrógeno para su crecimiento. El gas nitrógeno ($N \equiv N$ o N_2) es abundante en el aire, pero las plantas no poseen enzimas que puedan romper esta molécula. Las bacterias lo pueden hacer. Sus enzimas convierten el gas nitrógeno en amonio (NH_3). La conversión del gas nitrógeno en amonio es un proceso intensivo de energía llamado **fijación del nitrógeno** (sección 21.6). Otras especies de bacterias del suelo convierten el amonio en nitrato (NO_3^-), la forma de nitrógeno que las plantas pueden usar más fácilmente. Leerás más acerca de la fijación del nitrógeno en la sección 47.9.

Los nódulos radiculares son masas celulares de la raíz infectadas con bacterias (figura 29.4c). Las bacterias (*Rhizobium* y *Bradyrhizobium*, ambas anaeróbicas) fijan nitrógeno y lo comparten con la planta. A su vez, la planta proporciona un ambiente libre de oxígeno a la bacteria, y comparte con ellas los azúcares producidos por medio de la fotosíntesis.

Figura 29.5 Animada En la mayoría de las plantas fanerógamas las proteínas transportadoras de la membrana plasmática de las células de la raíz controlan la absorción del agua y de los minerales disueltos del suelo hacia la planta.

Cómo controlan las raíces la captación de agua

La ósmosis dirige el movimiento del agua del suelo hacia el interior de la raíz, posteriormente dentro de las paredes de las células del parénquima que forman el cortex de la raíz. Parte del agua cargada con nutrientes permanece en las paredes celulares; el agua atraviesa el cortex por difusión alrededor de las membranas plasmáticas de las células. Las moléculas de agua entran al citoplasma celular por difusión de forma directa a través de la membrana o a través de aquaporinas (sección 5.2). Transportadores activos presentes en las membranas bombean los iones minerales disueltos al interior de las células. Después de pasar al citoplasma, el agua y los iones se difunden de célula a célula a través de plasmodesmos (sección 4.12).

Un haz vascular es separado del cortex de la raíz por la endodermis, un tejido compuesto de una sola capa de células del parénquima (figura 29.5a). Estas células secretan una sustancia cerosa hacia las paredes celulares vecinas. La sustancia forma una banda impermeable entre las membranas celulares de las células endodérmicas, conocida como **banda de Caspari**, (figura 29.5b). La banda de Caspari, impide que el agua que pasa alrededor de las células del cortex de la raíz atraviese las paredes celulares endodérmicas hacia el haz vascular.

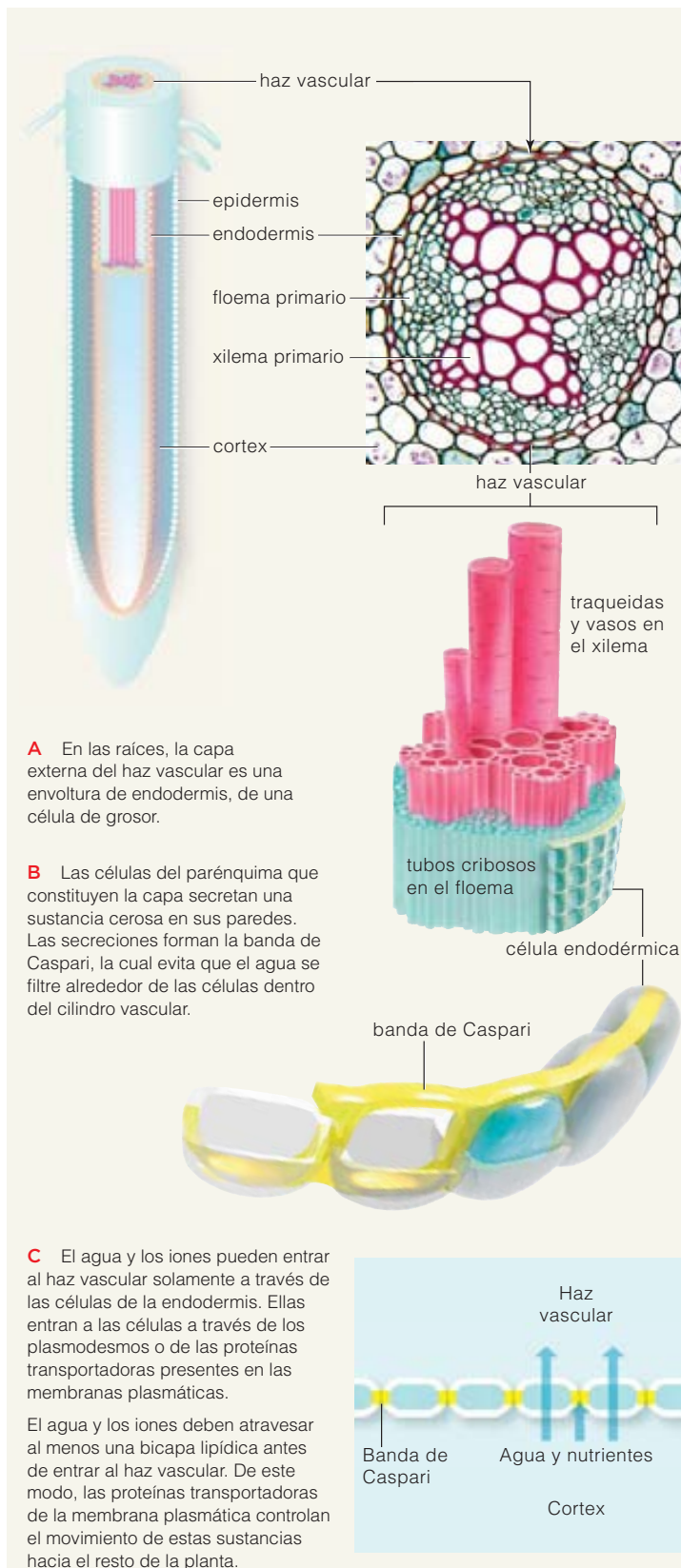
El agua y los iones entran al cilindro vascular de la raíz moviéndose por los plasmodesmos, o cruzando las membranas plasmáticas de las células endodérmicas. De cualquier manera, tienen que cruzar por lo menos una membrana plasmática. De este modo proteínas transportadoras que se encuentran en la membrana plasmática pueden controlar la cantidad de agua y la cantidad y tipo de iones que se mueven del cortex de la raíz hacia el haz vascular (figura 29.5c). La selectividad de estas proteínas también ofrece protección contra toxinas que podrían estar en el agua del suelo.

Las raíces de muchas plantas también tienen una exodermis, que es una capa de células localizada justo por debajo de su superficie. Las células del exodermo a menudo depositan su propia banda de Caspari que funciona igual que la que está próxima al haz vascular.

Para repasar en casa

¿Cómo absorben el agua y los nutrientes las raíces?

- Los pelos radicales, las micorrizas y los nódulos de la raíz aumentan considerablemente la capacidad de la raíz para captar agua y nutrientes.
- Las proteínas transportadoras de la membrana plasmática de las células de la raíz controlan la captación de agua y iones hacia el interior del haz vascular.



- La evaporación desde las hojas y los tallos dirige el movimiento del agua hacia arriba a través de tubos de xilema en el interior de una planta.
- La cohesión del agua le permite ser transportada desde las raíces hacia las otras partes de la planta.
- Conexiones a Puentes de Hidrógeno 2.4, Propiedades del agua 2.5, Xilema 28.2, Estructura de la raíz 28.5.

El agua del suelo se mueve dentro de las raíces y luego hacia la parte aérea de la planta. Como el agua se mueve desde las raíces hasta las hojas, una distancia que podría ser de hasta 100 metros (330 pies) a partir del nivel del suelo. El movimiento no ocurre por transporte activo, sino más bien es dirigido por dos propiedades del agua que aprendiste en la sección 2.5: la evaporación y la cohesión.

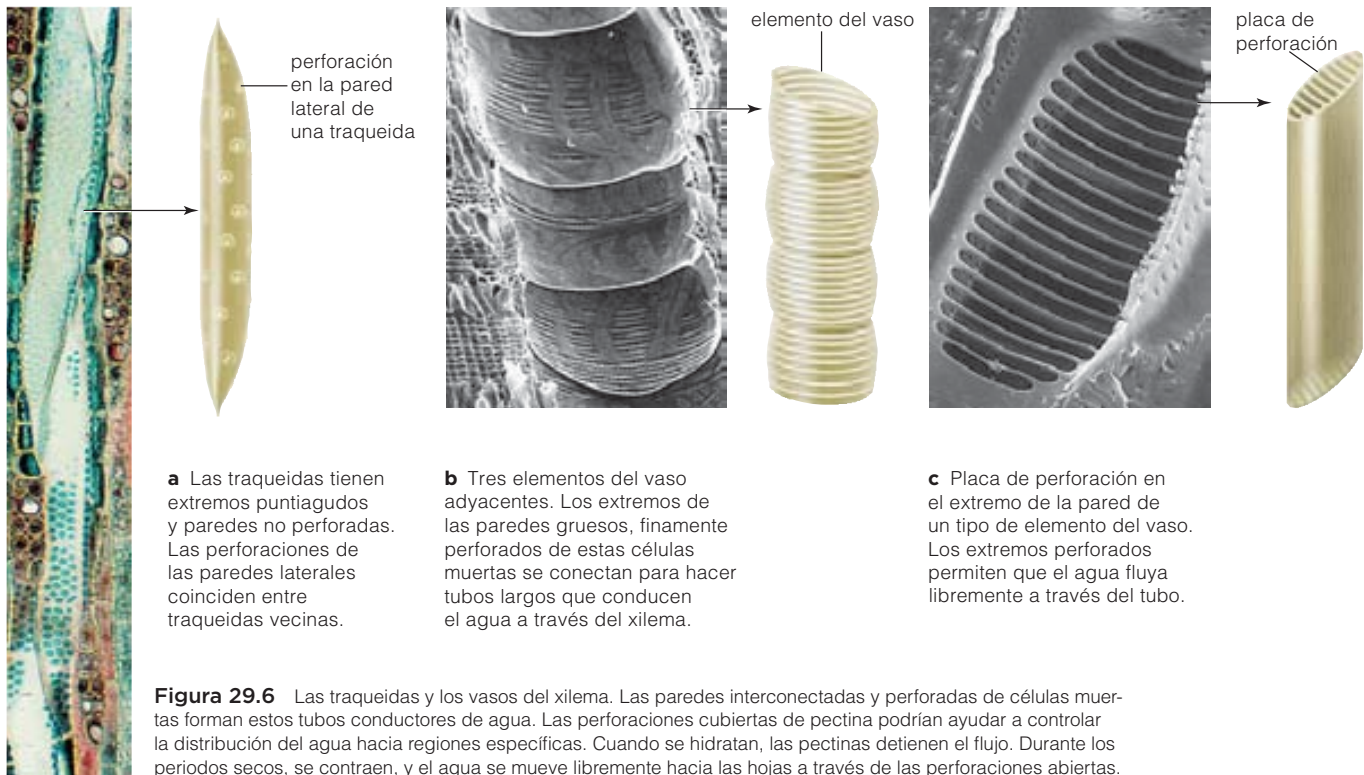
Teoría de cohesión-tensión

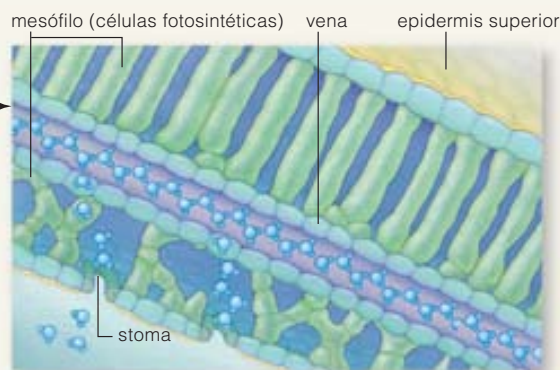
En las plantas vasculares, el agua se mueve en el interior del xilema. La sección 28.2 introdujo a las **traqueidas** y los **elementos del vaso** que constituyen sus tubos conductores de agua. Estas células están muertas para la madurez; sólo quedan sus paredes impregnadas de lignina (figura 29.6). Obviamente, al estar muertas, las células no gastan energía para bombear el agua en contra de la gravedad.

El botánico Henry Dixon explicó cómo el agua es transportada en las plantas. De acuerdo con su teoría de cohesión-tensión, el agua que se encuentra dentro del xilema es transportada hacia arriba por la fuerza secadora del viento, la cual crea una presión negativa continua llamada tensión. La tensión se extiende continuamente desde las hojas hasta las raíces. La figura 29.7 ilustra esta teoría.

En primer lugar, la fuerza secadora del aire causa **transpiración**: la evaporación del agua en las partes aéreas de la planta. La mayor parte del agua que una planta capta se pierde por evaporación, por lo general a través de los estomas de las hojas y los tallos de la planta. La transpiración crea una presión negativa en el interior de los tubos conductores del xilema. En otras palabras, la evaporación del agua a través de hojas y tallos transporta el agua que permanece en el xilema.

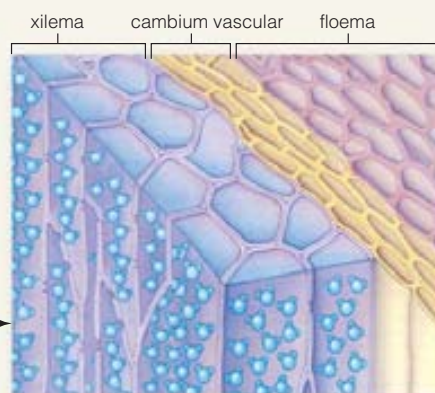
En segundo lugar, las columnas continuas de líquido que se encuentran en el interior de los estrechos tubos conductores del xilema resisten el rompimiento en gotas. Recuerda de la sección 2.5 que la fuerza colectiva de los muchos puentes de hidrógeno que existen entre las moléculas de agua brinda cohesión al agua líquida. Debido a que todas las moléculas del agua están conectadas entre sí por puentes de hidrógeno, cuando se jala una, también se jalan las otras. De esta manera, la presión negativa creada por la transpiración ejerce una tensión sobre toda la columna de





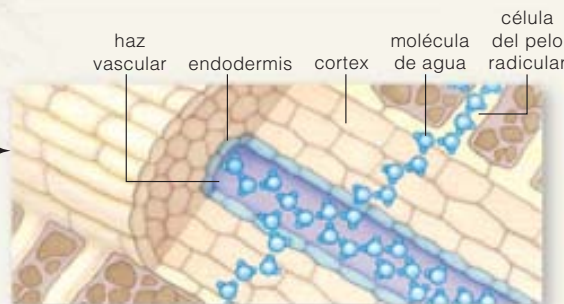
A La fuerza directriz de la transpiración

La evaporación de las moléculas de agua de las partes aéreas de la planta coloca al agua del xilema en un estado de tensión que se extiende desde las raíces hasta las hojas. Por claridad, no son mostrados los tejidos en el interior de la vena.



B La cohesión del agua en el interior de los tubos del xilema

Aunque las largas columnas de agua que llenan los tubos delgados del xilema estén bajo tensión continua, resisten el rompimiento. La fuerza colectiva de muchos puentes de hidrógeno mantienen juntas a las moléculas de agua individuales.



C Absorción del agua en curso por las raíces

Las moléculas de agua que se pierden de la planta son continuamente sustituidas por las moléculas de agua absorbidas del suelo. No se muestran los tejidos de la vena.

Figura 29.7 Animada Los puntos básicos de la teoría de la cohesión-tensión acerca del transporte del agua en las plantas vasculares.

agua que llena el tubo de xilema. Esa tensión se extiende desde las hojas, que pueden estar a cientos de pies (varios metros) en el aire, hacia abajo por todo el tallo, hasta las raíces jóvenes (en donde el agua está siendo absorbida del suelo).

El movimiento del agua a través de las plantas ocurre principalmente debido a la transpiración. Sin embargo, la evaporación es sólo uno de muchos otros procesos que se dan en las plantas en la que está involucrada la pérdida de agua. Tales procesos contribuyen a la presión negativa que da como resultado el movimiento del agua. La fotosíntesis es un ejemplo.

Para repasar en casa

¿Qué hace que el agua se mueva dentro de las plantas?

- La transpiración es la evaporación de agua a través de hojas, tallos y otras partes de la planta.
- Según la teoría de la cohesión-tensión, la transpiración mantiene al agua del xilema en un estado continuo de tensión desde las hojas hasta las raíces.
- La tensión transporta las columnas de agua en el xilema hacia arriba por toda la planta. La fuerza colectiva de muchos puentes de hidrógeno (cohesión) hace que el agua no se separe en gotas a medida que sube.

■ El agua es un recurso esencial para todas las plantas terrestres. Por tanto, las estructuras que conservan y procesan el agua son básicas para la supervivencia de estas plantas.

■ Conexiones a Cutícula vegetal 4.12, Ósmosis 5.6, Gases en la fotosíntesis 7.3, Estomas 7.7, Gases en la respiración aeróbica 8.4, Adaptaciones de las plantas terrestres 23.2, Señalización celular 27.6, Estructura de la hoja 28.4.

estoma



A cutícula (oro) y estoma de una hoja. Cada estoma está formado por dos células guardianes, las cuales son células epidérmicas especializadas.



B Este estoma está abierto. Cuando las células guardianes se hinchan con el agua, se doblan de modo que dejan un espacio entre ellas.

Este espacio permite a la planta intercambiar gases con el aire. El intercambio es necesario para mantener activas las reacciones metabólicas.



C Este estoma está cerrado. Las células guardianes, que no están infladas por el agua, están colapsadas una contra la otra de modo que no hay espacio entre ellas.

Un estoma cerrado limita la pérdida de agua, pero también limita el intercambio de gases, de tal forma que disminuyen las reacciones de fotosíntesis y respiración.

solutos agua



D ¿Cómo se abre y se cierra el estoma? Cuando un estoma está abierto, las células guardianes mantienen una concentración relativamente alta de solutos en su interior que bombea solutos hacia su citoplasma. El agua se difunde hacia el citoplasma hipertónico para mantener las células hinchadas.

señal de ABA solutos agua



E Cuando el agua es escasa, una hormona (ABA) activa una ruta que disminuye las concentraciones de solutos en el citoplasma de las células guardianes. El agua sigue su gradiente y difunde hacia fuera de las células y el estoma se cierra.

En las plantas terrestres, al menos 90% del agua que es transportada de las raíces a la hoja se evapora. Sólo cerca de 2% es usada en el metabolismo, pero esa cantidad debe mantenerse estable o se detienen algunos procesos celulares como la fotosíntesis, el crecimiento, las funciones de membranas y otros.

Si una planta está funcionando con un bajo contenido de agua, no puede moverse para buscar más, como lo hace la mayoría de los animales. La cutícula y los estomas (secciones 4.12 y 23.2) ayudan a la planta a conservar el agua que ya se encuentra almacenada en sus tejidos. Estas dos estructuras restringen la cantidad de vapor de agua que se difunde hacia el exterior de las superficies de la planta.

Sin embargo, la cutícula y los estomas también restringen el intercambio de gases entre la planta y el aire. ¿Por qué es esto importante? Las concentraciones de los gases dióxido de carbono y oxígeno en los espacios aéreos que se encuentran dentro de la planta afectan la velocidad de vías metabólicas críticas (como la fotosíntesis y la respiración aeróbica) en las células de la planta. Si una planta fuera totalmente impermeable al vapor de agua y a los gases, no podría tomar suficiente dióxido de carbono para realizar la fotosíntesis. Ni podría sostener la respiración aeróbica por mucho tiempo, ya que demasiado oxígeno podría acumularse en los tejidos. De este modo, las estructuras que conservan el agua deben mantener un equilibrio entre las necesidades de agua de la planta y sus necesidades de intercambio de gases.

La cutícula conservadora de agua

Aun las plantas medianamente estresadas por la falta de agua, podrían marchitarse y morir sin la presencia de una cutícula. Esta capa impermeable al agua recubre las paredes de todas las células de la planta expuestas al aire (figura 29.8a). Está formada por secreciones de las células epidérmicas: una mezcla de ceras, pectina y fibras de celulosa embebidas en cutina, que es un polímero lipídico insoluble. La cutícula es translúcida y por lo mismo no impide que la luz del sol llegue a los tejidos fotosintéticos.

Los estomas controlan la pérdida de agua

Un par de células epidérmicas define cada estoma. Cuando estas dos **células guardianes** se hinchan con el agua, se

Figura 29.8 Estructuras que ayudan a conservar el agua en las plantas.

(a) Cutícula y estoma en una sección transversal de la hoja del tilo (*Tilia*) americano.

(b-e) Estomas en acción. Si un estoma está abierto o cerrado depende de cuánta agua contengan las células guardianes. La cantidad de agua en el citoplasma de las células guardianes es regulada por señales hormonales.

Las estructuras redondas que se encuentran en el interior de estas células son cloroplastos. Las células guardianes son las únicas células de la epidermis que contienen este tipo de organelos.

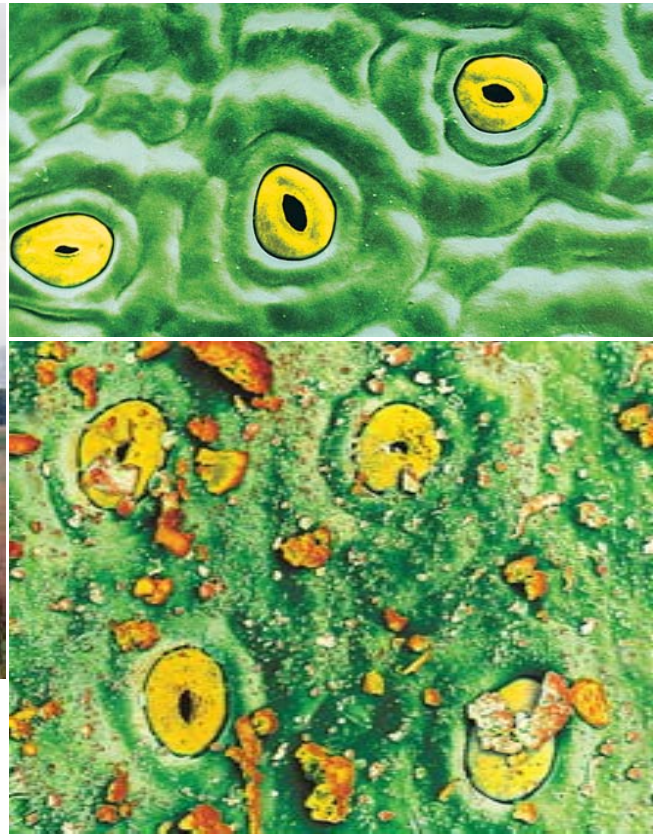


Figura 29.9 Estomas que se encuentran en la superficie de la hoja de una planta sagrada que crece en una zona con esmog en una región industrializada. Los contaminantes del aire no sólo bloquean la luz del sol para las células fotosintéticas, también obstaculizan los estomas, y pueden dañarlos al grado de que se cierran de manera permanente.

doblan ligeramente para formar un espacio entre ellas. Este espacio se denomina estoma. Cuando las células pierden el agua, se colapsan quedando juntas otra vez de modo que el espacio se cierra (figura 29.8*b,c*).

Las condiciones ambientales como la disponibilidad de agua, el nivel de dióxido de carbono en el interior de la hoja y la intensidad de la luz, determinan si el estoma se abre o se cierra. Estas condiciones inducen cambios en la presión osmótica del citoplasma de las células guardianes. Por ejemplo, cuando el sol sale, la luz hace que las células guardianes comiencen a bombear solutos (en este caso, iones de potasio) a su citoplasma. El aumento de la concentración de iones de potasio hace que el agua entre a las células por ósmosis. Las células guardianes se inflan de tal manera que el espacio entre ellas se abre. El dióxido de carbono del aire se difunde hacia el interior de los tejidos de la planta y da comienzo la fotosíntesis.

Como otro ejemplo, las células de la raíz liberan la hormona ácido abscísico (ABA) cuando el agua del suelo se vuelve escasa. El ABA viaja por el sistema vascular de la planta hasta alcanzar las hojas y los tallos, en donde se une a receptores de las células guardianes. Esta unión hace que los solutos salgan de estas células. El agua los sigue por ósmosis, las células guardianes se desinflan y se colapsan una contra la otra, y los estomas se cierran (figura 29.8*e*).

La mayor parte de los estomas se cierra de noche en la mayoría de las plantas. Durante este lapso el agua se conserva y el dióxido de carbono se acumula en las hojas mientras las células fabrican ATP mediante el proceso de respiración anaeróbica. En cambio, los estomas de las plantas CAM, que incluye a los cactus, se abren en la noche, cuando las plantas captan y fijan el carbono del dióxido de carbono. Durante el día se cierran y la planta usa el carbono que fue fijado durante la noche para llevar a cabo la fotosíntesis (sección 7.7).

Los estomas también se cierran en respuesta a algunos químicos presentes en el aire contaminado. El cierre protege a la planta del daño químico, pero también bloquea la captación de dióxido de carbono para la fotosíntesis, e inhibe su crecimiento. Piensa sobre ello en un día con mucho esmog (figura 29.9).

Para repasar en casa

¿Cómo conservan el agua las plantas terrestres?

- Una cutícula cerosa recubre todas las superficies de la epidermis de una planta que está expuesta al aire. Ésta restringe la pérdida de agua a través las superficies vegetales.
- Las plantas conservan el agua cerrando muchos de sus estomas. Los estomas cerrados también impiden el intercambio de gases necesario para la fotosíntesis y la respiración aeróbica.
- Un estoma permanece abierto cuando las células guardianes que lo delimitan están infladas con agua. Se cierra cuando las células pierden el agua y se colapsan una contra la otra.

- El xilema distribuye el agua y los minerales por toda la planta y el floema distribuye los productos orgánicos de la fotosíntesis.
- Conexiones a Carbohidratos 3.3, Transporte activo 5.4, Ósmosis y turgencia 5.6, Productos fotosintéticos 7.6, Tejidos vasculares de la planta 28.2

El floema es un tejido vascular organizado en tubos conductores, fibras y cadenas de células de parénquima. A diferencia de los tubos conductores del xilema, los tubos cribosos en el floema están constituidos por células vivas. Las células de los tubos cribosos se colocan lado con lado y extremo contra extremo; y las paredes del extremo (placas cribosas) son porosas. Los compuestos orgánicos disueltos fluyen a través de los tubos (figura 29.10a,b).

Las células acompañantes que están presionadas contra los tubos cribosos transportan activamente los productos orgánicos de la fotosíntesis hacia estos tubos. Algunas de las moléculas son usadas en las células que las sintetizan, pero el resto viaja a través de los tubos cribosos hacia las otras partes de la planta: raíces, tallos, yemas, flores y frutos.

Por lo general, las plantas almacenan sus carbohidratos como almidón, pero las moléculas de almidón son demasiado grandes e insolubles para ser transportadas a través de la membrana. Las células lo degradan a sacarosa y otras moléculas pequeñas que son transportadas con facilidad a través de la planta.

Algunos experimentos con insectos que succionan plantas demostraron que la sacarosa es el principal carbohidrato transportado en el floema. Los áfidos que succionan los jugos de los tubos conductores del floema fueron anestesiados con altos niveles de dióxido de carbono (figura 29.11). Después, sus cuerpos fueron separados del aparato bucal, que permaneció adherido a la planta. Los investigadores colectaron y analizaron el líquido exudado del aparato bucal del áfido. En la mayoría de las plantas estudiadas, la sacarosa fue el carbohidrato más abundante en el fluido.

Teoría de flujo por presión

La **translocación** es el nombre formal para el proceso que mueve la sacarosa y otros compuestos orgánicos a través del floema de las plantas vasculares. El floema transloca los productos de la fotosíntesis a lo largo de gradientes de descenso de presión y concentración de solutos. La **fuerza** del flujo puede ser cualquier región de la planta en donde los compuestos orgánicos están siendo cargados a los tubos cribosos. Una fuente común es el mesófilo fotosintético en las hojas. El flujo finaliza en un **depósito**, el cual puede ser cualquier región de la planta donde los productos son usados o almacenados. Las flores y los frutos son dos ejemplos de depósitos, mientras ellos crecen en la planta.

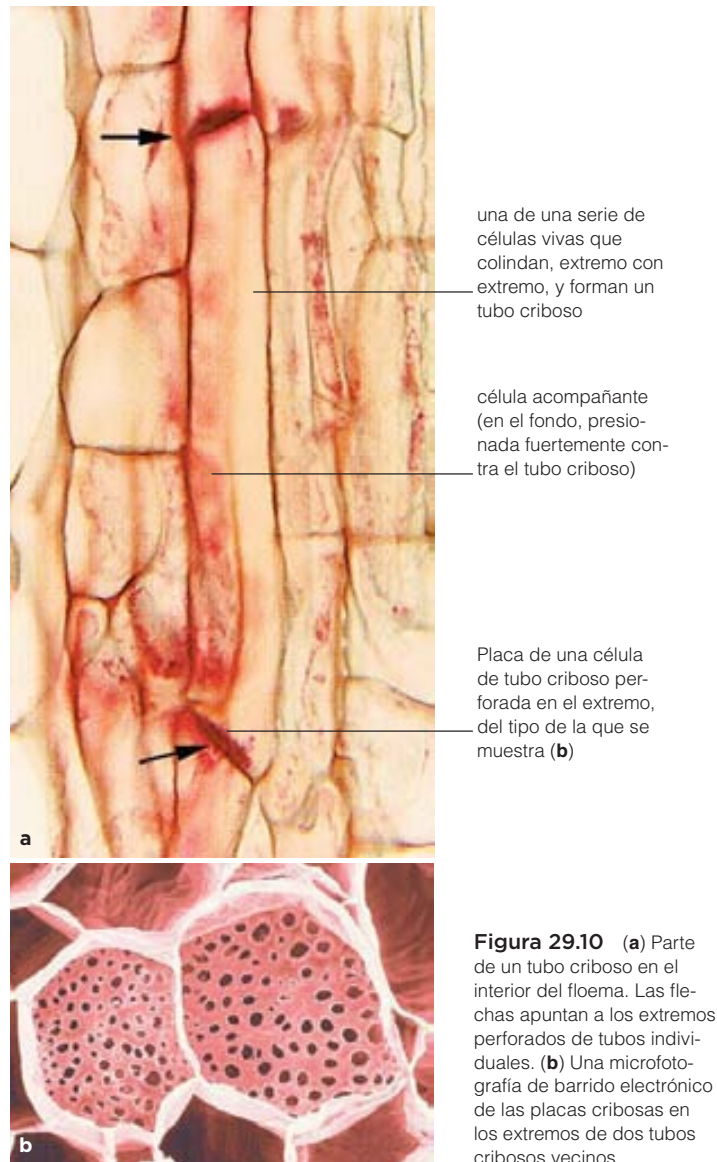
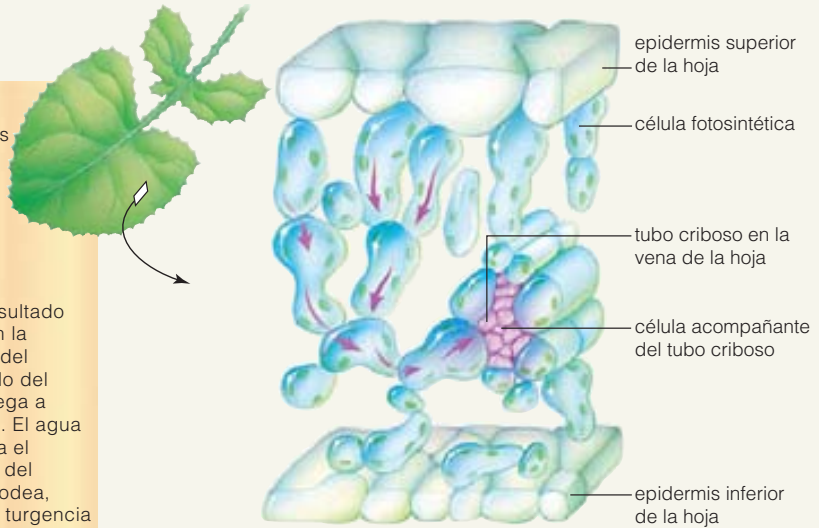
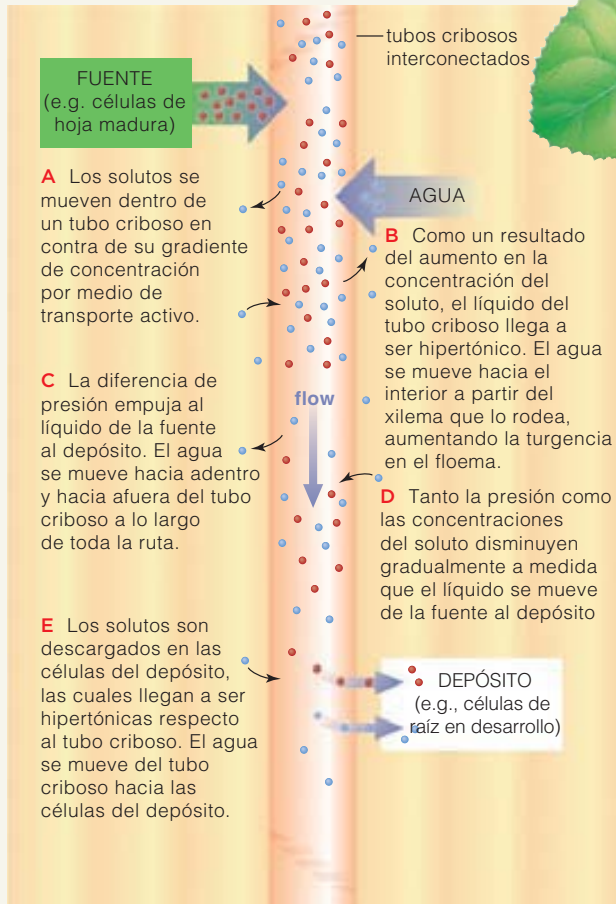


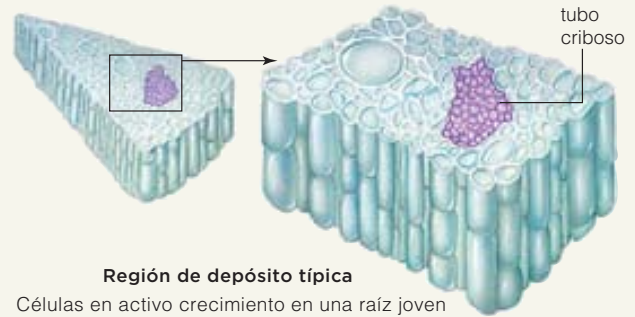
Figura 29.11 Una gota de melaza siendo exudada por un áfido después de que las estructuras bucales penetraron en un tubo criboso. La alta presión que existe en el floema obligó a esta gota de líquido azucarado a fluir hacia el exterior a través de la abertura terminal del intestino del áfido.

Translocación



Región fuente típica

Tejido fotosintético en una hoja



Región de depósito típica

Células en activo crecimiento en una raíz joven

Figura 29.12 Animada Translocación de compuestos orgánicos. Revisa la sección 7.6 para tener una idea de cómo la translocación está relacionada con la fotosíntesis en las plantas vasculares.

¿Por qué los compuestos orgánicos del floema fluyen a partir de la fuente al depósito? La alta presión del fluido dirige el movimiento del líquido del floema (sección 5.6). De acuerdo con la teoría de flujo por presión, la presión interna se acumula en los tubos cribosos. La presión puede ser cinco veces mayor que la presión del aire en el interior de la llanta de un automóvil. Un gradiente de presión empuja al líquido rico en solutos hacia un depósito, donde los solutos se salen del floema.

Puedes usar la figura 29.12 para ver lo que sucede a los azúcares y otros solutos orgánicos a medida que se mueven desde las células fotosintéticas hacia el interior de las venas foliares. Las células acompañantes presentes en las venas transportan activamente los solutos hacia los tubos cribosos. Cuando la concentración de solutos en los tubos aumenta, el agua también se mueve hacia dentro de ellos por ósmosis. El incremento en el volumen del líquido ejerce una presión adicional (turgencia) sobre las paredes de los tubos cribosos.

En una región de depósito, el floema tiene una presión interna más baja que en la de una región fuente. La sacarosa es descargada en depósito, y el agua se difunde hacia fuera del floema por ósmosis. La diferencia en la presión del líquido entre las fuentes y los depósitos desplaza el líquido rico en azúcar dentro del floema de toda la planta.

Para repasar en casa

¿Cómo se mueven las moléculas orgánicas en la planta?

- Las plantas almacenan los carbohidratos en forma de almidón, y los distribuyen como sacarosa y otras moléculas pequeñas solubles en agua.
- Los gradientes de concentración y de presión en el sistema de los tubos cribosos del floema obligan a los compuestos orgánicos a fluir hacia las diferentes partes de la planta.
- Los gradientes son establecidos por las células acompañantes al mover las moléculas orgánicas al interior de los tubos cribosos en las regiones fuente, y al descargar las moléculas de los tubos cribosos en las regiones de depósito.

Con elementos contaminantes como el plomo o el mercurio, las mejores estrategias de fitorremediación usan plantas que absorben y luego almacenan estas toxinas en los tejidos aéreos, que luego son cosechadas y desechadas de manera segura. Los investigadores han modificado genéticamente algunas plantas para aumentar su capacidad de absorción y almacenaje. La Dra. Kuang-Yu Chen, que aparece en la foto de la derecha, está analizando niveles de zinc y de cadmio en las plantas que pueden tolerar estos elementos.

En el caso de toxinas orgánicas como el TCE, la mejor estrategia de fitorremediación es la utilización de plantas con vías bioquímicas que conviertan los compuestos en moléculas menos tóxicas. Los investigadores sobre fitorremediación están implementando estas vías en muchas plantas. Algunos les están transfiriendo genes de bacterias

¿Cómo votarías?

¿Apoyarías el uso de plantas transgénicas mejoradas en su capacidad para absorber o desintoxicar contaminantes por fitorremediación? Visita CengageNOW para ver detalles y vota en línea.



o de animales; otros están induciendo la sobreexpresión de genes que codifican intermediarios moleculares participantes en las vías de desintoxicación que las plantas ya poseen.

Resumen

Sección 29.1 El crecimiento vegetal requiere de fuentes estables de agua y **nutrientes** que pueden obtenerse del dióxido de carbono y del suelo (figura 29.13). La disponibilidad de agua y nutrientes en el **suelo** es con mucho determinada por proporciones que éste contenga de arena, limo y arcilla; y de su contenido de **humus**. Los **suelos francos** tienen proporciones casi iguales de arena, limo y arcilla. La **lixiviación** y la **erosión del suelo** agotan los nutrientes en éste, en especial los de la **capa superior** del suelo.

Sección 29.2 Los **pelos radiculares** incrementan de manera enorme el área de superficie de absorción de las raíces. Los hongos establecen una relación simbiótica con las raíces jóvenes mediante la formación de **micorrizas**, las cuales aumentan la capacidad de una planta para absorber iones minerales del suelo. La **fijación de nitrógeno**, llevada a cabo por bacterias en los **nódulos de las raíces**, da nitrógeno adicional a la planta. En ambos casos, los simbiosiontes reciben azúcares de la planta.

Las raíces controlan el movimiento del agua y de los iones minerales disueltos hacia el interior del haz vascular. Las células de la endodermis que forman una capa alrededor del cilindro depositan una banda impermeable, **banda de Caspari**, en sus paredes vecinas. La banda no permite que se difunda el agua alrededor de las células. El agua y los nutrientes entran al cilindro vascular de la raíz sólo por el movimiento a través de la membrana plasmática de las células del parénquima. La captación es controlada por proteínas de transporte activo embebidas en las membranas. Algunas plantas también tienen una exodermis, que es una capa adicional de células que depositan una segunda banda de Caspari justo debajo de la superficie de la raíz.

■ Usa la animación de CengageNOW para ver cómo las raíces de las plantas vasculares controlan la captación de nutrientes.

Sección 29.3 El agua y los iones minerales disueltos fluyen a través de los tubos conductores del xilema. Las paredes perforadas e interconectadas de traqueidas y elementos del vaso (células que están muertas a la madurez) forman los tubos.

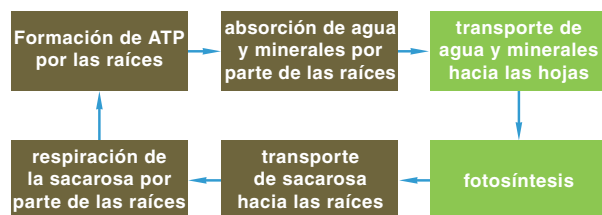


Figura 29.13 Resumen de los procesos que sostienen el crecimiento de la planta.

La **transpiración** es la evaporación de agua de las partes de la planta, principalmente por los estomas, hacia el aire. Según la **teoría de cohesión-tensión**, la transpiración empuja el agua hacia arriba mediante la creación de una presión negativa continua (o tensión) en el interior del xilema desde las hojas hasta las raíces. Los puentes de hidrógeno establecidos entre las moléculas de agua mantendrían una columna continua de fluido en el interior de los vasos delgados.

■ Usa la animación de CengageNOW para aprender más acerca del transporte del agua en las plantas vasculares.

Sección 29.4 La cutícula y los estomas equilibran la pérdida de agua de las plantas con su necesidad de intercambiar gases. Los estomas son aberturas que se forman en la epidermis recubierta de cutícula de las hojas y de otras partes de la planta. Cada estoma es definido por un par de **células guardianes**. Cuando se cierran los estomas, éstos impiden la pérdida del agua, pero también bloquean el intercambio de gases requerido para la fotosíntesis y la respiración aeróbica.

Las señales ambientales, como la contaminación, pueden causar que los estomas se abran o se cierren. Las señales hormonales inciden para que las células guardianes bombeen iones hacia dentro o hacia fuera de su citoplasma; el agua sigue a los iones (por ósmosis). El flujo de agua hacia el interior de las células guardianes hace que éstas se inflen y abran el espacio que existe entre ellas. Cuando el agua difunde hacia fuera, las células se colapsan una contra otra provocando que el espacio se cierre.

Sección 29.5 Los compuestos orgánicos se distribuyen a toda la planta por el proceso de **translocación**. Las células acompañantes transportan activamente los azúcares y los productos orgánicos formados durante la fotosíntesis hacia los tubos cribosos del floema en las regiones **fuentes**. Las moléculas se descargan de los tubos a las regiones de **depósito**. Según la teoría del flujo por presión, el movimiento de líquidos a través del floema se debe a gradientes de presión y de solutos.

■ Usa la animación en CengageNOW para observar cómo las plantas vasculares distribuyen los compuestos orgánicos.

Autoevaluación

Respuestas en el apéndice III

- El carbono, el hidrógeno y el oxígeno son _____ de la planta.
 - macronutrientes
 - micronutrientes
 - elementos traza
 - elementos esenciales
 - ambas a y d
- Una banda de _____ entre las paredes de células endodérmicas vecinas obliga al agua y los solutos a atravesar estas células en lugar de rodearlas.

Ejercicio de análisis de datos

Las plantas usadas para fitorremediación absorben los contaminantes orgánicos del suelo o del aire, luego transportan los químicos a los tejidos donde son almacenados o degradados. En la actualidad, los investigadores están diseñando plantas transgénicas mejoradas para absorber y degradar toxinas.

En 2007, Sharon Doty y colaboradores publicaron los resultados de sus esfuerzos para diseñar plantas útiles para la fitorremediación del suelo y del aire que contienen solventes orgánicos. Los investigadores usaron *Agrobacterium tumefaciens* (sección 16.7) para transferir un gen de mamífero a plantas de álamo. El gen codifica para el citocromo P450, un tipo de enzima que contiene un grupo hemo y que participa en el metabolismo de muchos compuestos orgánicos, incluyendo solventes como el TCE. Los resultados de una de las pruebas donde los investigadores usaron las plantas transgénicas se muestran en la figura 29.14.

1. ¿Cuántas plantas transgénicas probaron los investigadores?
2. ¿En qué grupo los investigadores vieron la tasa más baja de captación de TCE? ¿En cuál, la más rápida?
3. En el día 6, ¿cuál fue la diferencia entre el contenido de TCE del aire alrededor de las plantas transgénicas y el de las plantas testigo que sólo contenían el vector?
4. Asumiendo que ningún otro experimento fuera realizado, ¿cuáles dos explicaciones hay para los resultados de este experimento?

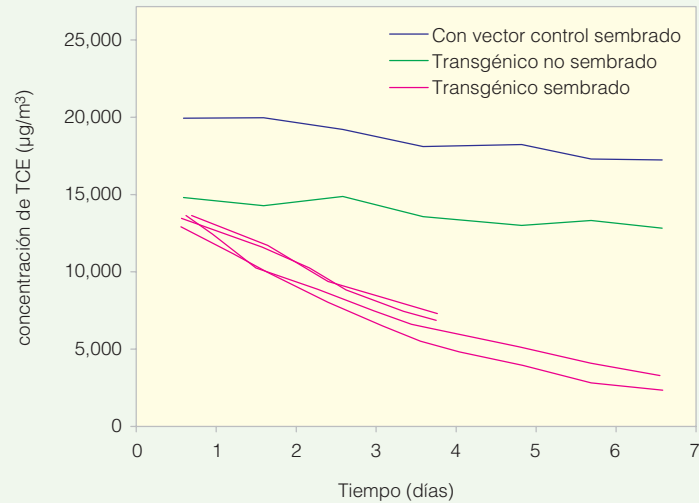


Figura 29.14 Resultados de los ensayos en árboles de álamo transgénicos. Los árboles plantados fueron incubados en contenedores sellados con 15,000 microgramos iniciales de TCE (tricloroetileno) por metro cúbico de aire. Se colectaron muestras del aire de los contenedores diariamente y se midió el contenido de TCE. Los controles incluyeron un árbol transgénico para un plásmido *Ti* sin el gen del citocromo P450 (vector control), y un árbol transgénico de raíz desnuda (que no fue sembrado en el suelo).

3. Un cilindro vascular consta de células de _____.
 - a. exodermis
 - b. endodermis
 - c. cortex de raíz
 - d. Xilema y floema
 - e. b y d
 - f. todas las anteriores
4. La nutrición de algunas plantas depende de una asociación entre un hongo y la raíz conocida como _____.
 - a. nódulo de la raíz
 - b. micorriza
 - c. pelo radicular
 - d. hifa de la raíz
5. La evaporación de agua de las partes de una planta es llamada _____.
 - a. translocación
 - b. expiración
 - c. transpiración
 - d. tensión
6. El transporte de agua desde las raíces hasta las hojas ocurre principalmente debido a _____.
 - a. flujo por presión
 - b. diferencias en las concentraciones de soluto entre la fuente y el depósito
 - c. la fuerza de bombeo de los vasos del xilema
 - d. transpiración y cohesión de las moléculas de agua
7. Los estomas se abren en respuesta a la luz cuando _____.
 - a. las células guardianes bombean iones hacia su citoplasma
 - b. las células guardianes bombean iones hacia fuera de su citoplasma
8. Las traqueidas son parte de _____.
 - a. el cortex
 - b. el mesófilo
 - c. el floema
 - d. el xilema
9. Los tubos cribosos son parte de _____.
 - a. el cortex
 - b. el mesófilo
 - c. el floema
 - d. el xilema
10. Cuando el suelo está seco, _____ actúa sobre las células guardianes e induce el cierre de los estomas
 - a. la temperatura del aire
 - b. la humedad
 - c. el ácido abscísico
 - d. el oxígeno

11. Relacione los conceptos de la nutrición y el transporte vegetal.

_____ estomas	a. evaporación de las partes de la planta
_____ nutriente	b. colecta agua y nutrientes del suelo
_____ vegetal	c. balancean la pérdida de agua con el intercambio de gases
_____ depósito	d. cohesión en el transporte de agua
_____ sistema de raíz	e. azúcares descargados de los tubos cribosos
_____ puentes de hidrógeno	f. compuestos orgánicos distribuidos a todo el cuerpo de la planta
_____ transpiración	g. elemento esencial
_____ translocación	

■ Visite [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Los jardineros exitosos, igual que los agricultores, se aseguran de que sus plantas obtengan suficiente nitrógeno, ya sea de bacterias fijadoras de nitrógeno o de fertilizantes. ¿Qué moléculas biológicas incorporan el nitrógeno? La deficiencia de nitrógeno distorsiona el crecimiento de la planta; las hojas se vuelven amarillas y luego se mueren. ¿Cómo la deficiencia de nitrógeno causa la aparición de estos síntomas?
2. Cuando una planta se transfiere de un lugar a otro, es más probable que la planta sobreviva si una parte del suelo nativo que está alrededor de las raíces es transferida con todo y la planta. Formula una hipótesis que explique esta observación.
3. Si se hiciera que los estomas de la planta permanecieran abiertos o cerrados todo el tiempo, la planta moriría. ¿Por qué?
4. Allen está estudiando la tasa a la cual las plantas de jitomate captan el agua del suelo. Entonces, observa que varios factores ambientales, incluyendo el viento y la humedad relativa, afectan la captación del agua. Explica cómo estos factores podrían hacerlo.

Reproducción de las plantas

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Situación difícil para las abejas melíferas

Durante el otoño de 2006, los apicultores comerciales de Europa, India y América del Norte comenzaron a notar que algo estaba pasando en sus colmenas. Las abejas estaban muriendo en cantidades inusualmente altas. Muchas colonias no sobrevivieron al siguiente invierno. Al llegar la primavera, el fenómeno tuvo un nombre: desorden de colapso de colonia. Los agricultores y los biólogos comenzaron a preocuparse acerca de lo que sucedería si las poblaciones de abejas continuaban descendiendo. La producción de miel se vería afectada, pero muchos cultivos comerciales también fracasarían.

Casi todos nuestros cultivos están constituidos por plantas fanerógamas. Como se explicó en el capítulo 23, estas plantas producen granos de polen formados por muy pocas células, una de las cuales produce el esperma. Las abejas son polinizadores; lo que significa que llevan el polen de una planta a otra, polinizando así las flores. Por lo general, una flor no se convierte en fruto a menos que reciba el polen de otra flor. Incluso las plantas

fanerógamas que pueden autopolinizarse producen frutos más y más grandes cuando son polinizadas de manera cruzada (figura 30.1).

Muchos tipos de insectos polinizan plantas, pero las abejas son polinizadores especialmente eficientes para una gran variedad de especies de plantas. También hay abejas que toleran vivir en las colmenas artificiales construidas por el hombre y que pueden ser transportadas a cualquier cultivo que requiera de polinización. La pérdida de este servicio de polinización portátil es una amenaza enorme para economía agrícola de Estados Unidos.

No sabemos qué es lo que causa el desorden de colapso de colonia. Las abejas pueden ser infectadas por diferentes plagas, y estas enfermedades podrían ser parte del problema. Por ejemplo, el virus de parálisis aguda israelí se ha detectado en muchas colmenas afectadas. Los pesticidas también podrían estar involucrados. En años recientes, los neonicotinoides se han convertido en los insecticidas de mayor uso en Estados Unidos. Estos químicos son insecticidas sistémicos, lo que significa que podrían estar siendo absorbidos por los tejidos vegetales, incluyendo el néctar y el polen que las abejas colectan. Los nicotinoides son muy tóxicos para las abejas.

En general, el desorden de colapso de colonia se encuentra en el centro de la atención pública porque afecta las reservas alimenticias de Estados Unidos. Sin embargo, otras poblaciones de polinizadores también están disminuyendo. La pérdida de su hábitat es quizá el factor principal, pero los pesticidas que dañan a las abejas melíferas también perjudican a los demás polinizadores.

Las plantas fanerógamas llegaron a establecer su dominancia en parte porque coevolucionaron con polinizadores animales. La mayoría de las plantas fanerógamas están especializadas para atraer y ser polinizadas por una especie o tipo de polinizador específico. Estas adaptaciones pondrían a las plantas en riesgo de extinción si las poblaciones del polinizador disminuyen. Las especies de animales silvestres que dependen de las plantas por sus frutos y semillas, también se verían afectadas. El reconocimiento y la prevalencia de estas interacciones es el primer paso para encontrar medios que funcionen para su protección.

¡Mira el video! Figura 30.1 La importancia de los insectos polinizadores. **(a)** Las abejas son polinizadores eficientes de una gran variedad de flores, incluyendo las bayas. **(b)** Las flores de la fram-buesa pueden autopolinizarse, pero el fruto que se forma de una flor autopolinizada es de menor calidad que el de una flor de polinización cruzada. Las dos bayas de la izquierda se formaron a partir de flores autopolinizadas. La de la derecha se formó de una flor polinizada por insectos.

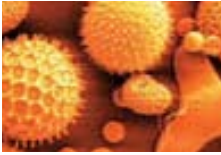


Conceptos básicos



Estructura y función de las flores

Las flores son brotes que están especializados para la reproducción. Sus partes se forman a partir de hojas modificadas. Las células productoras de los gametos se convierten en sus estructuras reproductivas; otras partes de la flor como los pétalos, están adaptados para atraer y redirigir a los polinizadores. [Secciones 30.1, 30.2](#)



Formación de gametos y fertilización

Los gametofitos masculino y femenino se desarrollan en el interior de las partes reproductivas de las flores. En las plantas fanerógamas, la polinización es seguida por una doble fertilización. Como en los animales, ciertas señales son clave para el sexo. [Secciones 30.3, 30.4](#)



Semillas y frutos

Después de la fertilización, los óvulos maduran para dar semillas, cada una de las cuales es un embrión del esporofito junto con los tejidos que lo nutren y protegen. A medida que las semillas se desarrollan, los tejidos del ovario y frecuentemente otras partes de la flor maduran para convertirse en frutos, los cuales intervienen en la dispersión de semillas. [Secciones 30.5, 30.6](#)



La reproducción asexual en las plantas

Muchas especies de plantas se reproducen asexualmente, por reproducción vegetativa. Los humanos aprovechan esta tendencia natural para propagar las plantas de manera asexual, tanto para la agricultura como para la investigación. [Sección 30.7](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Una revisión de lo que ya sabes acerca de la organización de los tejidos vegetales (secciones 28.2, 28.3, 28.8) y del ciclo de vida de las plantas (10.5, 23.2) serán útiles a medida que examinemos con detalle algunas de las adaptaciones reproductivas que contribuyeron al éxito evolutivo de las plantas fanerógamas (23.8, 23.9).
- En este capítulo revisaremos algunos de los procesos evolutivos (18.11, 18.12) que produjeron el actual espectro de diversidad estructural de las plantas fanerógamas.
- Aprenderás sobre las proteínas de la membrana (5.2) a medida que aprendas más acerca de la señalización celular (27.6) y del desarrollo (15.2) en la reproducción vegetal.
- También revisaremos la meiosis (10.3), herencia mendeliana (11.1), clonación (13.4), datación radiométrica (17.6), aneuploidía (12.6), y poliploidía en plantas (18.11) dentro del contexto de la reproducción asexual (10.1).

¿Por qué opción votarías? Los insecticidas sistémicos llegan a penetrar hasta el néctar y el polen de las plantas fanerógamas y de este modo pueden envenenar a las abejas y otros insectos polinizadores. Para protegerlos, ¿debería restringirse el uso de estos químicos? Visita CengageNOW para ver detalles y vota en línea. Sólo disponible en inglés.

■ Los brotes reproductivos especializados llamados flores constan de grupos de hojas modificadas.

■ Conexiones con Ciclos de vida de la planta 10.5 y 23.2, Modelo ABC de floración 15.2, Yemas laterales 28.3.

El esporofito domina el ciclo de vida de la floración de las plantas. Un **esporofito** es un cuerpo de la planta productor de esporas, que crece por divisiones celulares mitóticas a partir de un óvulo fertilizado (secciones 10.5 y 23.2).

Las flores son brotes reproductivos especializados de los esporofitos de las angiospermas. Las esporas que se forman por meiosis en el interior de las flores se convierten en **gametofitos** haploides, o estructuras en las cuales los gametos haploides se forman por mitosis.

Anatomía de una flor

Una flor se forma cuando una yema lateral del tallo de un esporofito se convierte en una rama corta pero modificada llamada receptáculo. Los genes maestros que llegan a ser activados en los meristemas apicales dirigen la formación de una flor (sección 15.2).

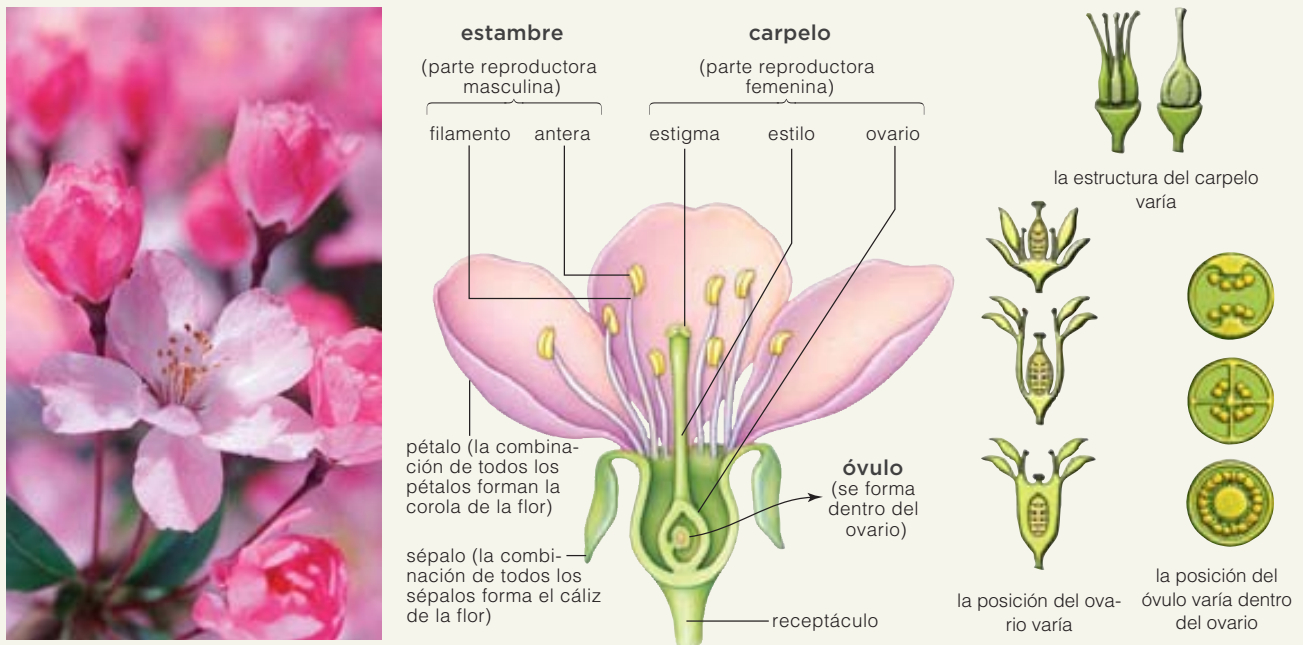
Los pétalos y las otras partes de una flor típica son hojas modificadas que forman cuatro espirales o anillos en el extremo del brote floral. La espiral más externa se convierte en un cáliz, el cual es un anillo de sépalos parecidos a una

hoja (figura 30.2a). Los sépalos de la mayoría de las flores son fotosintéticos e inconspicuos; ellos sirven para proteger las partes reproductivas de la flor.

Justo al interior del cáliz, los pétalos forman un anillo llamado corola (del latín *corona*). Normalmente los pétalos son las partes más grandes y las más brillantemente coloreadas de una flor. Su función principal es atraer a los polinizadores.

Un anillo de estambres se forma en el interior del anillo de pétalos. Los **estambres** son las partes masculinas de una flor. En la mayoría de las flores, están formados por un filamento delgado con una antera en la punta. Dentro de la antera hay dos pares de bolsas alargadas llamadas sacos de polen. La meiosis de células diploides en ambos casos produce esporas con pared celular haploide. Las esporas se diferencian para convertirse en **granos de polen**, los cuales son gametofitos masculinos inmaduros. La cubierta duradera de un grano de polen es como una caja que transporta y protege las células del interior a medida que éstas viajan para localizar un óvulo.

En el anillo más interno de hojas modificadas, éstas se encuentran plegadas y fusionadas en **carpelos**, que son las partes femeninas de una flor. Los carpelos a veces son llamados pistilos. Muchas flores tienen un solo carpelo, otras tienen varios carpelos, o varios grupos de carpelos, que podrían estar fusionados (figura 30.2b). La región superior



A Al igual que muchas flores, una flor de cereza (*Prunus*) tiene varios estambres y un solo carpelo. Las partes reproductoras masculinas son los estambres, los cuales están constituidos por anteras productoras del polen que se encuentran en la parte superior de unos filamentos delgados. La parte reproductora femenina es el carpelo, el cual está formado por un estigma, un estilo y un ovario.

B La estructura de la flor varía entre las diferentes especies de plantas.

Figura 30.2 Animada Estructura de las flores.

de un carpelo, un estigma pegajoso o velludo, sirve para atrapar los granos de polen. Por lo general, el estigma se asienta en la parte de arriba de un tallo delgado llamado estilo. La parte inferior, la región voluminosa de un carpelo es el **ovario**, el cual contiene uno o más óvulos. Un **óvulo** es una pequeñísima protuberancia de tejido que se encuentra en el interior del ovario. Una célula del óvulo sufre meiosis y se convierte en el gametofito femenino haploide.

En el momento de la fertilización, se forma un cigoto diploide cuando los gametofitos masculino y femenino se fusionan en el interior del ovario. El óvulo posteriormente madura y se convierte en una semilla. El ciclo de vida de la planta se completa cuando la semilla germina y un nuevo esporofito se forma y madura (figura 30.3). Regresaremos a la fertilización y el desarrollo de la semilla en secciones posteriores.

La diversidad de la estructura floral

Recuerda que las mutaciones sufridas en algunos de los genes maestros dan lugar a grandes variaciones en la estructura de una flor (sección 15.2). Vemos muchas de tales variaciones en el espectro de diversidad de las plantas fanerógamas.

Las flores regulares son simétricas en relación a su eje central: si la flor fuera cortada como un pastel, los pedazos deberían ser casi idénticos (figura 30.4a). Las flores irregulares no son radialmente simétricas (figura 30.4b). Las flores podrían formarse a partir de un solo botón, o producirse en grupos llamados inflorescencias. Algunas especies, como los girasoles (*Helianthus*), tienen inflorescencias que en realidad están compuestas de muchas flores agrupadas en una sola cabeza. Otro tipo de inflorescencia son las formas parecidas a un “paraguas o sombrilla” (figura 30.4c) o las de espigas alargadas (figura 30.4d).

Un botón de cereza (figura 30.2) es una flor completa porque tiene los cuatro tipos de hojas modificadas (sépalos, pétalos, estambres y carpelos). Las flores incompletas carecen de una o más de estas estructuras (figura 30.4e). Los botones de cereza también se conocen como flores perfectas, pues tienen tanto estambres como carpelos.

Las flores perfectas podrían autopolinizarse o ser fertilizadas por el polen de otras plantas. La autopolinización puede ser adaptativa en situaciones donde las plantas se encuentran muy dispersas, como en las áreas recién colonizadas. Sin embargo, en general, la descendencia de las flores o plantas que se autopolinizan tiene menos importancia que la descendencia de las plantas de polinización cruzada. Convencionalmente, las adaptaciones que han adoptado muchas especies vegetales aún requieren la polinización cruzada.

Por ejemplo, el polen puede ser liberado de las anteras de una flor sólo después de que su estigma ya no es más receptivo para ser fertilizado por su propio polen. En otro ejemplo, las flores imperfectas de algunas especies tienen estambres o carpelos, pero no ambos. Dependiendo de la especie, las flores masculinas y femeninas están separadas ya sea en plantas diferentes o en la misma planta.

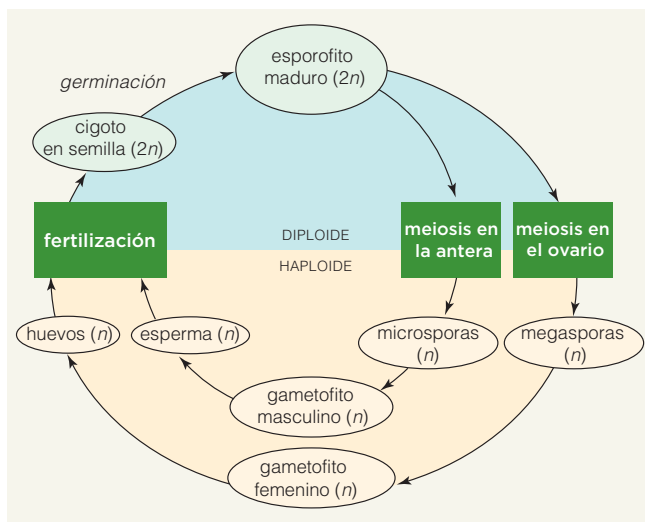


Figura 30.3 Animada El ciclo de vida de una típica planta fanerógama.

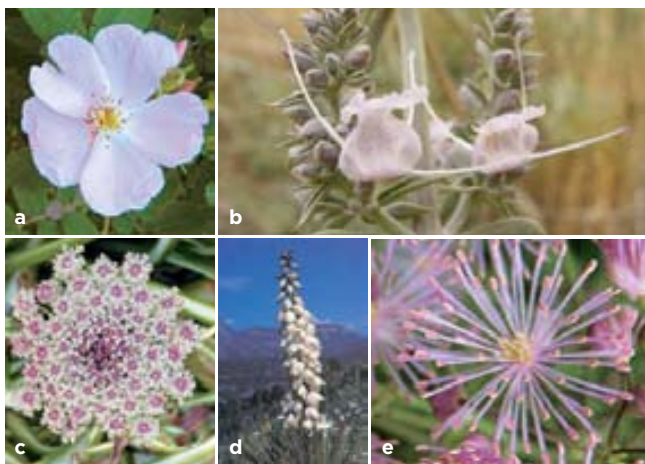


Figura 30.4 Ejemplos de la variación estructural en las flores. (a) Rosa del Ártico (*Rosa acicularis*), una flor regular; (b) salvia blanca (*Salvia apiana*), una flor irregular; (c) zanahoria (*Daucus carota*), una inflorescencia en forma de paraguas; (d) yuca (*Yucca* sp.) una inflorescencia alargada y (e) ruda de la pradera (*Thalictrum pubescens*), una flor incompleta que tiene estambres pero carece de pétalos.

Para repasar en casa

¿Qué son las flores?

- Las flores son ramas reproductivas cortas de esporofitos. Las diferentes partes de una flor (sépalos, pétalos, estambres y carpelos) son hojas modificadas.
- Las partes masculinas de las flores son los estambres, que por lo general están formados por un filamento con una antera en la punta. El polen se forma dentro de las anteras.
- Las partes femeninas de las flores son los carpelos, que generalmente están formados por el estigma, el estilo y el ovario. Los gametofitos femeninos haploides productores de huevos se forman en un óvulo que se encuentra dentro del ovario.
- Las flores varían en estructura. Muchas de las variaciones son adaptaciones que maximizan las probabilidades de polinización cruzada en la planta.

30.2 Las flores y sus polinizadores

■ Las plantas fanerógamas coevolucionaron con vectores de polinización que les ayudan a reproducirse sexualmente.

■ Conexiones con Coevolución 18.12, Coevolución de flores y polinizadores 23.8.

Con un poco de ayuda de sus amigos

La reproducción sexual de las plantas incluye la transferencia de polen, por lo general de una a otra planta. A diferencia de los animales, las plantas no pueden moverse para encontrar una pareja, de modo que dependen de factores que puedan llevar el polen a donde ellas están (sección 23.8). La diversidad de flores que se forman, refleja en parte esta dependencia.

Un **vector de polinización** es un agente que transfiere el polen de una antera a un estigma compatible. Muchas plantas son polinizadas por el viento, lo que hace que el sitio donde se deposita el polen sea totalmente inespecífico. Tales plantas frecuentemente liberan miles de millones de

Figura 30.6 *Opuesta*, flores de un cactus saguaro (*Carnegiea gigantea*). Durante el día las aves y los insectos absorben el néctar de estas gigantescas flores blancas, y por la noche lo hacen los murciélagos. Estas flores ofrecen un néctar dulce.

granos de polen, para asegurar por cantidad que algunos de estos granos logren llegar a un estigma receptivo.

Otras plantas requieren la ayuda de **polinizadores** (vectores de polinización vivientes) para transferir el polen entre individuos de la misma especie. Un insecto, ave, u otro animal que, atraído por una determinada flor, por lo regular captan el polen en una visita, y luego inadvertidamente lo transfieren a la flor de una planta diferente en su próxima visita. Entre más específica sea la atracción, más eficiente será la transferencia del polen entre las plantas de la misma especie. Dada la ventaja selectiva de los rasgos de la flor que atraen polinizadores específicos, no es de sorprender que aproximadamente 90% de las plantas fanerógamas haya coevolucionado con polinizadores animales.

La forma, el patrón, el color y la fragancia de una flor son adaptaciones para atraer animales específicos (tabla 30.1). Por ejemplo, los pétalos de las flores polinizadas por las abejas generalmente son de color blanco, azul o amarillo brillante, y contienen pigmentos que reflejan la luz ultravioleta (UV), mismas que están distribuidos en patrones que las abejas pueden reconocer de manera visual, y utilizar como guía hacia el néctar (figura 30.5). Nosotros podemos distinguir estos patrones únicamente a través de una cámara con filtros especiales, ya que nuestros ojos no tienen receptores que respondan a la luz UV.

Los polinizadores tales como los murciélagos y las polillas tienen un excelente sentido del olfato, y pueden seguir gradientes de concentración de los químicos presentes en el aire hasta la flor que está emitiéndolos (figura 30.6). No todas las flores tienen un olor dulce; los olores a podrido atraen a escarabajos y a moscas.

La recompensa para un animal que visita una flor podría ser **néctar** (un exudado de sabor dulce que producen las flores), aceites, polen nutritivo, e incluso la ilusión de tener sexo (figura 30.7). El néctar es el único alimento para la mayoría de las mariposas adultas, y es el alimento de elección para los colibríes. Las abejas colectan el néctar y lo convierten en miel, con la cual se alimentan durante el invierno. El polen es un alimento más rico, con más vitaminas y minerales que el néctar.

Muchas flores tienen especializaciones que excluyen a los no polinizadores. Por ejemplo, el néctar que se halla en el fondo de un tubo floral largo con frecuencia sólo se



Figura 30.5 Las abejas como polinizadores. (a) la abeja azul (*Osmia ribifloris*) es un eficiente polinizador de diversas plantas, incluyendo este berberis (*Berberis*). (b) El color con que vemos a este ranúnculo de pétalos dorados. (c) Patrón de coloración de la misma flor, el cual atrae a las abejas. Podemos apreciar este patrón que refleja la luz UV únicamente con cámaras que tengan filtros especiales.



Tabla 30.1 Rasgos comunes de las flores polinizadas por vectores animales específicos

Rasgo floral	Vector						
	Murciélagos	Abejas	Escarabajos	Aves	Mariposas	Moscas	Polillas
Color:	Blanca opaca, verde, púrpura	Blanca brillante, amarilla, azul, UV	Opaca blanca o verde	Escarlata, naranja roja, blanca	Brillante, roja, púrpura	Pálida, opaca, café oscuro o púrpura	Pálida/ roja opaca, rosa púrpura, blanca
Olor:	Fuerte, húmedo emitido por la noche	Fresco, suave, agradable	De ninguno a fuerte	Ninguno	Débil, fresco	Pútrido	Fuerte, dulce emitido por la noche
Néctar:	Abundante, oculto	Regularmente	A veces, no oculto	Más que suficiente, oculto profundamente	Más que suficiente, oculto profundamente	Generalmente ausente	Más que suficiente, oculto profundamente
Polen:	Más que suficiente	Limitado, pegajoso, aromático	Más que suficiente	Modesto	Limitado	Modesto	Limitado
Forma:	Regular, con forma de tazón, cerrado durante el día	Tubular; poco profunda con plataforma de aterrizaje	Grande, con forma de tazón	De taza grande en forma de embudo, percha fuerte	Tubo estrecho con espuela; amplia plataforma de aterrizaje	Forma de embudo o trampa, poco profunda y compleja	Regular, en forma de tubo sin labio
Ejemplos:	Plátano, agave	Delfinio (espuelas de caballero), violeta	Magnolia, cornejo	Fucsia, hibiscus	Flox	Repollo de zorrillos filodendro	Tabaco, lirio, azucena, algunos cactus

encuentra accesible a un tipo de polinizador que tenga un órgano alimentario que coincida con la forma del tubo (figura 18.25). Por lo regular, los estambres adaptados para el roce contra el cuerpo de un polinizador funcionarán sólo cuando sean estimulados por un polinizador específico. Tales relaciones son de mutua ventaja para ambas especies. Una flor que cautiva la atención de un animal tiene un polinizador que pasa su tiempo buscando (y polinizando) únicamente esas flores; el animal recibe dotación exclusiva de la recompensa ofrecida por la planta.

Para repasar en casa

¿Cuál es el propósito de los rasgos no reproductivos de las flores?

- La forma, el patrón, el color y la fragancia de las flores atraen a los polinizadores que coevolucionaron con las plantas.
- Los polinizadores generalmente son recompensados en cada visita a una flor con el polen nutritivo o el néctar dulce.

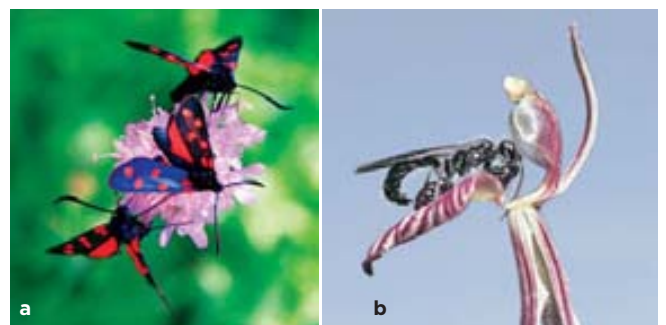


Figura 30.7 Conexiones íntimas. **(a)** La hembra de la zygena común (*Zygaena filipendulae*), una polilla diurna, se posa en las flores de color púrpura —preferentemente en aquellas de la escabiosa o viuda silvestre (*Knautia arvensis*)— cuando las polillas están listas para aparearse. Esta combinación visual atrae a los machos. **(b)** Una orquídea cebrá (*Caladenia cairnsiana*) imita la esencia de una avispa hembra. Las avispas macho siguen la esencia de la flor, luego tratan de copular con ella y levantan la masa de color rojo oscuro del tejido del labio. Los movimientos de la abeja hacen que el labio se incline hacia arriba, lo cual hace que el dorso de la abeja roce el polen y el estigma de la flor.

30.3 Una nueva generación da comienzo

■ En las plantas fanerógamas, la fertilización tiene dos fines: la producción de un cigoto y el inicio del endospermo, el cual es un tejido nutritivo que alimenta el embrión del esporofito.

■ Conexiones con Evolución de las plantas con semilla 23.8, Ciclo de vida de las plantas fanerógamas 23.9, Señalización celular 27.6.

Formación de la microspora y de la megaspora

La figura 30.8 muestra de forma aumentada el ciclo de vida de una planta fanerógama. En el lado masculino, masas de células diploides productoras de esporas se forman por mitosis, en las anteras. Por lo general, las paredes crecen alrededor de las masas celulares para formar cuatro sacos polínicos (figura 30.8a). Las células que se encuentran en el interior de los sacos sufren meiosis, para formar cuatro **microsporas** haploides (figura 30.8b).

La mitosis y la diferenciación de las microsporas producen los granos de polen. Cada grano de polen consta de una cubierta permanente que rodea dos células, una de las cuales se encuentra en el interior del citoplasma de la otra (figura 30.8c). Después de un periodo de latencia, los sacos de polen se dividen y el polen es expulsado de la antera (figura 30.8d).

En el lado femenino, una masa de tejido, el óvulo, comienza a crecer sobre la pared interna de un ovario (figura 30.8e). Una célula ubicada en la parte media de la masa celular sufre meiosis y división citoplásmica, para formar cuatro **megasporas** haploides (figura 30.8f).

De las cuatro megasporas tres se desintegran. La megaspora restante sufre tres mitosis sin división citoplásmica. El producto final es una sola célula con ocho núcleos haploides (figura 30.8g). El citoplasma de esta célula se divide de manera desigual, y da como resultado un saco embrionario con siete células, el cual constituye el gametofito femenino (figura 30.8h). El gametofito se encuentra encerrado y protegido por capas celulares, llamadas integumentos, los cuales se desarrollan a partir del tejido del óvulo. Una de las células del gametofito, la **célula madre del endospermo**, tiene dos núcleos ($n + n$). La otra célula es el huevo.

Polinización y fertilización

La **polinización** no es más que la llegada de un grano de polen a un estigma receptivo. Las interacciones entre las dos estructuras hacen que el grano de polen reanude su actividad metabólica, o en otras palabras que germine. Una de las dos células del grano de polen se convierte en una prolongación tubular llamada tubo polínico. La otra célula sufre mitosis y división citoplásmica, para dar origen a dos células espermáticas (los gametos masculinos), dentro del tubo polínico. El tubo polínico junto con su contenido de gametos masculinos constituyen el gametofito masculino maduro (figura 30.8d).

El tubo polínico crece hacia abajo a través del carpelo y del ovario, hacia el óvulo, y lleva con él las dos células espermáticas. Las señales químicas secretadas por el game-

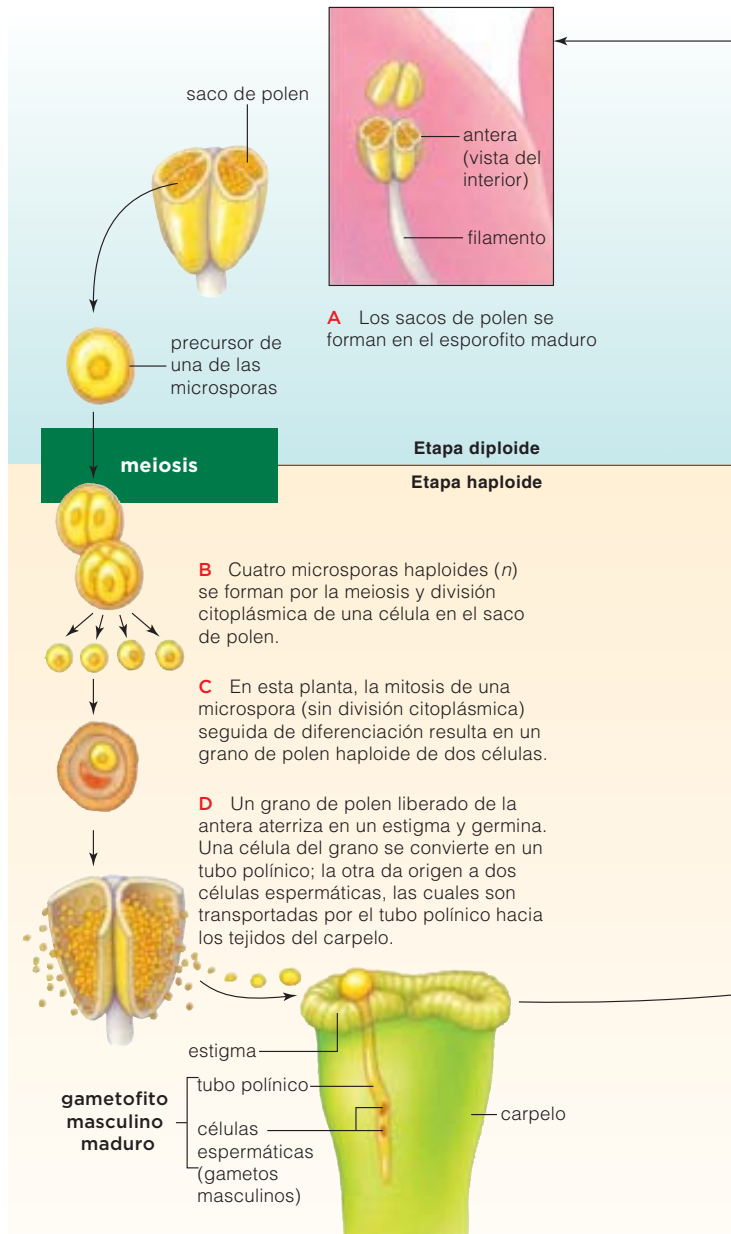
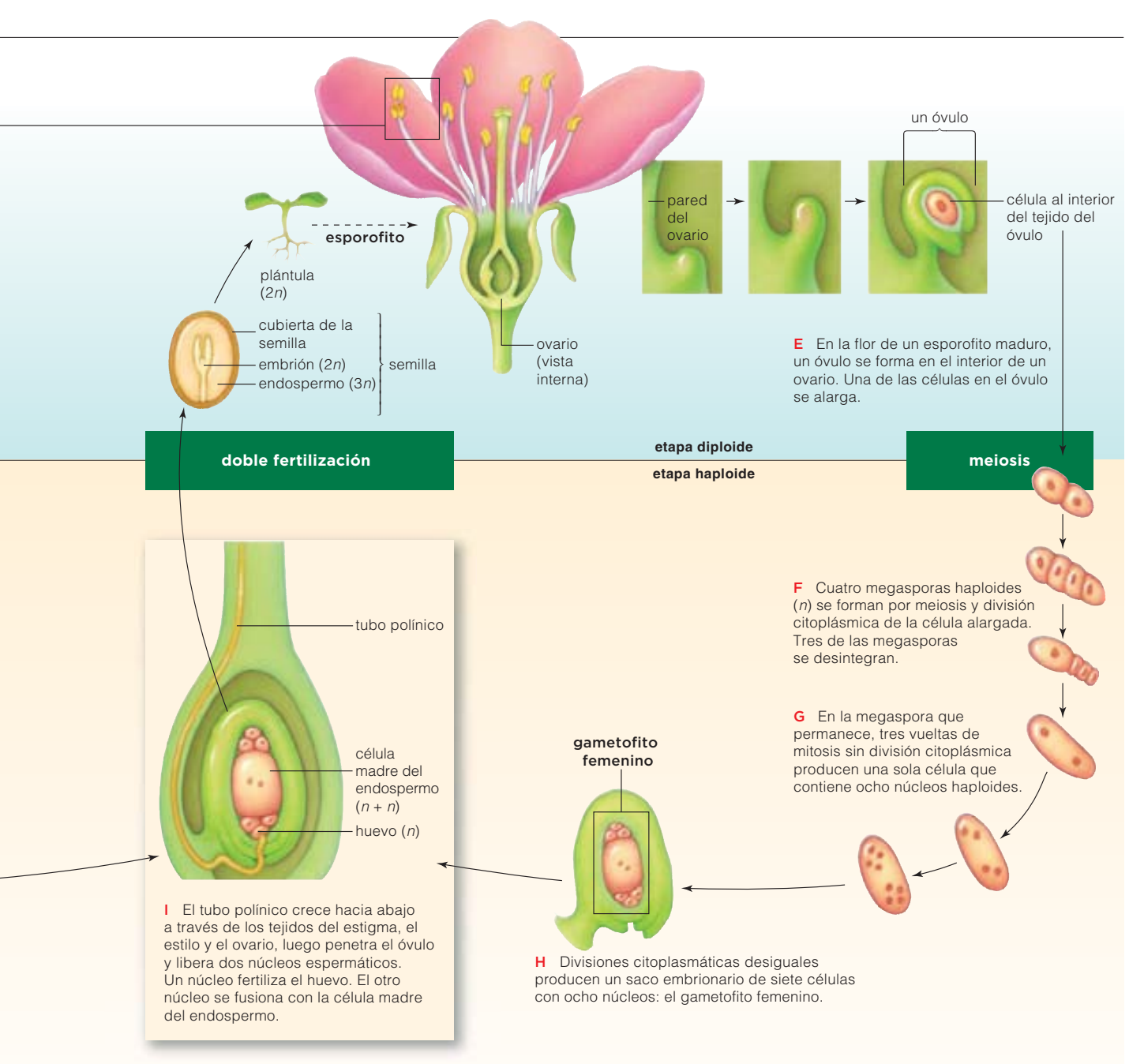


Figura 30.8 Animada El ciclo de vida de la cereza (*Prunus*), una dicotiledónea. **Investiga:** ¿Qué estructura da origen al grano de polen por mitosis?

Respuesta: una microspora

tofito femenino guían el crecimiento del tubo hasta el saco embrionario que se halla en el interior del óvulo. Muchos tubos polínicos podrían crecer hacia el carpelo, pero por lo general, sólo uno penetra el saco embrionario. Luego, las células espermáticas son liberadas dentro del saco (figura 30.8i). Las plantas fanerógamas sufren **doble fertilización**:



una de las células espermáticas del tubo polínico se fusiona con (fertiliza) el huevo y forma un cigoto diploide. La otra se fusiona con la célula madre del endospermo, para formar una célula triploide ($3n$). Esta célula dará origen a un endospermo triploide, un tejido nutritivo que se forma únicamente en las semillas de las plantas fanerógamas. Inmediatamente después de que una semilla germina, el **endospermo** mantendrá el crecimiento rápido de la plántula del esporofito hasta que se formen las hojas verdaderas y dé inicio la fotosíntesis.

Para repasar en casa

¿Cómo se lleva a cabo la fertilización en las plantas fanerógamas?

■ En las plantas fanerógamas, los gametófitos masculinos forman los granos de polen y los gametófitos femeninos forman los óvulos. La polinización ocurre cuando el polen alcanza un estigma receptivo.

■ Un grano de polen germina en un estigma receptivo en la medida que el tubo polínico contenga gametos masculinos. El tubo polínico crece en el interior del carpelo y entra al óvulo. Ocurre una doble fertilización cuando uno de los gametos masculinos se fusiona con el huevo y el otro con la célula madre del endospermo.

30.4 El sexo de las flores

- Las interacciones entre el grano de polen y el estigma rigen la germinación del polen y el crecimiento del tubo polínico
- Conexiones con Reconocimiento y adhesión de proteínas 5.2, Señalización celular 27.6, Epidermis vegetal 28.2.



Figura 30.9 Polen. (a) Los granos de polen de varias especies. Las cubiertas de los granos de polen elaboradamente esculpidas, están adaptadas para unirse al cuerpo de los insectos; las cubiertas lisas están adaptadas para ser dispersadas por el viento. (b) Los tubos polínicos crecen a partir de los granos de polen (en *naranja*) que germinan sobre los estigmas (en *amarillo*) de la genciana de la pradera (*Gentiana*). Ciertas señales moleculares guían el crecimiento de los tubos polínicos a través del tejido del carpelo hacia el huevo.

La principal función de la cubierta de un grano de polen es proteger a las dos células que se encuentran en su interior, en lo que podría ser un viaje turbulento hacia el estigma. Los granos de polen forman fósiles sorprendentes debido a que la capa más externa de la cubierta está formada principalmente por esporopolenina, que es una mezcla extremadamente fuerte, y duradera de ácidos grasos de cadena larga y otras moléculas orgánicas. De hecho, la esporopolenina es tan resistente a la degradación de las enzimas y los químicos corrosivos que aún no sabemos exactamente qué es.

Dada la dureza de la cubierta, ¿cómo “sabe” un grano de polen cuándo debe germinar? ¿Cómo le hace un tubo polínico microscópico que crece centímetros a través del tejido, para encontrar su camino hacia una sola célula que se encuentra en la profundidad del interior de un carpelo? Las respuestas a tales preguntas incluyen la participación de la señalización celular (sección 27.6).

El sexo en las plantas, al igual que el sexo en animales, involucra un intercambio de señales. Comienza cuando ciertas proteínas de reconocimiento sobre las células epidérmicas de un estigma se ligan a moléculas que se encuentran en la cubierta de un grano de polen. En unos cuantos minutos, algunos lípidos y proteínas de la cubierta del grano de polen comienzan a difundirse hacia el interior del estigma, y el grano de polen se une muy fuertemente a las membranas de las células del estigma, a través de proteínas de adhesión. La especificidad de las proteínas de reconocimiento significa que un estigma puede ligarse preferencialmente al polen de su propia especie.

El polen es muy seco y las células que se hallan en su interior se encuentran en estado de latencia. Estas adaptaciones hacen que los granos de polen sean muy ligeros y portátiles. Después de que un grano de polen se une a un estigma, fluidos ricos en nutrientes comienzan a difundirse del estigma hacia el grano de polen. Este líquido hace que las células del interior del grano de polen reanuden su metabolismo y que un tubo polínico, con gametos masculinos, se desarrolle a partir de uno de los surcos o poros de la cubierta polínica (figura 30.9). Los gradientes de concentración de nutrientes (y probablemente de otras moléculas) dan origen al crecimiento del tubo polínico a través del estilo.

Las células del gametofito femenino secretan señales químicas que guían el crecimiento del tubo polínico desde el fondo del estilo hasta el huevo. Estas señales son específicas para cada especie; los tubos polínicos de diferentes especies no las reconocen, por lo que no llegarán hasta el óvulo. En algunas especies, estas señales también son parte de los mecanismos que impiden que una flor se autopolinice. Solamente el polen de otra flor (o de otra planta) puede dar lugar a un tubo polínico que reconozca la señal química del gametofito femenino.

Para repasar en casa

¿Cómo ocurre el sexo en las plantas?

- Las señales moleculares específicas de cada especie estimulan la germinación del polen y guían el crecimiento del tubo polínico hacia el huevo.
- En algunas especies, la especificidad de la señalización también limita la autopolinización.

30.5 La formación de la semilla

■ Después de la fertilización, ciertas divisiones celulares mitóticas transforman el cigoto en un embrión del esporofito encerrado en una semilla.

Formación del embrión del esporofito

En las plantas fanerógamas, una doble fertilización produce un cigoto y una célula triploide ($3n$). Ambas se originan a partir de divisiones celulares mitóticas; el cigoto se convierte en un esporofito del embrión, y la célula triploide da origen al endospermo (figura 30.10a-c). Cuando el embrión se aproxima a la madurez, los integumentos del óvulo se separan de la pared del ovario y se convierten en las capas de la cubierta protectora de la semilla. El embrión del esporofito almacena alimento y la cubierta protege ahora al óvulo maduro; este paquete se conoce como **semilla** (figura 30.10d). La semilla puede entrar en un periodo de latencia hasta que reciba señales de que las condiciones en el ambiente son las adecuadas para la germinación.

Semillas como alimento

A medida que un embrión se desarrolla, la planta progenitora transfiere nutrientes al óvulo. Estos nutrientes se acumulan en el endospermo principalmente como almidón con algunos lípidos, proteínas y otras moléculas. Los embriones de las dicotiledóneas transfieren nutrientes del endospermo a sus dos cotiledones antes de la germinación. Los embriones de las monocotiledóneas vacían el endospermo únicamente después de que las semillas germinan.

Los nutrientes del endospermo y de los cotiledones alimentan a las plántulas del esporofito. Estos nutrientes también sirven de alimento a los humanos y otros animales. El arroz (*Oryza sativa*), el trigo (*Triticum*), el centeno (*Secale cereale*), la avena (*Avena sativa*) y la cebada (*Hordeum vulgare*) se encuentran entre los pastos más comúnmente cultivados por sus semillas o granos nutritivos. El embrión (el germen) de un grano contiene la mayor parte de las proteínas y vitaminas de la semilla, y la cubierta de la semilla (el salvado) en su mayoría contiene minerales y fibra. El molido separa el salvado y el germen, y deja únicamente el endospermo empaquetado con almidón.

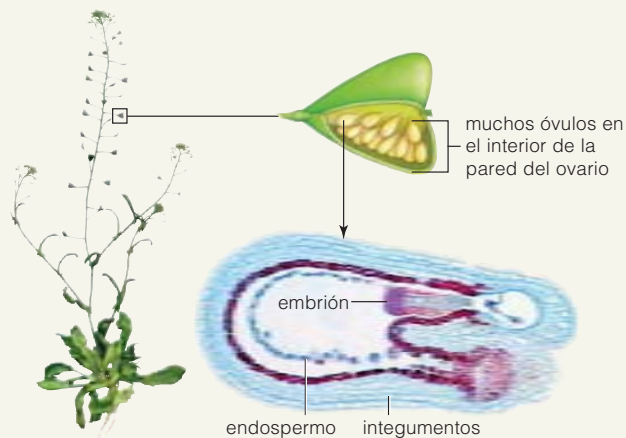
El maíz (*Zea mays*) es el cereal que más se cultiva. El maíz palomero revienta porque la humedad del endospermo se hace vapor cuando es calentado; la presión del vapor se acumula al interior de la semilla hasta que ésta explota. Los cotiledones de las semillas de frijol y de chícharo son muy apreciadas por su contenido de almidón y de proteína; y las del café (*Coffea*) y el cacao (*Theobroma cacao*), por los estimulantes que contienen.

Para repasar en casa

¿Qué es una semilla?

■ Después de la fertilización, el cigoto se convierte en un embrión, el endospermo se enriquece con nutrientes y los integumentos del óvulo se convierten en la cubierta de la semilla.

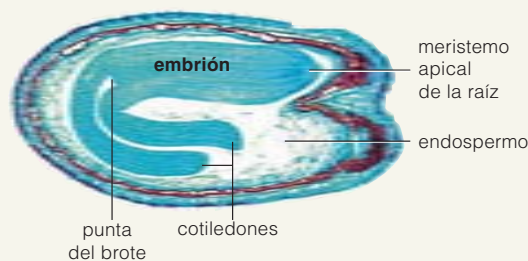
■ Una semilla es un óvulo maduro. Contiene un embrión del esporofito.



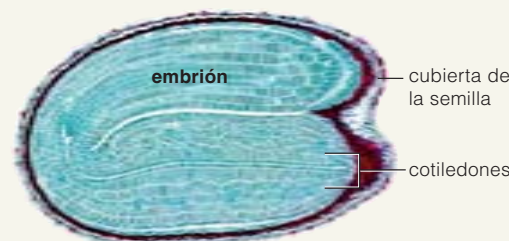
A Después de la fertilización, el ovario de las flores de *Capsella* se convierte en fruto. Un embrión rodeado por integumentos se forma en el interior de cada uno de los muchos óvulos de los ovarios.



B El embrión toma forma de corazón cuando los cotiledones comienzan a formarse. El tejido del endospermo se expande a medida que la planta progenitora transfiere nutrientes hacia él.



C El embrión en desarrollo tiene forma de corazón cuando los cotiledones se alargan y se doblan en el interior del óvulo



D La cubierta de la semilla que se formó de las capas de integumentos rodean al embrión maduro del esporofito. En las dicotiledóneas como la *Capsella*, los nutrientes se han transferido del endospermo hacia los dos cotiledones.

Figura 30.10 Animada El desarrollo embrionario del jaramago blanco (*Capsella*), una dicotiledónea.

30.6 Frutos

■ A medida que los embriones se desarrollan en el interior de los óvulos de las plantas fanerógamas, los tejidos que lo rodean forman los frutos.

■ El agua, el viento y los animales dispersan las semillas de los frutos.

Sólo las plantas fanerógamas forman semillas en los ovarios, y solamente ellas producen frutos. Un **fruto** es un ovario maduro que contiene semillas, por lo general con tejidos carnosos que se desarrollan de la pared del ovario (figura 30.11). En algunas plantas, los tejidos del fruto se desarrollan de otras partes de la flor distintas de la pared del ovario (como de los pétalos, sépalos, estambres o receptáculos). Las manzanas, las naranjas y las uvas son algunos frutos que nos son muy familiares, pero también son frutos muchos “vegetales o verduras” como los frijoles, los chícharos, los tomates, los granos, la berenjena y la calabaza.

El embrión o la plántula pueden usar los nutrientes almacenados en el endospermo o en los cotiledones, pero no los del fruto. La función del fruto es la de proteger y dispersar las semillas. La dispersión aumenta el éxito reproductivo minimizando la competencia por los recursos entre padres y descendientes, y además tiene la función de extender el área colonizada por las especies.

Así como la estructura de una flor se adapta a ciertos vectores de polinización, también los frutos están adaptados a ciertos vectores de dispersión: a los factores ambien-

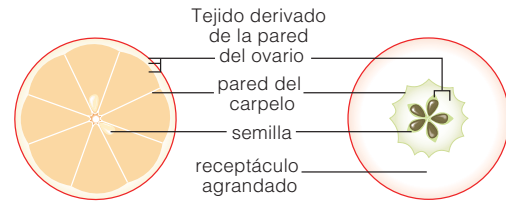


Figura 30.11 Las partes de un fruto se desarrollan a partir de las partes de una flor. A la izquierda, los tejidos de una naranja (*Citrus*) se desarrollan a partir de la pared del ovario. A la derecha, la pulpa de una manzana en un receptáculo agrandado.

Investiga: ¿Cuántos carpelos habían en la flor que dio origen a esta naranja? *Responde:*

tales como el agua o el viento, y a organismos móviles como las aves o los insectos.

Los frutos dispersados por el agua tienen capas externas que repelen el agua. Los frutos de la juncia (*Carex*), una careácea nativa de los suelos pantanosos de Estados Unidos, tienen semillas encerradas dentro de una envoltura de tipo vejiga (figura 30.12a). Los frutos flotantes de la palma de coco (*Cocos nucifera*) tienen cáscaras gruesas y duras que pueden flotar por miles de millas en el océano.

Muchas especies de plantas usan el viento como agente de dispersión. Una parte del fruto del arce (*Acer*) es un crecimiento externo de la pared del ovario que se extiende como un par de alas delgadas de peso muy liviano (figura 30.12b). El fruto se rompe a la mitad cuando cae del árbol; a medida que las mitades caen al suelo, las corrientes de viento que



Figura 30.12 Ejemplos de las adaptaciones que ayudan a la dispersión de los frutos. (a) las vejigas llenas de aire que encapsulan a las semillas de ciertas juncias (*Carex*) permiten que los frutos floten en sus hábitats pantanosos.

(b) El viento levanta las alas de los frutos del arce (*Acer*), los cuales hacen volar a las semillas a lugares alejados del árbol progenitor.

(c) El viento que atrapa los sépalos vellosos modificados del fruto del diente de león (*Taraxacum*) lleva las semillas lejos de la planta progenitora.

(d) Espinas curvadas hacen que los frutos del arrancamaños (*Xanthium*) se adhieran a la piel de los animales (y a la ropa de las personas) que los rozan al pasar.

(e) Los frutos de la amapola de California (*Eschscholzia californica*) son vainas largas y secas que se abren en dos súbitamente.

(f) Los frutos rojos y carnosos del manzano silvestre atraen al ampelís americano.

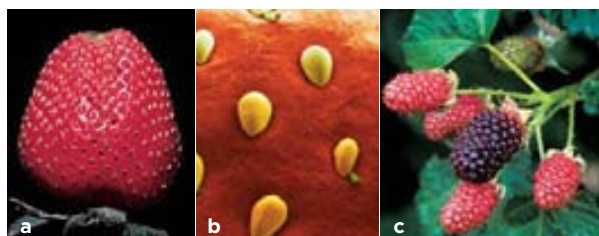


Figura 30.13 Frutos agregados. (a) Una fresa (*Fragaria*) no es una baya. Los carpelos de las flores se voltean hacia fuera a medida que se van formando los frutos. (b) La pulpa roja y jugosa es un receptáculo expandido; las semillas duras que se encuentran en la superficie son los frutos secos individuales.

(c) Los boisenberries y otras especies de *Rubus* tampoco son bayas. Cada uno es un fruto agregado de muchas drupas pequeñas.

atrapan las alas levantan las semillas y se las llevan a lugares lejanos. Los frutos con mechones de los cardos, del junco, del diente de león y de las asclepias pueden ser transportados por el viento a unos 10 kilómetros (6 millas) de distancia de la planta progenitora (figura 30.12c). Los frutos del abrojo, el trébol carretilla y muchas otras plantas tienen ganchos o espinas que se pegan a las plumas, a los pies, al pelaje o a la ropa de otras especies móviles (figura 30.12d). El fruto seco, en forma de vaina de plantas como la amapola de California (*Eschscholzia californica*) expulsan sus semillas al aire cuando se abren explosivamente (figura 30.12e).

Los frutos coloridos, carnosos y fragantes atraen a los insectos, las aves y muchos mamíferos que dispersan las semillas (figura 30.12f). Los animales podrían comer el fruto y tirar las semillas, o comer las semillas al mismo tiempo que el fruto. Las enzimas digestivas del intestino de los animales causan abrasión sobre la cubierta de la semilla, lo que facilita su germinación después de que la semilla es expulsada por las heces.

Los botánicos clasifican los frutos de acuerdo a su origen, tejidos y apariencia (tabla 30.2). Los frutos simples como las vainas de los chícharos, las bellotas y la *Capsella* o jaramago blanco, son derivados de un ovario. Las fresas y otros frutos agregados son formados por los ovarios independientes de una flor; ellos maduran como una agrupación de frutos. Los frutos múltiples se forman de ovarios fusionados de flores separadas. La piña es un fruto múltiple que se forma a partir de los tejidos de los ovarios fusionados de muchas flores.

Los frutos también pueden ser clasificados en términos del tipo de tejido que poseen. Los frutos verdaderos como las cerezas están constituidos sólo por la pared del ovario y sus contenidos. En los frutos accesorios, otras partes florales, como el receptáculo, se expanden junto con el ovario. La mayor parte de la pulpa de una manzana, que es un fruto accesorio, es un receptáculo que se ha expandido.

Para clasificar los frutos de acuerdo a su apariencia, el primer paso es describirlo como seco o jugoso (carnoso). Los frutos secos son dehiscentes o indehiscentes. Si es dehiscente, la pared del fruto se divide a lo largo de una línea definida que libera las semillas del interior. Algunos ejemplos son el fruto de la amapola de California y las vainas de los chícharos.

Un fruto seco es indehiscente si la pared no se divide para abrirse; las semillas son dispersadas en el interior

Tabla 30.2 Tres maneras de clasificar los frutos

Según el origen del fruto

Fruto simple	Una sola flor, un solo carpelo o carpelos fusionados
Fruto agregado	Una sola flor, varios carpelos no fusionados; llegan a formar racimos de varios frutos
Fruto múltiple	Flores individualmente polinizadas crecen y se fusionan

Según la composición del tejido del fruto

Fruto verdadero	Sólo la pared del ovario y sus contenidos
Fruto accesorio	Ovario y otras partes florales, como el receptáculo

Según tipo de pulpa seca o carnosa

Seco	
Dehiscente	La pared del fruto seco se divide por la costura para liberar las semillas
Indehiscente	Las semillas son dispersadas intactas en el interior, pared del fruto seca
Carnoso	
Drupa	Fruto carnoso que rodea un hueso duro que protege a la semilla
Baya	Fruto carnoso, generalmente con muchas semillas, sin hueso
	Pepo: con cáscara dura sobre la pared del ovario
	Hesperidio: cáscara coriácea sobre la pared del ovario
Pomo	Tejidos accesorios carnosos, semillas dentro del corazón

de los frutos intactos. Las bellotas y los granos (como el maíz) son frutos indehiscentes, como lo son también los frutos del girasol, los arces y las fresas. Las fresas no son bayas y sus frutos no son jugosos. La pulpa roja de una fresa es un accesorio a los frutos secos indehiscentes de su superficie (figura 30.13a,b).

Las drupas, bayas y pomos son tres tipos de frutos con pulpa o carnosos. Las drupas tienen un hueso, es decir, una coraza dura alrededor de la semilla. Las cerezas, los chabacanos, las almendras y las aceitunas son drupas, al igual que los frutos individuales de los *boysenberries* (híbrido entre frambuesa y mora) y de otras especies de *Rubus* (figura 30.13c).

Una baya se forma de un ovario compuesto. Puede tener una o muchas semillas, no tiene hueso, y el fruto es carnoso. Las uvas y los tomates son bayas. Los limones, las naranjas y otros frutos cítricos (*Citrus*) son un tipo de baya llamada hesperidio. Una cáscara con aspecto de piel y aceitosa encierra una pulpa jugosa. Cada "sección" (gajo) de la pulpa se originó como un ovario a partir de un carpelo fusionado parcialmente. Las calabazas, las sandías y los pepinos son pepos, bayas en las cuales una cáscara dura de tejidos accesorios se forma sobre el fruto verdadero que es algo resbaloso al tacto.

Un pomo tiene semillas en un centro derivado del ovario; los tejidos carnosos derivados del receptáculo encierran el centro. Dos pomos conocidos son las manzanas y las peras.

Para repasar en casa

¿Qué es un fruto?

- Un fruto es un ovario maduro, con o sin tejidos accesorios que se desarrollan a partir de otras partes como la flor.
- Podemos clasificar a los frutos en diferentes categorías en términos de su origen, de su composición y de si son secos o jugosos.

■ Muchas plantas también se reproducen asexualmente, lo cual les permite tener una producción rápida de descendientes genéticamente idénticos.

■ Conexiones con Reproducción asexual versus sexual 10.1, Meiosis 10.3, Herencia mendeliana 11.1, Aneuploidía 12.6, Clonación 13.4, Datación radiométrica 17.6, Especiación por poliploidía en las plantas 18.11, Tallos modificados 28.8.

Clones de plantas

A diferencia de la mayor parte de los animales, la mayoría de las plantas fanerógamas pueden reproducirse asexualmente. Por medio de la reproducción vegetativa, raíces y brotes nuevos crecen a partir de extensiones o fragmentos de una planta progenitora. Cada planta nueva es un clon, una réplica genética de su progenitor.

Seguramente ya sabes que raíces y brotes nuevos emergen de los nodos de tallos modificados (sección 28.8). Éste es un ejemplo de reproducción vegetativa. Otro ejemplo son los bosques del álamo temblón (*Populus tremuloides*), que son plantaciones de clones que crecen a partir de las raíces succionadoras, las cuales son brotes que emergen de la superficie del álamo, en forma de raíces laterales que parecen cordones. Las ventosas emergen después de que las partes aéreas de los álamos se dañan o son eliminadas. Una plantación de Utah está formada por cerca de 47,000 brotes y abarca cerca de 107 acres (figura 30.14).

Nadie sabe qué tan viejos son los clones de esos álamos. Tanto como las condiciones en el ambiente favorezcan su crecimiento, estos clones están muy próximos a la inmortalidad que pudiera tener cualquier organismo.

La planta más vieja conocida es un clon: la única población de *Lomatia* Real (king's holly, *Lomatia tasmanica*), está formada por varios cientos de tallos que crecen a lo largo de 1.2 kilómetros (0.7 millas) de una ribera llena de barrancos, en Tasmania. La datación radiométrica de la hoja fosilizada de las plantas muestra que el clon es de al menos 43,600 años de edad... ¡Cercana a la última era de hielo!

Esta especie antigua de *Lomatia* es triploide. Con tres juegos de cromosomas es estéril, sólo puede reproducirse asexualmente. ¿Por qué? Durante la meiosis, un número impar de series cromosómicas no puede dividirse equitativamente en los dos polos del huso. Si la meiosis no falla por completo, la segregación desigual de cromosomas durante el proceso produce una descendencia aneuploide, la cual en raras ocasiones es viable.

Aplicaciones agrícolas

Esquejes e injertos Por miles de años los humanos hemos tomado ventaja de la capacidad natural que tienen las plantas de reproducirse asexualmente. Casi todas las plantas domésticas, las ornamentales leñosas, y los árboles de los huertos, son clones que han crecido a partir de fragmentos (esquejes) de tallos de una planta progenitora.

La propagación de algunas plantas a partir de los esquejes podría ser algo tan simple como enterrar un pedacito de tallo que ha sido cortado. Este método usa la capacidad natural de las plantas para formar raíces y nuevos brotes a partir de los nodos de los tallos. Otras plantas deben ser injertadas. Injertar significa inducir a un esqueje a que se fusione con los tejidos de otra planta. Por lo regular, el tallo de una planta deseada es empalmado a las raíces de una planta más resistente.

La propagación de una planta a partir de esquejes asegura que la descendencia tendrá los mismos rasgos deseables que la planta madre. Por ejemplo, los árboles de la manzana doméstica (*Malus*) por lo general son injertos ya que no son cruzados con otros árboles de manera verdadera, con el objetivo de conservar las características del color, sabor, tamaño y textura. En ocasiones, los árboles que son cultivados a partir de semillas de la misma fruta producen frutos que varían dramáticamente. El género es nativo de Asia Central, donde los árboles de manzana crecen en los bosques de manera silvestre. Cada árbol del bosque es diferente del otro, y muy pocos de sus frutos son comestibles (figura 30.15).



Figura 30.14 El álamo temblón (*Populus tremuloides*). Una sola planta dio origen a esta plantación de brotes, por medio de reproducción asexual. Tales clones están conectados por raíces laterales subterráneas, de modo que el agua puede viajar de las raíces que cercanas a un lago o un río hasta las raíces que están alejadas, en suelos secos.



Figura 30.15 Las manzanas (*Malus*). (a) Los cultivadores comerciales deben sembrar árboles de manzano injertados para mantener cultivos consistentes. (b) El fruto de 21 árboles de manzano silvestres.

(c) Don Genaro Fazzio (izquierda) y Phil Forsline (derecha) son parte de un esfuerzo para mantener la diversidad genética de los árboles de manzana en Estados Unidos. El mejoramiento mediante cruces está generando nuevas variedades de manzana con el sabor de las variedades comerciales y con la resistencia a las enfermedades de los árboles silvestres.

En el inicio de los años 1800, John Chapman, un excéntrico humanista (conocido como Johnny Applesseed) sembró millones de semillas de manzana en el Medio Oeste de Estados Unidos. Vendió los árboles a los primeros granjeros, quienes harían huertos para producir cidra de manzanas. Sólo aproximadamente 1 de cada 100 árboles produjo frutos comestibles. Su suertudo dueño debió injertar el árbol y patentarlo. La mayor parte de las variedades de manzana que se venden en los supermercados de Estados Unidos son clones de estos árboles, y aún siguen siendo propagados por medio de injertos.

El método del injerto es usado para aumentar la resistencia de la planta deseada. En 1862, el piojo de las plantas *Phylloxera* fue introducido accidentalmente en Francia a través de las plantas de la vid importadas desde Estados Unidos. Las uvas europeas tenían poca resistencia a este diminuto insecto, el cual ataca y mata el sistema de raíces de la vid. Cerca de 1900, *Phylloxera* había destruido dos terceras partes de los viñedos de Europa, y devastado a la industria vitivinícola. En la actualidad, los vinicultores franceses injertan de manera rutinaria sus más preciadas vides en las raíces de plantas de vid de Estados Unidos, que son resistentes a *Phylloxera*.

Cultivo de tejidos Es posible clonar una planta completa a partir de una sola célula por medio de la **propagación a través del cultivo de tejidos**, método por el cual se induce la división de una célula somática para formar un embrión (sección 13.4). Este método puede producir millones de plantas genéticamente idénticas a partir de un solo individuo. La técnica se usa en investigación con la intención de mejorar los cultivos alimenticios. También es utilizada para propagar plantas raras o plantas ornamentales híbridas como las orquídeas.

Frutos sin semilla En algunas plantas como los higos, las zarzamoras y los dientes de león, los frutos podrían formarse aun sin que hubiera fertilización. En otras especies, el fruto podría continuar su formación después de que los óvulos o los embriones abortan. Las uvas sin semilla y las naranjas de la variedad navelina sin semillas son el resultado de mutaciones que conducen a la detención del desarrollo de la semilla. Estas plantas son estériles, por lo que necesitan propagarse por injerto.

Las plantas de plátano sin semillas son triploides ($3n$). En general, las plantas toleran la poliploidía mejor que los animales. Las plantas de plátano triploides son robustas, pero estériles: son propagadas a partir de los brotes adventicios que emergen de los cormos (macollos).

A pesar de su ubicuidad en la naturaleza (sección 12.6) las plantas poliploides rara vez surgen de manera espontánea. Los cultivadores de plantas utilizan con frecuencia la colchicina, un veneno de los microtúbulos, para incrementar de manera artificial la frecuencia de plantas poliploides (sección 18.11). La descendencia tetraploide ($4n$) de plantas tratadas con colchicina es posteriormente cruzada nuevamente con plantas progenitoras diploides. La descendencia triploide resultante es estéril: produce frutos sin semilla después de la polinización (pero no después de la fertilización) por una planta diploide, o entre ellas mismas. Las sandías sin semilla son producidas de esta manera.

Para repasar en casa

¿Cómo se reproducen las plantas asexualmente?

- Muchas plantas se propagan asexualmente cuando un brote nuevo crece a partir de una planta progenitora o de fragmentos de ella. La descendencia de este tipo de reproducción vegetativa es llamada clon.
- Las personas propagan plantas asexualmente para propósitos agrícolas o de investigación a través de injertos, cultivo de tejidos y otros métodos.

Theobroma cacao (derecha) es una especie de planta fanerógama nativa del bosque tropical lluvioso de América Central y de América del Sur. La superficie rugosa de los frutos de *T. cacao*, que tienen una forma parecida a la de un balón de fútbol americano, contienen aproximadamente 40 semillas negras y amargas. El chocolate es preparado mediante el procesamiento de estas semillas, pero el fruto muy difícilmente se puede cultivar fuera del bosque tropical.



¿Por qué? Los árboles de *T. cacao* no producen muchas semillas cuando son sembrados en plantaciones expuestas al sol y con poca sombra. Asimismo, los dueños de las plantaciones han descubierto que *T. cacao* tiene un polinizador favorito: el jején (una especie de mosquito diminuto). Estos pequeños insectos voladores viven y se reproducen únicamente en el estrato de

¿Por qué opción votarías?

Los pesticidas sistémicos llegan a acumularse en el néctar y el polen de las plantas que son consumidos por las abejas y otros polinizadores. Para proteger a los polinizadores debería de restringirse el uso de pesticidas sobre las plantas fanerógamas? Visita CengageNOW para ver detalles y votar en línea.

hojas en estado de putrefacción de los suelos de la selva. La mayoría de las flores de *T. cacao* se forman directamente sobre el tallo leñoso de la planta, a poca altura sobre el nivel del suelo. Ésta es una adaptación para estimular la polinización —no es de sorprender— llevada a cabo por insectos que viven en la cama de hojas en descomposición en el piso de los bosques tropicales lluviosos. Por lo tanto, si no hay bosques no hay jejenes. Si no hay jejenes, no hay chocolate.

Resumen

Sección 30.1 Las flores se componen de hojas modificadas (sépalos, pétalos, **estambres** y **carpelos**) que se localizan en los extremos de ramas especializadas en los **esporofitos** de las angiospermas. Un **óvulo** se desarrolla a partir de la pared del tejido del ovario en el interior de los carpelos. Las esporas producidas por la meiosis en los óvulos se desarrollan en **gametófitos** femeninos; los que se producen en las anteras se desarrollan en gametofitos masculinos inmaduros (**granos de polen**). Las flores producen adaptaciones para evitar la autopolinización.

Sección 30.2 La forma, el patrón, el color y la fragancia de una flor típicamente reflejan la relación evolutiva con un **vector de polinización**, que por lo general es un animal coevolucionado. Los **polinizadores** coevolucionados reciben **néctar**, polen u otra gratificación por visitar a las flores.

Secciones 30.3, 30.4 La meiosis de las células diploides que se hallan en el interior de los sacos de polen de las anteras produce microsporas haploides. Cada **microspora** forma un grano de polen.

La mitosis y la división citoplásmica de una célula presente en un óvulo producen cuatro **megasporas**, una de las cuales da origen al gametofito femenino. Una de las siete células de este gametofito es el huevo; otra se convierte en la **célula madre del endospermo**.

La **polinización** es el arribo de los granos de polen a un estigma receptor. Un grano de polen germina y forma un tubo polínico que contiene dos células espermáticas. Señales moleculares específicas de especie, guían el crecimiento del tubo hacia abajo a través del tejido de los carpelos hasta llegar al huevo. En la **doble fertilización**, una de las células del esperma en el tubo polínico fertiliza el huevo, para formar un cigoto; la otra se fusiona con la célula madre del endospermo y forma el **endospermo**.

■ Usa la animación de CengageNOW para conocer más a fondo el ciclo de vida de una dicotiledónea.

Sección 30.5 A medida que un cigoto se convierte en embrión, el endospermo almacena nutrientes provenientes de la planta, las capas protectoras del óvulo se convierten en la cubierta de la semilla. Una **semilla** es un óvulo maduro: un esporofito embrionario más el endospermo encerrado dentro de la cubierta de la semilla.

Los embriones de las dicotiledóneas transfieren nutrientes del endospermo a sus dos cotiledones. Los carbohidratos, lípidos y proteínas almacenados en el endospermo o el cotiledón

hacen que las semillas sean una fuente de nutrientes para los humanos y los animales.

Sección 30.6 A medida que el embrión del esporofito se desarrolla, la pared del ovario y algunas veces otros tejidos maduran y se convierten en un **fruto** que contiene a las semillas. El fruto participa en la protección y dispersión de las semillas.

■ Usa la animación en CengageNOW para ver cómo el embrión de un esporofito se convierte en la semilla de una dicotiledónea.

Sección 30.7 Muchas especies de plantas fanerógamas se reproducen asexualmente por **reproducción vegetativa**. Los descendientes producidos por reproducción asexual son clones de los padres. Muchas plantas valiosas para la agricultura se reproducen por medio de injertos o por **propagación a través de cultivo de tejidos**.

Autoevaluación

Respuestas en el apéndice III

- El _____ de una flor contiene uno o más ovarios en los cuales se desarrollan los huevos, ocurre la fertilización y maduran las semillas.
 - tubo de polen
 - carpelo
 - receptáculo
 - sépalo
- Las semillas son _____ maduros; los frutos son _____ maduros.
 - ovarios; óvulos
 - óvulos; estambres
 - óvulos; ovarios
 - estambres; ovarios
- La meiosis de las células ubicadas en los sacos polínicos forman _____ haploides.
 - megasporas
 - microsporas
 - estambres
 - esporofitos
- Después de la meiosis en el óvulo, se forman _____ megasporas.
 - dos
 - cuatro
 - seis
 - ocho
- La cubierta de la semilla se forma a partir de _____.
 - la pared del óvulo
 - el ovario
 - el endospermo
 - residuos de los sépalos
- Los cotiledones se desarrollan como parte de _____.
 - los carpelos
 - los frutos accesorios
 - los embriones del esporofito
 - los pecíolos
- Nombre una de las gratificaciones que un polinizador recibe como premio en la visita a la flor de su pareja vegetal coevolutiva.

Ejercicio de análisis de datos

Massonia depressa es una planta suculenta de lento crecimiento originaria del desierto de Sudáfrica. Las flores de color opaco de esta monocotiledónea brotan a nivel del suelo, tienen pétalos diminutos, emiten un aroma a levadura y producen un néctar espeso y gelatinoso. Estas características hicieron que los investigadores sospecharan que tanto los roedores del desierto, como los gerbos, son los que polinizan a estas plantas (figura 30.17).

Para probar su hipótesis, los investigadores atraparon a los roedores de los alrededores del lugar donde *M. depressa* crece y analizaron trazas de polen en ellos. También pusieron algunas plantas en jaulas que no permitieran la entrada a los mamíferos, pero sí a los insectos, para comprobar si los frutos y las semillas se formarían en ausencia de los roedores. Los resultados se muestran en la figura 30.18.

1. ¿Cuántos roedores de los 13 que fueron capturados mostraron alguna evidencia de tener polen de *M. depressa*?
2. ¿Debería esta única evidencia ser suficiente para concluir que los roedores son los principales polinizadores de esta planta?
3. ¿Cómo hicieron para que el promedio de semillas producidas por las plantas que se encontraban dentro de las jaulas fueran comparables con los de las plantas control?
4. A partir de estos datos se puede comprobar la hipótesis de que los roedores son necesarios para la polinización de *M. depressa*? ¿Por qué sí o no?

Figura 30.18 A la derecha, los resultados de los experimentos realizados para probar la polinización por roedores de la planta *M. depressa*. (a) Evidencia de las visitas a *M. depressa* por los roedores. (b) La producción del fruto y la semilla de *M. depressa* con y sin visitas de mamíferos. Se impidió el acceso a los mamíferos encerrando las plantas en jaulas de alambre que permitían el libre paso a los insectos. En cada grupo fueron ensayadas 23 plantas.

8. Una nueva planta se forma por medio de _____ a partir de un tejido o estructura que cae o es separada de la planta madre.
 - a. partenogénesis
 - b. exocitosis
 - c. reproducción vegetativa
 - d. crecimiento nodal
9. Deseosa de impresionar a sus amigos con su amplio conocimiento de botánica, Dixie Bee prepara un plato de frutas tropicales para una fiesta y parte una papaya (*Carica papaya*). La piel suave y el tejido suave de la pulpa encierra muchas semillas en un tejido mucilaginoso (figura 30.16a). Como sabía que sus amigos seguramente le preguntarían cómo clasificar este fruto, fue a buscar su libro de botánica y lo abrió en la sección 30.6. ¿Qué explicación encontró?
10. Después de haber impresionado a sus amigos, Dixie Bee piensa preparar una fuente de duraznos (figura 30.16b) para su siguiente fiesta. ¿Cómo clasificaría ella este fruto?
11. Relaciona los términos con la descripción que más se ajuste.

_____ óvulo	a. tubo polínico con sus contenidos
_____ receptáculo	b. saco embrionario de siete células, una con dos núcleos
_____ doble fertilización	c. comienza como una masa celular en el ovario; podría convertirse en una semilla
_____ antera	d. parte reproductiva femenina
_____ carpelo	e. con sacos de polen en el interior
_____ gametofito femenino maduro	f. base del brote floral
_____ gametofito masculino maduro	g. formación del cigoto y de la primera célula del endospermo

■ Visita [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.

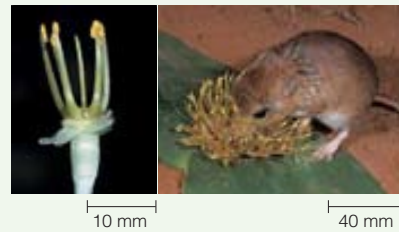


Figura 30.17 Las flores opacas, sin pétalos y al nivel del suelo, producidas por *Massonia depressa* son accesibles a los roedores, que meten su cabeza entre los estambres para llegar al néctar. Observa el polen en el hocico del gerbo.

Tipo de roedor	Número de atrapados	# con polen en el hocico	# con polen en las heces
Rata de la roca de Namaqua	4	3	2
Ratón espinoso del Cabo	3	2	2
Gerbo de patas peludas	4	2	4
Gerbo de orejas cortas del Cabo	1	0	1
Ratón pigmeo africano	1	0	0

a

	Mamíferos con acceso a las plantas	Mamíferos excluidos de las plantas
Porcentaje de plantas que produjeron fruto	30.4	4.3
Número promedio de frutos por planta	1.39	0.47
Número promedio de semillas por planta	20.0	1.95

b

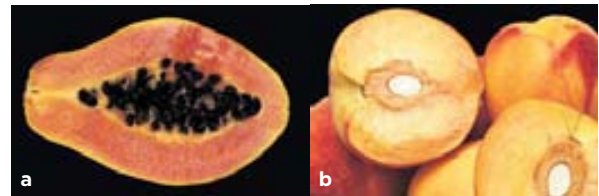


Figura 30.16 Secciones tangenciales descubren las semillas de dos frutos maduros: (a) papaya (*Carica papaya*) y (b) durazno (*Prunus*).

Pensamiento crítico

1. ¿Esperaría que los vientos, las abejas, las aves, los murciélagos, las mariposas o las polillas polinicen la flor que aparece en la fotografía de la izquierda?
2. Todas, excepto una, las especies de aves de pico largo nativas de la selva de Nueva Zelanda están extintas en la actualidad. El número de individuos de la especie sobreviviente, el kereru, está disminuyendo rápidamente debido a la pérdida del hábitat, la depredación, la caza furtiva y la competencia entre especies que prácticamente acabaron con las otras especies de aves nativas. El kereru sigue siendo el único agente de dispersión de varios árboles nativos que producen semillas y frutos grandes. Una especie de árbol, el puriri (*Vitex lucens*), produce la madera más apreciada de Nueva Zelanda. Explica, en términos de selección natural, por qué esperarías ya no ver árboles nuevos de puriri en Nueva Zelanda.

Desarrollo de las plantas

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Plantas increíbles, uvas maravillosas

En 1926, el investigador Ewiti Kurosawa estaba estudiando lo que en japonés se llama *bakane*, el efecto de “brotes excesivos”. Los tallos de las plántulas de arroz infectadas con el hongo *Gibberella fujikuroi*, crecían el doble de la largo que los de plántulas no infectadas. Los tallos anormalmente alargados eran débiles y curvados, eventualmente perdían fuerza y las plántulas morían. Kurosawa descubrió que podía provocar el alargamiento de manera experimental aplicando extractos del hongo a las plántulas. Años más tarde, otros investigadores purificaron la sustancia de los extractos fúngicos que causaban el alargamiento. La llamaron giberelina, en referencia al nombre del hongo.

Las giberelinas, hasta donde sabemos, son una clase principal de hormonas vegetales. Las hormonas son secretadas por moléculas señal que inducen alguna respuesta en sus células blanco. Las células que producen receptores moleculares para una hormona podrían estar en el mismo tejido que la célula que secreta la hormona, o en un tejido distante.

Los investigadores han aislado más de 80 formas diferentes de giberelinas de semillas de plantas con flor y hongos. Estas moléculas de señalización causan alargamiento de tallos y otros alargamientos colectivos en diferentes partes de la planta.

En la naturaleza, las giberelinas también ayudan a las semillas y a las yemas a salir de la etapa de latencia y reanuden el crecimiento durante la primavera.

La aplicación de giberelinas sintéticas ocasiona que los tallos del apio sean mas largos y crujientes. Impiden que la cáscara de las naranjas sin semilla de los huertos maduren antes de que éstas sean recogidas por los cosechadores. Examina las hermosas uvas sin semilla en los supermercados de las tiendas y maravíllate de lo carnosos que son los frutos de la planta de la uva (*Vitis*) y los densos grupos que forman alrededor del tallo. Las uvas sin semilla tienden a ser más pequeñas que las variedades con semilla debido a que las semillas subdesarrolladas no producen las cantidades normales de giberelina. Los cultivadores rocían las plantas de uvas sin semilla con giberelina sintética, la cual aumenta el tamaño final del fruto (figura 31.1). Las aplicaciones de giberelina hacen que los tallos se alarguen entre nodos, lo cual abre un espacio entre las uvas individuales. Una mejor circulación de aire entre las uvas reduce las infecciones y la invasión de hongos que dañan al fruto.

La giberelina y otras hormonas vegetales interactúan como parte de los controles para el crecimiento y desarrollo de las plantas. Las células las secretan a manera de respuesta a señales del entorno; cuando llegan las lluvias tibias de la primavera, después del frío invierno, y cuando las horas de luz solar aumentan.

En este capítulo complementamos nuestro estudio sobre las estructuras y funciones de las plantas. Hasta aquí, has leído acerca de la organización del tejido del crecimiento primario y secundario de las plantas con flor. Consideramos los sistemas de tejidos mediante los cuales las plantas obtienen y distribuyen agua y solutos que permiten su crecimiento. Analizamos cómo se reproducen las plantas, desde la formación de gametos y la polinización, hasta la formación de un esporofito embrionario al interior de una cubierta protectora de la semilla.

En cierto momento, tras su dispersión a partir de la planta original, la semilla germina y su crecimiento se reanuda. Con el paso del tiempo, el esporofito maduro típicamente forma flores y luego semillas propias. Dependiendo de la especie, la planta puede dejar caer viejas hojas a lo largo del año o en una sola ocasión: en el otoño.

Continuaremos describiendo los mecanismos internos que dirigen el desarrollo de las plantas y las condiciones ambientales que generan que estos mecanismos funcionen, o se detengan en distintas épocas o estaciones.

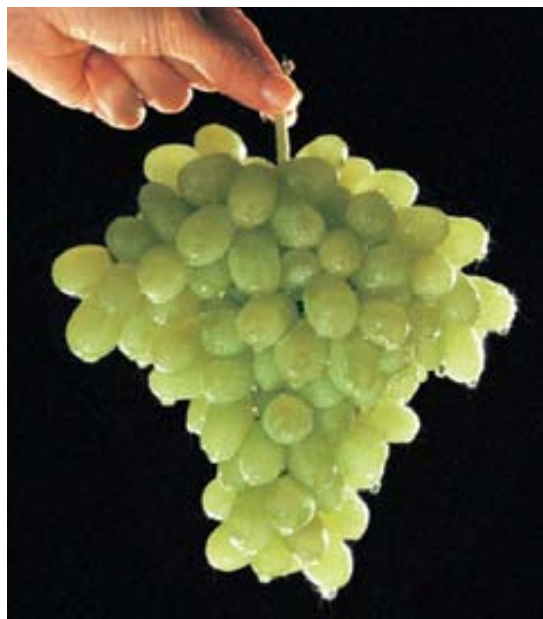


Figura 31.1 Las uvas sin semilla irradian encanto en el mercado. La hormona giberelina provoca que los tallos de la uva sean más largos, lo que mejora la circulación del aire alrededor de cada uva y les da más espacio para crecer. Además, el fruto también se alarga, lo cual pone felices a los cultivadores (las uvas son vendidas por peso).

Conceptos básicos



Patrones del desarrollo vegetal

El desarrollo incluye la germinación de la semilla y todos los eventos del ciclo de vida; el desarrollo de la raíz, el desarrollo del brote, la floración, la formación del fruto y la latencia. Estas actividades tienen una base genética, pero también son influenciadas por factores ambientales. [Sección 31.1](#)



Mecanismos de acción hormonal

La comunicación célula-célula es esencial para el desarrollo y la supervivencia de todos los organismos multicelulares. En las plantas, tal comunicación ocurre por medio de las hormonas. [Secciones 31.2, 31.3](#)



Respuestas a señales del ambiente

Las plantas responden a señales ambientales, que incluyen la gravedad, la luz solar, los cambios estacionales que afectan la duración de la noche y la temperatura que alteran los patrones de crecimiento. Los patrones cíclicos del crecimiento son respuestas a cambios estacionales y a otros patrones ambientales recurrentes. [Secciones 31.4, 31.6](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Este capítulo revisa las hormonas (sección 27.2), la homeostasis (27.5), y las vías de señalización (27.6) en el contexto de la fisiología vegetal. En las plantas el desarrollo depende de la comunicación célula-célula, justo como lo hace el desarrollo animal (15.3).
- Las hormonas vegetales participan en la expresión de los genes y en el control (15.1), y la función de las estructuras como los meristemos (28.3) y los estomas (29.4).
- A medida que aprendas sobre las respuestas de las plantas a los estímulos ambientales, irás conformando tu entendimiento de los carbohidratos (3.2, 3.3); de cómo la turgencia (5.6) presiona las paredes celulares de las plantas (4.12); acerca de la luz (7.1); y acerca de la fotosíntesis (7.4, 7.6). También revisarás los componentes celulares, incluyendo plástidos (4.11), el citoesqueleto (4.13) y las proteínas de transporte de las membranas (5.2).

¿Por qué opción votarías? El 1-metilciclopropano o MCP, es un gas que impide que el etileno se una a las células en los tejidos vegetales. Es usado para prolongar la vida de almacén de las flores cortadas y del tiempo de almacén de los frutos. ¿Deberían los productos tratados con MCP ser etiquetados para alertar a los consumidores? Visita CengageNOW para ver detalles y votar en línea. Sólo disponible en inglés.

- Los patrones de desarrollo de las plantas tienen una base genética, pero también están influenciados por el ambiente.
- Conexiones con Carbohidratos 3.3, Paredes celulares de la planta 4.12, Control genético 15.1, Hormonas 27.2, Meristemos 28.3.

En el capítulo anterior describimos y dejamos al esporofito embrionario hasta su dispersión de la planta madre. ¿Qué sucede después? Una planta embrionaria completa con meristemos apicales del brote y de la raíz se formó como parte del embrión (figura 31.2). Sin embargo, la semilla se secó a medida que maduró, y la desecación causó que las células del embrión detuvieran su división. El embrión entró temporalmente en un periodo de desarrollo suspendido llamado latencia.

Un embrión podría detener su crecimiento dentro de la cubierta de la semilla durante años hasta que reanuda su actividad metabólica. La **germinación** es el proceso por el cual el esporofito embrionario maduro reanuda su crecimiento. El proceso comienza con la absorción de agua por la semilla. El agua activa enzimas que inicia la hidrólisis del almidón almacenado para producir monómeros de azúcar. También hidrata los tejidos en el interior de la semilla, de modo que la cubierta se divide, se abre, y penetra el oxígeno. Las células del meristemo en el embrión comienzan a usar los azúcares y el oxígeno por respiración aeróbica a medida que comienzan a dividirse rápidamente. La planta embrionaria empieza a crecer a partir de los meristemos. La germinación termina cuando la primera parte del embrión, la raíz embrionaria, o radícula emerge de la cubierta de la semilla.

La latencia de la semilla es una adaptación específica al clima que permite que la germinación se lleve a cabo solamente cuando las condiciones del ambiente se inclinan a favor del crecimiento de una planta. Por ejemplo, el clima en las regiones cercanas al ecuador no varía estacionalmente, de modo que las semillas de la mayoría de las plantas nativas de tales regiones no entran en latencia; pueden germinar tan pronto maduran. En cambio, las semillas de muchas plantas anuales nativas de las regiones más frías son dispersadas en el otoño. Si ellas germinaran de manera inmediata, las plántulas no deberían sobrevivir al frío invierno; en vez de ello, las semillas permanecen latentes hasta la primavera, cuando las condiciones de temperatura y los días más largos favorecen el desarrollo de las plántulas.

¿Cómo sabe el esporofito embrionario cuando tiene que germinar? Las señales, aparte de la presencia del agua, difieren entre especies; todas tienen una base genética diferente. Por ejemplo, algunas de las cubiertas de las semillas son tan densas que deben tener abrasión o ser rotas (por masticación, por ejemplo) antes de que el agua pueda entrar a la semilla. Las semillas de algunas especies de lechuga (*Lactuca*) deben exponerse a la luz del Sol. La germinación de las semillas de una amapola (*Eschscholzia californica*) es inhibida por la luz y estimulada por el humo. Las semillas de algunas especies de pino (*Pinus*) no germinaran a menos que previamente hayan sido quemadas. Las semillas de muchas plantas de clima frío requieren de la exposición a temperaturas de congelación.

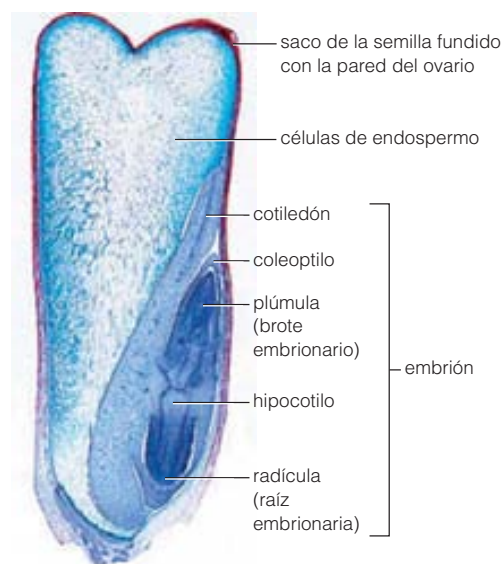


Figura 31.2 Anatomía de una semilla de maíz (*Zea mays*). Durante su germinación, se reanuda la división celular principalmente en los meristemos apicales de la plúmula (el brote embrionario) y de la radícula (la raíz embrionaria).

Una plúmula consiste en un meristemo apical y dos hojas diminutas. En los pastos como el maíz el crecimiento de esta delicada estructura al atravesar el suelo, es protegida por un coleoptilo en forma de túnica.

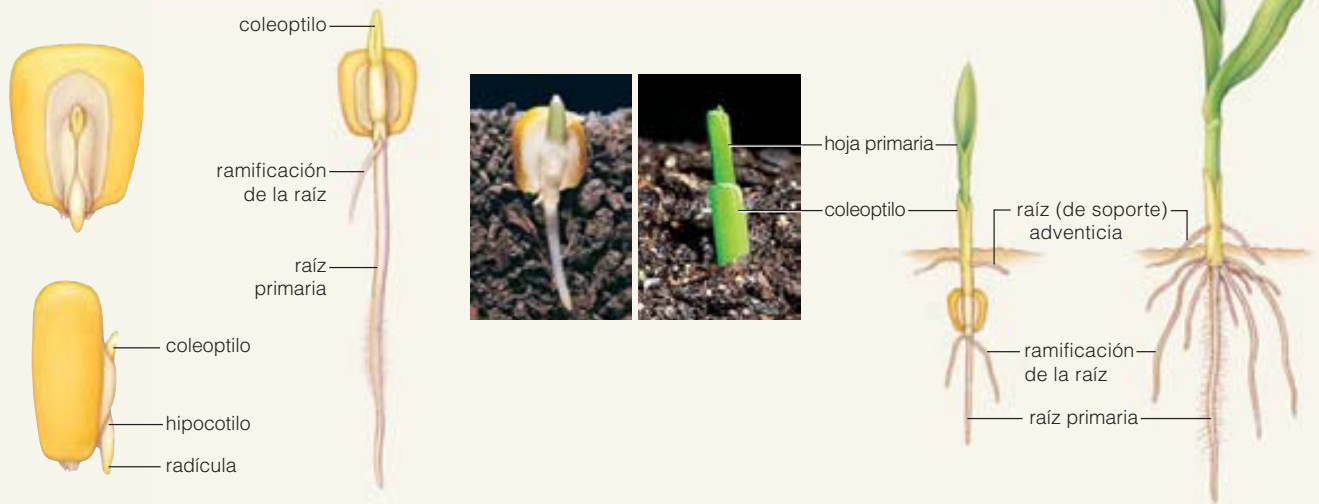
La germinación es sólo uno de los muchos patrones de desarrollo en las plantas. A medida que el esporofito crece y madura, sus tejidos y partes se desarrollan en otros patrones característicos de su especie (figuras 31.3 y 31.4). Las hojas se producen y forman en tamaños predecibles, los tallos se alargan y engruesan en direcciones particulares, la floración ocurre en ciertas épocas del año, y así sucesivamente. Como en la germinación, estos patrones tienen una base genética, pero también tienen un componente ambiental.

El desarrollo incluye al **crecimiento**, el cual es un aumento en el número y tamaño celular. Las células vegetales están interconectadas por paredes compartidas, de modo que no pueden cambiar de lugar dentro del organismo. Por lo tanto, el crecimiento de la planta ocurre principalmente en la dirección de la división celular —y la división celular ocurre principalmente en los meristemos. Detrás de los meristemos, las células se diferencian y forman tejidos especializados. Sin embargo, de manera distinta a la diferenciación celular animal, la diferenciación celular vegetal es comúnmente reversible, como cuando brotes nuevos son formados en las raíces maduras, o cuando nuevas raíces emergen de un tallo maduro.

Para repasar en casa

¿Qué es el desarrollo vegetal?

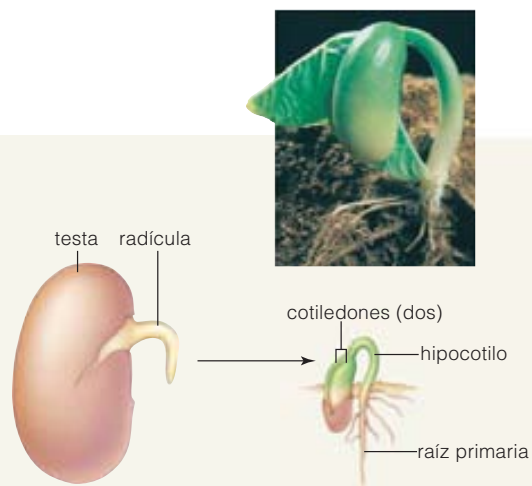
- En las plantas, el crecimiento y la diferenciación dan como resultado la formación de tejidos y estructuras de acuerdo a patrones predecibles.
- La germinación y los otros patrones de desarrollo son el resultado de la expresión genética y de las influencias ambientales.



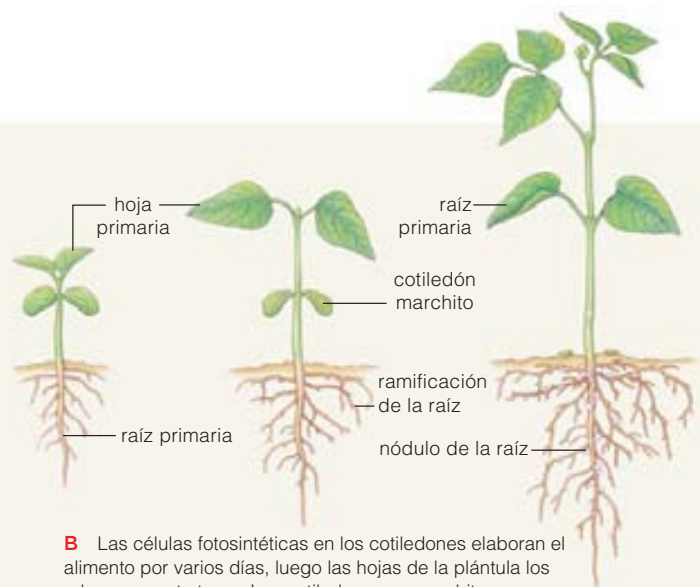
A Después de que germina el grano de maíz (semilla), emerge la radícula y el coleoptilo. La radícula se desarrolla en la raíz primaria. El coleoptilo crece hacia arriba y abre un canal en el suelo hacia la superficie, donde detiene su crecimiento.

B La plúmula se desarrolla en el brote primario de la plántula, la cual se abre paso a través del coleoptilo y comienza a fotosintetizar. En las plantas de maíz, las raíces adventicias que se desarrollan del tallo proporcionan soporte adicional para el rápido crecimiento de la planta.

Figura 31.3 Animada El crecimiento temprano del maíz (*Zea mays*), una monocotiledónea.



A Después de que la semilla germina, su radícula emerge y se dobla en forma de gancho. La luz solar causa que el hipocotilo se enderece, y jala a los cotiledones hacia arriba del suelo.



B Las células fotosintéticas en los cotiledones elaboran el alimento por varios días, luego las hojas de la plántula los relevan en esta tarea. Los cotiledones se marchitan y caen.

Figura 31.4 Animada El crecimiento temprano de la planta del frijol común (*Phaseolus vulgaris*), una dicotiledónea.

- El desarrollo de la planta depende de la comunicación célula-célula, la cual es mediada por hormonas vegetales.
- Conexiones con Factores de transcripción 15.1, Comunicación celular en el desarrollo animal 15.3, Función de los estomas 29.4.

Hormonas vegetales

Podrías sorprenderte al leer que el desarrollo vegetal depende de la extensiva coordinación entre células individuales, tal como ocurre con los animales (sección 15.3). Una planta es un organismo, no solamente una colección de células, y como tal se desarrolla como una unidad. Las células de las diferentes partes de una planta coordinan sus actividades mediante la comunicación entre ellas. Tal comunicación significa, por ejemplo, que el crecimiento de la raíz y del tallo se llevan a cabo al mismo tiempo.

Las células vegetales usan hormonas para comunicarse entre sí. Las **hormonas vegetales** son moléculas de señalización que pueden estimular o inhibir el desarrollo de las plantas, incluyendo el crecimiento. Las señales ambientales como la disponibilidad de agua, la duración de la noche, la temperatura y la gravedad influyen a las plantas para que activen la producción y dispersión de las hormonas. Cuando una hormona vegetal se liga a una célula blanco, podría modificar la expresión de los genes, la concentración de los solutos, la actividad enzimática, o activar otras moléculas en el citoplasma. Se darán ejemplos en las secciones posteriores.

Los cinco tipos de hormonas vegetales: giberelinas, auxinas, ácido abscísico, citocininas y etileno, interactúan entre sí para orquestar el desarrollo vegetal (tabla 31.1).

Giberelinas El crecimiento y otros procesos del desarrollo en todas las plantas con flor, gimnospermas, musgos, helechos y algunos hongos, son regulados en parte por las **giberelinas**. Estas hormonas inducen la división y la elongación celular en el tejido del tallo; de este modo, causan el alargamiento de los tallos entre los nodos. Como te mencionamos en la introducción del capítulo, este efecto puede demostrarse mediante la aplicación de giberelina a las hojas de las plantas jóvenes (figura 31.5). Los tallos cortos de las plantas de chícharo enano de Mendel (sección 11.3) son el resultado de una mutación que reduce la tasa de síntesis de las giberelinas de estas plantas. Las giberelinas también participan en romper la latencia de las semillas, en la germinación de las semillas, en la inducción de la floración en plantas bianuales y en algunas otras plantas.



Figura 31.5 ¡Coles increíbles! Las tres plantas de col más altas fueron tratadas con giberelinas. Las dos cortas al frente de la escalera, no fueron tratadas.

Tabla 31.1 Principales hormonas vegetales y algunos de sus efectos

Hormona	Fuente primaria	Efecto	Sitio del efecto
Giberelinas	Punta del tallo, hojas jóvenes	Estimula la división y la elongación celular	Internodo del tallo
	Embrión	Estimula la germinación	Semilla
	Embrión (pasto)	Estimula la hidrólisis del almidón	Endospermo
Auxinas	Punta del tallo, hojas jóvenes	Estimula la elongación celular, inicia la formación de raíces laterales, inhibe el crecimiento (dominancia apical), estimula la diferenciación del xilema, inhibe la abscisión	Tejidos en crecimiento Raíces Yemas axilares Cambium Hojas, frutos
	Embriones en desarrollo	Estimula el desarrollo del fruto	Ovario
Ácido abscísico	Hojas	Cierra los estomas	Células guardia
	Óvulo	Estimula la formación de yemas latentes Inhibe la germinación	Cubierta de la semilla
Citocininas	Punta de la raíz	Estimulan la división celular Inhiben la senescencia (envejecimiento)	Punta del tallo, yemas axilares Hojas
Etileno	Tejido dañado o envejecido	Inhibe la elongación celular	Tallo
		Estimula la senescencia (envejecimiento)	Hojas
		Estimula la maduración	Frutos



Figura 31.6 El efecto sobre de enraizamiento que provoca un polvo que contiene auxina. Se muestran explantes de madreseña de invierno (*Lonicera fragrantissima*) que fueron tratados con mucha auxina (derecha), poca auxina (en medio) y sin auxina (izquierda).

Auxinas Las auxinas son hormonas vegetales que promueven o inhiben la división y la elongación celular, dependiendo del tejido donde llevan a cabo su acción. Las auxinas que se producen en los meristemos apicales provocan la elongación de los brotes. También inducen la división y la diferenciación celular en el cambium vascular, en el desarrollo del fruto en los ovarios, y en la formación de raíces laterales en las raíces (figura 31.6). Las auxinas también tienen efectos inhibitorios. Por ejemplo, el producido en la punta de un brote impide el crecimiento de las yemas laterales junto con el alargamiento del tallo, un efecto llamado **dominancia apical**. Los jardineros generalmente eliminan los meristemos apicales del brote para hacer que una planta tenga mayor número de ramificaciones. Eliminando las puntas de los extremos se provee de auxinas al tallo principal, de tal forma que las yemas laterales produzcan ramas. Las auxinas también inhiben la abscisión, que es la caída de las hojas, flores y frutos de la planta.

Ácido abscísico El ácido abscísico (ABA) es una hormona que fue nombrada equivocadamente; inhibe el crecimiento y tiene poca relación con la abscisión. El ABA es parte de una respuesta al estrés que causa el cierre de los estomas (sección 29.4). También distribuye los productos fotosintéticos de las hojas a las semillas, un efecto que predomina sobre los efectos estimulatorios del crecimiento inducidos por otras hormonas a medida que la época de crecimiento llega a su fin. El ABA inhibe la germinación de las semillas de algunas especies, como la manzana (*Malus*). Estas semillas no germinan antes de que la mayor parte del ABA que contienen se ha degradado, por ejemplo por un periodo largo de frío y condiciones húmedas.

Citocininas Las citocininas vegetales se forman en las raíces y viajan a través del xilema hacia los brotes, en donde inducen las divisiones celulares en los meristemos apicales. Estas hormonas también liberan a las yemas de la dominancia apical, e inhiben el proceso de envejecimiento normal en las hojas. Las citocininas son señales que avisan a los brotes que las raíces están saludables y activas. Cuando las raíces dejan de crecer, no producen citocininas, de modo que el crecimiento del brote se vuelve más lento y las hojas comienzan a deteriorarse.

Tabla 31.2 Algunos usos comerciales de las hormonas vegetales

Giberelinas Aumentan el tamaño del fruto; retrasan la maduración del fruto, las formas sintéticas pueden hacer que algunas mutantes enanas crezcan más alto.

Auxinas sintéticas Promueven la formación de la raíz en explantes; inducen la producción de frutos sin semilla antes de la polinización y retienen el fruto maduro en los árboles hasta que se cosechan; son ampliamente usadas en la agricultura como herbicidas de malezas de hoja ancha.

ABA Induce la reserva del vivero a entrar en latencia antes del embarque para minimizar el daño durante el manejo manual.

Etileno Permite el embarque de frutos verdes, todavía duros (minimiza que se malluguen y también la pudrición). La aplicación de dióxido de carbono detiene la maduración del fruto en su tránsito hacia el mercado, luego el etileno es aplicado para madurar rápidamente la fruta distribuida.

Etileno La única hormona gaseosa, el etileno, se produce en células dañadas. También es producido en el otoño en plantas deciduas, o al final del ciclo de vida como parte de un proceso normal de envejecimiento de la planta. El etileno inhibe la división celular en los tallos y en las raíces. También induce la maduración y la caída de frutos y hojas y es ampliamente usado para la maduración artificial de los frutos que se cosechan mientras aún están verdes (tabla 31.2).

Otras moléculas de señalización

Como ahora sabes, otras moléculas de señalización funcionan en diferentes aspectos del desarrollo vegetal. Por ejemplo, los brasinoesteroides estimulan la división y la elongación celular; los tallos se quedan cortos en su ausencia. La proteína FT es parte de una vía de señalización en la formación de la flor. El ácido salicílico, una molécula similar a la aspirina, interactúa con el óxido nítrico para regular la transcripción de productos génicos que ayudan a las plantas a resistir el ataque por patógenos. La sistemina es un polipéptido que se forma cuando las larvas de insectos se alimentan de los tejidos vegetales; induce la transcripción de genes que codifican la presencia de toxinas de insectos. Los jasmonatos, derivados de los ácidos grasos, interactúan con otras hormonas para controlar la germinación, el crecimiento de la raíz y la defensa de los tejidos. En la siguiente sección verás un ejemplo de cómo los jasmonatos ayudan a defender a los tejidos de la planta.

Para repasar en casa

¿Qué regula el crecimiento y el desarrollo en las plantas?

- Las hormonas vegetales son moléculas de señalización que influyen el desarrollo vegetal.
- Las cinco clases principales de hormonas vegetales son giberelinas, auxinas y citocininas, ácido abscísico y etileno.
- Las interacciones entre las hormonas y otros tipos de moléculas señal inducen o inhiben la división, la elongación y la diferenciación celular y otros eventos.

- Las hormonas vegetales participan en la percepción, la transducción y la respuesta a las señales.
- Conexiones con Carbohidratos 3.2 y 3.3, Proteínas de membrana 5.2, Turgencia 5.6, Paredes de las células vegetales 4.12, RuBisCo 7.6, Expresión de genes 15.1, Transducción de señales 27.6.

Giberelinas y germinación

Durante la germinación, el agua absorbida por una semilla de cebada causa que las células del embrión liberen giberelina (figura 31.7). La hormona se difunde hacia la aleurona, una capa de células rica en proteína que rodea al endospermo. En la aleurona, la giberelina induce la transcripción del gen de la amilasa, una enzima que hidroliza al almidón en monómeros de azúcar (secciones 3.2 y 3.3). La

amilasa es liberada hacia el interior almidonoso del endospermo, donde procede a degradar las moléculas de almidón almacenado para convertirlas en azúcares. El embrión capta los azúcares y los usa para la respiración aeróbica, cuya energía sirve para producir las divisiones celulares rápidas en los meristemos del embrión.

Aumento por auxinas

Hay pocas auxinas naturales, pero la única con el mayor de los efectos es el ácido indol-3-acético (AIA). Esta molécula desempeña un papel crítico en todos los aspectos del desarrollo vegetal, comenzando con la primera división celular del cigoto. Participa en la polaridad y en la formación del patrón del tejido en el embrión, en la formación de las partes de la planta (hojas primarias, brotes apicales, tallos y raíces), en la diferenciación de los tejidos vasculares, en la formación de las raíces laterales (y adventicias en algunas especies), y como podrás ver en las secciones siguientes, en las respuestas a estímulos ambientales.

¿Cómo puede una molécula tener tantas funciones? Parte de la respuesta es que el AIA tiene múltiples efectos en las células vegetales. Por ejemplo, provoca que las células se expandan al aumentar la actividad de las bombas de protones, las cuales son proteínas transportadoras de la membrana, que bombean iones hidrógeno del citoplasma hacia la pared celular. Esto resulta en la acidez que induce que la pared sea menos rígida. La presión de turgencia sobre la pared suave por el lado interno estira la célula de manera irreversible. El AIA también afecta la expresión de los genes mediante el ligamiento de ciertas moléculas regulatorias. Este ligamiento produce la degradación de proteínas represoras que bloquean la transcripción de genes específicos (sección 15.1).

El AIA puede ejercer diferentes efectos en diferentes concentraciones. Aunque está presente en casi todos los tejidos de una planta, el AIA no se distribuye por igual en ellos. En un esporofito, el AIA se elabora principalmente en las puntas de las raíces y hojas jóvenes, y su concentración es más alta allí. Forma gradientes en los tejidos vegetales para moverse lejos de estas partes en desarrollo, pero el movimiento es más complicado que lo que puede explicarse a través del proceso de difusión.

El AIA viaja en el floema por muy largas distancias, como desde los brotes a las raíces. En distancias más cortas se mueve en el sistema de transporte de célula a célula que incluye el transporte activo. El AIA se difunde en la célula, pero también es transportado de manera activa por proteínas de membrana localizadas en la parte superior de la célula. Se mueve hacia afuera de las células únicamente por medio de acarreadores de flujo, los cuales son proteínas del transporte activo presente en el fondo de la célula. En otras palabras, el AIA se mueve hacia adentro de la célula por un extremo y sale de la célula por el otro. De este modo, tiende a ser transportado de una manera polar a través de los tejidos locales, de la punta hacia la base del tallo (figura 31.8). Un mecanismo diferente mueve a las moléculas de auxina hacia arriba desde las puntas de las raíces hacia la unión del brote con la raíz.

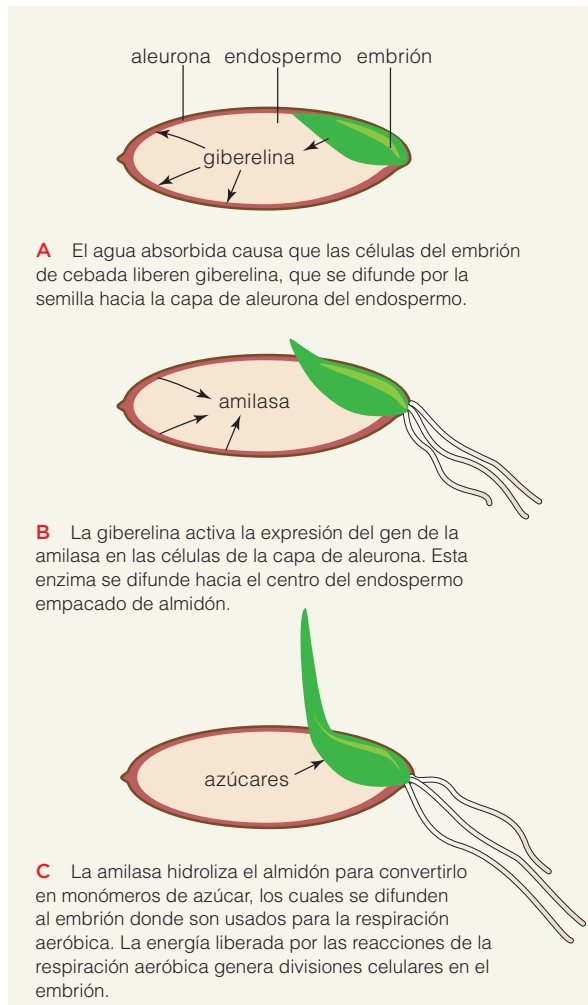


Figura 31.7 Acción de la giberelina durante la germinación de la semilla de cebada.

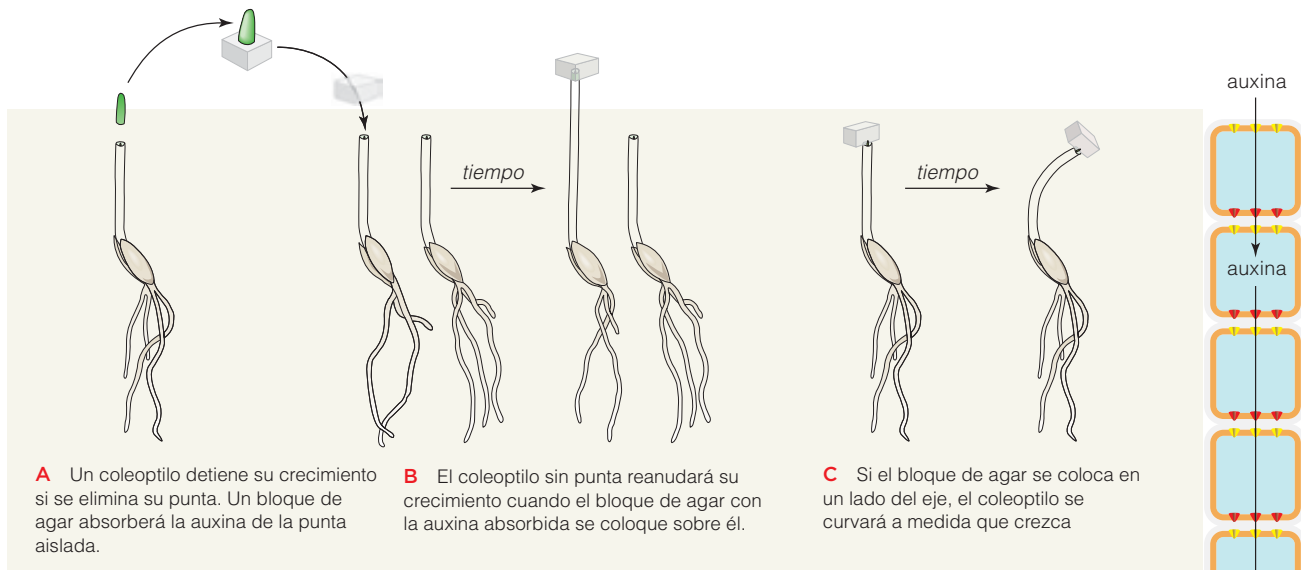


Figura 31.8 Animada Un coleoptilo se alarga en respuesta a la auxina producida en la punta. La auxina se mueve debajo de la punta pasando por las células del coleoptilo. El movimiento direccional es dirigido por diferentes tipos de transportadores de proteínas localizados en la parte superior y en la parte inferior de las membranas plasmáticas de las células (*derecha*).

Defensa y jasmonatos

Muchas plantas se defienden con espinas o químicos malolientes que repelen a los herbívoros (animales que se alimentan de plantas). Algunas obtienen ayuda de las avispas.

El daño a la hoja, como cuando es mordida por un herbívoro, activa una respuesta defensiva en la planta. La herida produce la escisión de ciertos péptidos (como la sistemina) en las células del mesófilo. Una vez activados, estos péptidos inducen la síntesis de jasmonatos, que a su vez encienden la transcripción de una gran variedad de genes.

Algunos de los productos de estos genes degradan moléculas que son usadas en las actividades normales de la célula, como la RuBisCO (sección 7.6), por lo que el crecimiento se vuelve lento temporalmente. Otros productos génicos producen químicos que la planta libera en el aire. Los químicos son detectados por avispas que parasitan a herbívoros (figura 31.9). La señalización es totalmente específica: una hoja libera un grupo diferente de químicos, dependiendo de qué tipo de herbívoro la está atacando. Ciertas especies de avispas reconocen estos químicos como una señal que las conduce a su presa favorita. Ellas siguen el rastro del gradiente de concentración de los químicos en el aire en dirección a la planta, donde atacan a los herbívoros.

Para repasar en casa

¿Cuáles son algunos de los ejemplos de los efectos de las hormonas vegetales?

■ Las giberelinas afectan la expresión de los genes para que utilicen los nutrientes durante la germinación; las auxinas causan alargamiento celular; y los jasmonatos participan en la señalización de la defensa.



Figura 31.9 Los jasmonatos en la defensa de las plantas. **(a)** Consuelo de Moraes estudia la señalización química de las plantas. **(b)** Una oruga alimentándose en una hoja de tabaco (*Nicotiana*) activa una respuesta química en las células de la hoja. Las células liberan al aire ciertos químicos. **(c,d)** Una avispa parasitoide sigue el rastro químico de las hojas que han sido dañadas, luego ataca a una oruga y deposita huevecillos en su interior. Cuando los huevos eclosionen liberará una larva que se alimenta de la oruga.

De Moraes descubrió que tales interacciones son altamente específicas: las células de la hoja liberan diferentes químicos en respuesta a diferentes especies de orugas. Cada químico atrae solamente a las avispas que parasitan a la especie de oruga que activa la liberación de las señales químicas.

- Las plantas alteran su crecimiento en respuesta a estímulos ambientales. Las hormonas son típicamente parte de este efecto.
- Conexiones con Plásmidos 4.11, Citoesqueleto 4.13, Pigmentos 7.1.

Las plantas responden al estímulo ambiental ajustando el crecimiento de las raíces y de los brotes. Estas respuestas son conocidas como tropismos, y son mediadas por hormonas. Por ejemplo, una raíz o un brote se dobla debido a diferencias en la concentración de las auxinas. Las auxinas que se acumulan en un lado del brote provocan que las células se alarguen más que las células del otro lado. El resultado es que el brote se dobla por el lado con menos auxina. La auxina tiene el efecto opuesto en las raíces: inhibe la elongación de las células de la raíz. De este modo, una raíz se doblará hacia el lado con más auxina.

Gravitropismo No importa cuál sea la posición de una semilla en el suelo al momento de su germinación, la radícula siempre crece hacia abajo, y el brote primario siempre crece hacia arriba. Incluso si una plántula es invertida después de que germina, la raíz y el brote primarios se curva-

rán de tal manera que la raíz crezca hacia abajo y el brote hacia arriba (figura 31.10). La respuesta del crecimiento a la gravedad es llamada **gravitropismo**.

¿Cómo “sabe” una planta qué dirección es hacia arriba? Los mecanismos que detectan la gravedad en muchos organismos están basados en **estatosolitos**. En las plantas, los estadosolitos son gránulos de almidón llamados amiloplastos (sección 4.11), que existen en las células de la cofia de la raíz, y también en células especializadas en la periferia de los tejidos vasculares del tallo.

Los gránulos de almidón son más pesados que el citoplasma, por lo que los estadosolitos tienden a posarse en la región más baja de la célula, cualquiera que ésta sea (figura 31.11). Cuando los estadosolitos se mueven, crean tensión en los microfilamentos de actina del citoesqueleto de la célula. Los filamentos están conectados a las membranas celulares, y se piensa que el cambio en la tensión estimula a ciertos canales de iones en las membranas. El resultado de todo esto es que los acarreadores de flujo de auxinas de la célula se mueven hacia el nuevo “fondo” de la célula a los pocos minutos de que se ha llevado a cabo un cambio de orientación. De este modo, la auxina siempre es transportada debajo de las raíces y de los brotes.

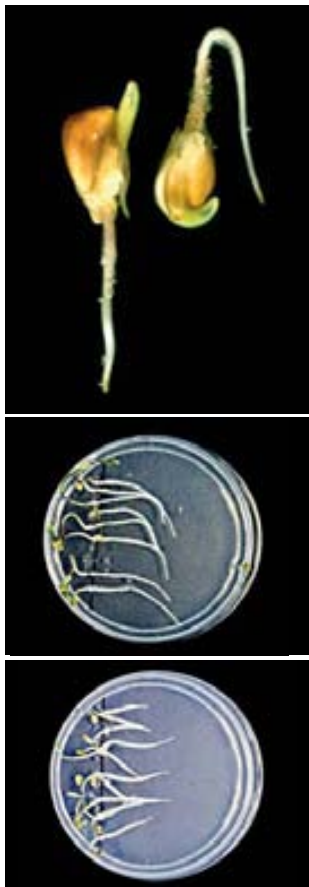
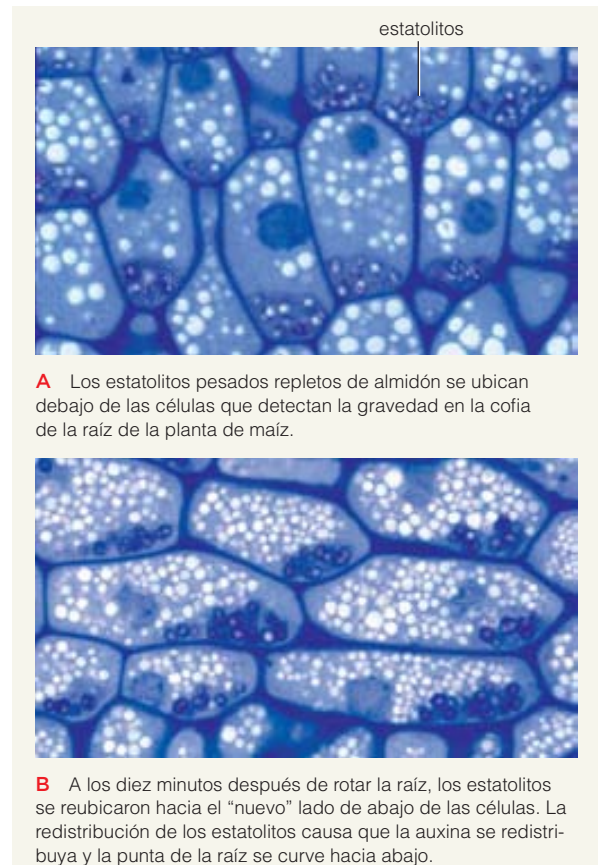


Figura 31.10
Gravitropismo.

A Gravitropismo de una plántula de maíz. No importa la orientación de una semilla sembrada en el suelo, la raíz primaria de la plántula crece hacia abajo y su brote primario crece hacia arriba.

B Estas plántulas fueron giradas 90° en contra de las manecillas del reloj al momento de germinar. La planta ajusta el cambio redistribuyendo la auxina y como consecuencia cambia la dirección de crecimiento.

C En la presencia de inhibidores del transporte de auxinas, las plántulas no ajustan la dirección de su crecimiento después de girarlas 90° en contra de las manecillas del reloj. Las mutaciones en los genes que codifican para las proteínas transportadoras de auxinas tienen el mismo efecto.



A Los estadosolitos pesados repletos de almidón se ubican debajo de las células que detectan la gravedad en la cofia de la raíz de la planta de maíz.

B A los diez minutos después de rotar la raíz, los estadosolitos se reubicaron hacia el “nuevo” lado de abajo de las células. La redistribución de los estadosolitos causa que la auxina se redistribuya y la punta de la raíz se curve hacia abajo.

Figura 31.11 Animada La gravedad, los estadosolitos y las auxinas.
Investiga: ¿En qué dirección fue rotada esta raíz?

Respuesta: 90° en contra de las manecillas del reloj



A La luz solar incide únicamente en un lado del coleoptilo

B La auxina es transportada al lado sombreado, en donde provoca que las células se alarguen.

Fototropismo La luz que proviene de una dirección provoca que un tallo se curve hacia su fuente. Esta respuesta, el **fototropismo**, orienta ciertas partes de la planta en la dirección que maximice la cantidad de luz interceptada por sus células fotosintéticas.

El fototropismo en las plantas ocurre en respuesta a la luz azul. Los pigmentos no fotosintéticos llamados fototropinas absorben la luz azul y transducen su energía hacia una cascada de señales intracelulares. El efecto final de esta cascada es que la auxina es redistribuida hacia el lado oscuro de un brote o coleoptilo. Como resultado de este fenómeno, las células en el lado oscuro se elongan más rápido que las células del lado iluminado. Las diferencias en las tasas de crecimiento entre las células de lados opuestos de un brote o coleoptilo provocan que toda la estructura se doble hacia la luz (figura 31.12).

Tigmotropismo El contacto de una planta con un objeto sólido podría resultar en un cambio en la dirección de su crecimiento, una respuesta llamada **tigmotropismo**. El mecanismo que da lugar a esta respuesta aún no es bien entendido, pero incluye los productos de iones calcio y al menos cinco genes llamados *TOUCH*.

Apreciamos el tigmotropismo cuando el zarcillo de una enredadera toca un objeto. Las células cercanas al área de contacto detienen su alargamiento, y las células en el lado opuesto del brote siguen alargándose. Las tasas de crecimiento desigual de las células de lados opuestos del brote causan que se enrollen alrededor del objeto (figura 31.13). Un mecanismo similar provoca que las raíces esquiven el contacto, lo que les permite “sentir” su travesía alrededor de las rocas y de otros objetos impenetrables del suelo.

El estrés mecánico, infligido por el viento o por los animales que pastan, inhibe el alargamiento del tallo en una respuesta de contacto que está relacionada con el tigmotropismo (figura 31.14).



Figura 31.12 Animada Fototropismo. (a, b) Las diferencias en la elongación celular mediadas por las auxinas entre los dos lados de un coleoptilo inducen que se curve hacia la luz. La foto muestra un trébol (*Oxalis*) en su respuesta a una fuente de luz direccional.



Figura 31.13 Zarcillo de la flor de la pasiflora (*Passiflora*) enrollándose tigmotrópicamente alrededor de un alambre usado como guía.



Figura 31.14 Efecto del estrés mecánico en plantas de jitomate. (a) Esta planta, el control, no fue agitada. (b) Esta planta fue agitada mecánicamente cada día durante 30 segundos, por un periodo de 28 días. (c) Ésta se agitó dos veces al día. Todas las plantas tenían la misma edad.

Para repasar en casa

¿Cómo responden las plantas a los estímulos ambientales?

■ Las plantas ajustan la dirección y la tasa de su crecimiento en respuesta a estímulos ambientales que incluyen la gravedad, la luz, el contacto y el estrés mecánico.

- Los cambios estacionales en la duración de la noche, en la temperatura y en la luz activan cambios estacionales en el desarrollo vegetal.
- Conexiones con Fotosíntesis 7.4 y 7.6, Genes maestros en la floración 15.2, Homeostasis en plantas 27.5.

Relojes biológicos

La mayoría de los organismos tienen un **reloj biológico**, es decir, un mecanismo interno que gobierna el tiempo en los ciclos rítmicos de actividad. En la sección 27.5 se mostró una planta de frijol que modificaba la posición de sus hojas para interceptar la luz en relación a un periodo de 24 horas aun cuando se mantenía en la oscuridad.

Un ciclo de actividad que comienza un periodo nuevo de 24 horas o aproximadamente, se llama **ritmo circadiano** (del latín *circa*, aproximadamente; *dies*, día). En la respuesta circadiana llamada **seguimiento solar**, una hoja o flor cambia su posición en respuesta a la trayectoria que sigue el Sol durante el día. Por ejemplo, un tallo de ranúnculo gira de modo que la flor en la parte superior de éste siempre quede de frente al Sol. A diferencia de una respuesta fototrópica, el seguimiento solar no implica la redistribución de auxina y crecimiento diferencial. En vez de ello, la absorción de la luz azul que hacen proteínas fotorreceptoras aumenta la presión de fluido en las células del lado soleado de un tallo o pecíolo. Las células cambian de forma, lo que provoca que el tallo se doble.

Mecanismos similares provocan que las flores de algunas plantas se abran únicamente en ciertas horas del día. Por ejemplo, las flores de muchas plantas que son polinizadas por murciélagos se despliegan, secretan néctar y liberan su fragancia únicamente durante la noche. El cierre periódico de las flores protege las delicadas partes reproductivas cuando la probabilidad de polinización es baja.

Ajustando el reloj

Al igual que un reloj mecánico, el biológico puede ser restablecido. La luz solar restablece los relojes biológicos de las

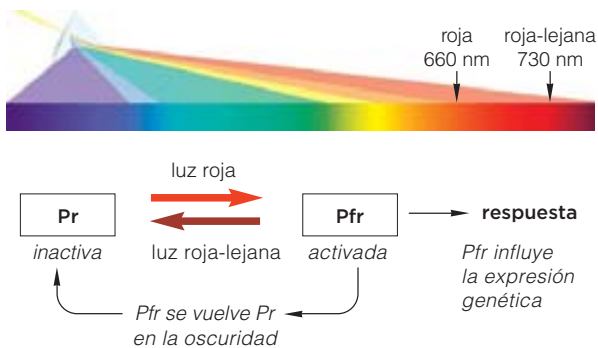


Figura 31.15 Animada La luz roja cambia la estructura de un fitocromo de la forma inactiva a la forma activa; la luz roja-lejana lo regresa a la forma inactiva. Los fitocromos activados controlan procesos importantes como la germinación y la floración.

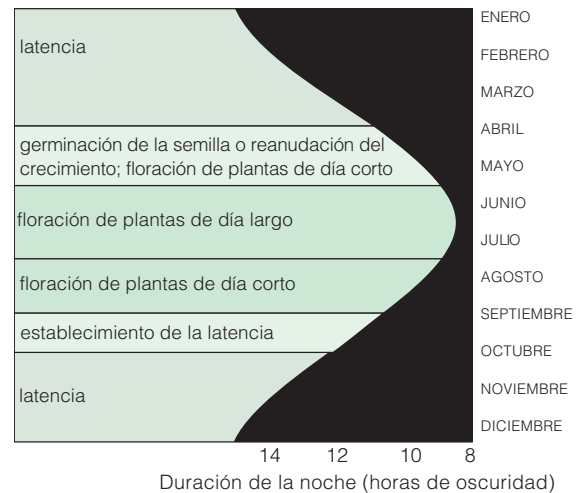


Figura 31.16 El crecimiento y el desarrollo de las plantas correlacionan con los cambios de clima estacionales en las zonas templadas del norte.

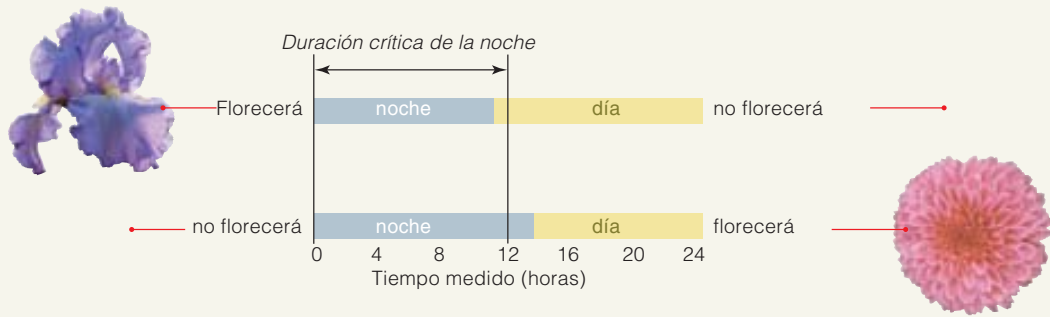
plantas mediante fotorreceptores llamados **fitocromos** que se activan o desactivan. Estos pigmentos verde-azules son sensibles a la luz roja (660 nanómetros) y a la luz roja lejana (730 nanómetros). Las cantidades relativas de estas longitudes de onda en la luz del Sol que llega a un ambiente dado varían durante el día y con la estación del año. La luz roja causa que los fitocromos cambien de una forma inactiva a una activa. La luz roja lejana invierte el proceso cambiando de la forma activa a la forma inactiva (figura 31.15).

Los fitocromos activos inducen la transcripción de muchos genes, incluyendo algunos que codifican componentes de la RuBisCO, del fotosistema II, para la ATP sintasa y otras proteínas usadas en la fotosíntesis; la fototropina para las respuestas fototrópicas y moléculas involucradas en la floración, el gravitropismo y la germinación.

¿En qué momento florecer?

La **fotoperiodicidad** es una respuesta del organismo a los cambios en la duración de la noche en relación con la duración del día. Excepto en el ecuador, la duración de la noche varía con la estación. Las noches son más largas en invierno que en el verano, y la diferencia aumenta con la latitud (figura 31.16).

Probablemente has notado que diferentes especies de plantas florecen en diferentes partes del año. En estas plantas, la floración es fotoperiódica. Las plantas de **días largos** como el iris florecen sólo cuando las horas de oscuridad caen debajo de un valor crítico (figura 31.17a). Los crisantemos y otras plantas de **días cortos** florecen solamente cuando las horas de oscuridad son mayores que cierto valor crítico (figura 31.17b). Los girasoles y otras plantas de **días neutros** florecen cuando maduran, sin importar la duración de la noche.



A Las plantas de día largo florecen solamente cuando las horas de oscuridad son *menores* que el valor crítico para la especie. Los iris florecerán sólo cuando la duración de la noche sea menor a 12 horas.

B Las plantas de día corto florecen solamente cuando las horas de oscuridad son *mayores* que el valor crítico para la especie. Los crisantemos florecerán únicamente cuando el periodo de noche exceda las 12 horas.

Figura 31.17 Animada Diferentes especies de plantas con flores en respuesta a diferentes periodos de oscuridad. Cada barra horizontal representa 24 horas.

La figura 31.18 muestra dos experimentos que determinaron cómo los fitocromos funcionan en la fotoperiodicidad. En el primer experimento, una planta de día largo y otra de día corto fueron expuestas a “noches” largas, interrumpidas por un breve pulso de luz roja (la cuál activa el fitocromo). Ambas plantas respondieron en su forma típica en relación a una estación de noches cortas. En el segundo experimento, el pulso de luz roja (la cuál activa el fitocromo) fue seguido por un pulso de luz roja lejana (que desactiva el fitocromo). Ambas plantas respondieron de acuerdo con su forma típica de relación a una estación de noches largas.

Las hojas detectan la duración de la noche y producen señales que viajan a través de la planta. En un experimento, se dejó una sola hoja de una planta de arrancamoños de día corto. La hoja fue protegida de la luz por 8 1/2 horas al día, lo cual es la cantidad umbral de oscuridad requerida para su floración. La planta floreció. Más tarde, la hoja fue injertada en otra planta de cadillo o arrancamoños que *no* había sido expuesta a largas horas de oscuridad. Después del injerto, la planta receptora también floreció.

¿Cómo un compuesto producido por las hojas induce la floración? En respuesta a la duración de la noche y a otros estímulos ambientales, las células de las hojas transcriben más o menos un gen de floración. El ARNm transcrito migra de las hojas a las puntas de los brotes, en donde es traducido. Su producto protéico ayuda a activar a los genes maestros que controlan la formación de las flores (sección 15.2).

La duración de la noche no es el único estímulo ambiental para la floración. Algunas flores bianuales y perennes florecen solamente después de su exposición a las temperaturas frías del invierno (figura 31.19). Este proceso es llamado **vernalización** (del latín *vernalis*, que significa “primaveral”).

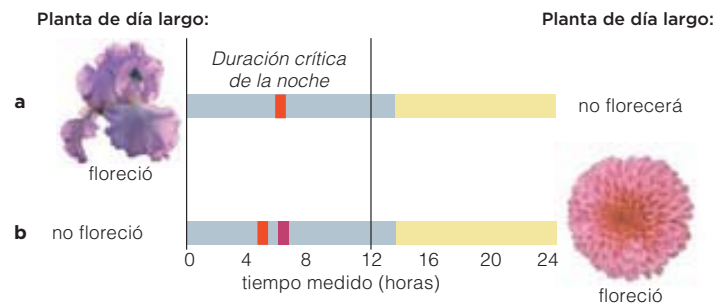


Figura 31.18 El fitocromo desempeña una función en la floración. (a) Un chispazo de luz roja que interrumpe una noche prolongada causa que las plantas respondan como si la noche fuera corta: las plantas de día largo florecen. (b) Un pulso de luz roja lejana, la cual inactiva el fitocromo, cancela el efecto del chispazo de luz roja: las plantas de día corto florecerán.

Figura 31.19 El efecto local del frío en las yemas latentes de lila (*Syringa*). Para este experimento, se dejó que una rama saliera del invernadero hacia el frío del invierno. El resto de la planta permaneció en el interior a temperaturas cálidas. Solamente las yemas expuestas a las bajas temperaturas del exterior reanudaron el crecimiento y florecieron durante la primavera.



Para repasar en casa

¿Las plantas tienen relojes biológicos?

- Las plantas con flores responden a estímulos ambientales recurrentes (ciclicos) del ambiente con ciclos recurrentes de desarrollo.
- El principal estímulo ambiental para la floración es la duración de la noche en relación a la duración del día, el cual varía de acuerdo a la estación en la mayoría de los lugares. Las bajas temperaturas del invierno estimulan la floración durante la primavera de muchas especies de plantas.

31.6 Senescencia y latencia

- La caída de las partes de una planta y la latencia son activadas por cambios estacionales en las condiciones ambientales.
- Conexión con Matriz extracelular de las plantas 4.12.

Abscisión y senescencia

La **senescencia** es la fase del ciclo de vida de una planta entre la total madurez y la muerte de algunas partes de la planta o de toda la planta. En muchas especies de plantas con flores, los ciclos recurrentes de crecimiento y de inactividad son respuestas a las condiciones que varían estacionalmente. Tales plantas típicamente son nativas de las regiones que son demasiado secas o demasiado frías para que tengan un óptimo crecimiento durante una parte del año. Las plantas podrían tirar las hojas durante los intervalos desfavorables. El proceso por el cual algunas partes de las plantas son tiradas se llama **abscisión**. Ésta ocurre en plantas deciduas en respuesta al acortamiento de las horas de luz del día, y durante todo el año en las plantas perennes. La abscisión también podría ser inducida por daño, por falta de agua o de nutrientes o por altas temperaturas.

Usemos plantas deciduas como un ejemplo. A medida que las hojas y los frutos crecen al principio del verano, sus células producen auxinas. Las auxinas se mueven hacia los tallos, en donde ayudan a mantener el crecimiento. A la mitad del verano, las noches cada vez son más largas y las plantas comienzan a desviar los nutrientes lejos de sus hojas, tallos y raíces en dirección a las flores, frutos y semillas. Conforme la época de crecimiento se acerca, los nutrientes son enviados a las ramitas, los tallos y las raíces, y la producción de auxinas declina en las hojas y en los frutos.

Las estructuras privadas de la auxina liberan etileno, el cual se difunde a las zonas de abscisión cercanas; ramitas, pecíolos y los pedúnculos de los frutos. El etileno es una señal para que las células de la zona produzcan enzimas que digieran sus propias paredes y la lamela media (sección



control (vainas no removidas) planta experimental (vainas removidas)

Figura 31.21 Experimento en el cual las vainas de las semillas fueron removidas de una planta de soja tan pronto como se formaron, lo que retrasó el establecimiento de la senescencia.

4.12). Conforme las paredes se digieren las células se separan de sus vecinas al aumentar de tamaño, y a medida que la lamela media, la capa cementante que las mantiene unidas se disuelve. El tejido en la zona se debilita, y las estructuras por encima de la zona de abscisión se caen (figura 31.20).

Si la desviación estacional de los nutrientes hacia las flores, semillas y los frutos es interrumpida, las hojas y los tallos permanecen más tiempo en una planta decidua (figura 31.21).

Latencia

Para muchas especies, el crecimiento se detiene en el otoño conforme las plantas entran en **latencia**, un periodo de detención del crecimiento que es activado y finalizado por estímulos ambientales. Las noches prolongadas, las temperaturas frías y los suelos secos pobres en nitrógeno, son fuertes señales para que muchas plantas entren en latencia.

Las señales que rompen la latencia normalmente operan entre el otoño y la primavera. Las plantas latentes no reanudan el crecimiento hasta que existan ciertas condiciones en el ambiente. Muy pocas especies requieren de la exposición de la planta latente a muchas horas de temperaturas frías. Las señales ambientales más típicas incluyen el regreso de temperaturas templadas y abundantes en agua y nutrientes. Con el regreso de condiciones favorables, los ciclos de vida comienzan; se inician de nuevo con la germinación de las semillas y con la reanudación del crecimiento de las yemas.

Para repasar en casa

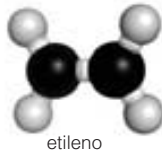
¿Qué desencadena el crecimiento de las estructuras de la planta y la latencia?

- La abscisión y la latencia son activadas por señales ambientales como cambios estacionales en temperatura o en la duración del día.



Figura 31.20 Las hojas de la castaña de caballo (*Aesculus hippocastanum*) cambian de color durante el otoño. La cicatriz en forma de casco de caballo de la hoja a la derecha, es todo lo que queda de una zona de abscisión que se formó después de que una hoja fue desprendida del tallo.

La maduración del fruto es un tipo de senescencia. Al igual que los tejidos con heridas, los tejidos senescentes (incluyendo la maduración del fruto) liberan el gas etileno. Esta hormona vegetal estimula la producción de enzimas como la amilasa. Estas enzimas convierten almidón y ácidos almacenados en azúcares, y ablandan las paredes celulares de los frutos carnosos; la dulzura y los efectos del ablandamiento que asociamos con la maduración. El etileno emitido por un fruto puede estimular la maduración, y la sobremaduración, de frutos cercanos.



El fruto que es cosechado en el pico de la madurez puede ser almacenado por meses o años después del tratamiento con MCP. El MCP se une de manera permanente a los receptores de etileno del

¿Por qué opción votarías?

El MCP bloquea la unión del etileno a sus receptores en las células de los tejidos de la planta. El fruto es tratado frecuentemente con MCP para retrasar el efecto de maduración del etileno. ¿Deberían estos frutos ser etiquetados para alertar a los consumidores? Visita CengageNOW para ver los detalles y vota en línea.

fruto, pero a diferencia de éstos, el etileno no los estimula. De este modo, el fruto maduro tratado con MCP llega a ser insensible al etileno. De tal forma que no se pase de maduro. El tratamiento de MCP es vendido como *Smart Fresh Technology*.

Resumen

Sección 31.1 La expresión genética y los estímulos ambientales coordinan el desarrollo vegetal, el cual es la formación y el **crecimiento** de los tejidos y de las estructuras en patrones predecibles (figura 31.22). La **germinación** es un patrón de desarrollo de las plantas.

■ Use la animación en CengageNOW para comparar el crecimiento y el desarrollo de una monocotiledónea y de una dicotiledónea.

Secciones 31.2, 31.3 Al igual que las hormonas animales, las **hormonas vegetales** son secretadas por un célula que altera la actividad de una célula diferente. Las hormonas vegetales pueden promover o detener el crecimiento de una planta mediante la estimulación o la inhibición de la división celular, de la diferenciación, la elongación y la reproducción.

Las **giberelinas** alargan los tallos, rompen la latencia de las semillas y yemas, y estimulan la floración.

Las **auxinas** alargan los coleóptilos, los brotes y las raíces por promoción de la elongación celular.

Las **citocininas** inducen la división celular, liberan a las yemas laterales de la **dominancia apical**, e inhiben la senescencia.

El **etileno** promueve la senescencia y la abscisión. También inhibe el crecimiento de las raíces y de los tallos.

El **ácido abscísico** promueve la latencia de las yemas y de las semillas e impide la pérdida de agua provocando el cierre de los estomas.

■ Use la animación en CengageNOW para observar el efecto de las auxinas en el crecimiento vegetal.

Sección 31.4 En los **tropismos**, las plantas ajustan la dirección y la tasa de crecimiento en respuesta a señales ambientales.

En el **gravitropismo**, las raíces crecen hacia abajo y los tallos crecen hacia arriba en respuesta a la gravedad. Los **estatolitos** son parte de esta respuesta. En el **fototropismo**, los tallos y las hojas se curvan hacia o lejos de la luz. La luz azul es la que activa las respuestas fototrópicas. En algunas plantas, la dirección del crecimiento cambia en respuesta al contacto (**tigmotropismo**). El crecimiento también podría ser afectado por estrés mecánico.

■ Use la animación en CengageNOW para investigar los tropismos vegetales.

Secciones 31.5, 31.6 Los mecanismos internos como los **relojes biológicos** (incluyendo los **ritmos circadianos**) son establecidos diariamente y por variaciones estacionales en las

condiciones ambientales. El **seguimiento solar** es un tipo de ritmo circadiano. La **fotoperiodicidad**, es otro ritmo circadiano en respuesta a los cambios en la duración de la noche respecto a la duración del día. La detección de la luz en las plantas involucra a los pigmentos no fotosintéticos llamados **fitocromos** (en la fotoperiodicidad) y fototropinas (en el fototropismo).

Las plantas de día corto florecen en la primavera o en el otoño, cuando las noches son largas. Las plantas de días largos florecen en el verano, cuando las noches son cortas. Las plantas de días neutros florecen siempre y cuando hayan madurado lo suficiente para poder hacerlo. Algunas plantas requieren de la exposición al frío antes de que florezcan, un proceso llamado **vernalización**.

La **latencia** es un periodo de arresto del crecimiento que no finaliza hasta que algunas señales específicas ocurren. La latencia es típicamente precedida por **abscisión**. La **senescencia** es la parte del ciclo de vida del vegetal entre la madurez y la muerte de la planta o de las estructuras de la planta.

■ Use la animación en CengageNOW para aprender cómo las plantas responden a la duración de la noche.

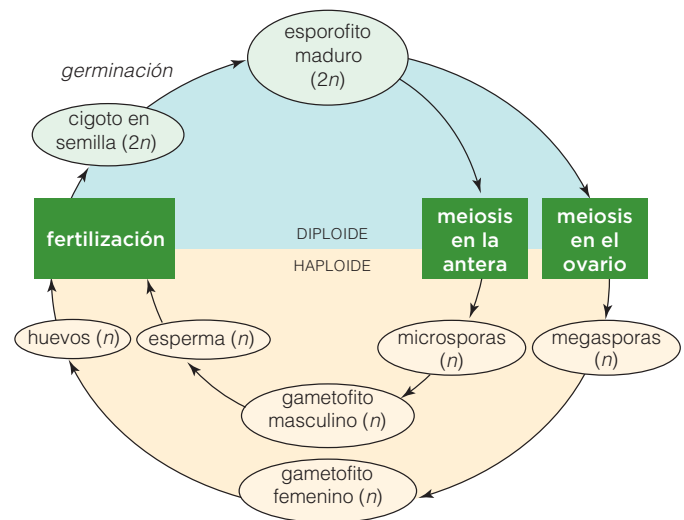


Figure 31.22 Resumen del desarrollo en el ciclo de vida de una dicotiledónea típica.

Ejercicio de análisis de datos

En 2007, los investigadores Casey Delphia, Mark Mescher y Consuelo De Moraes (en la fotografía de la figura 31.9a) publicaron un estudio sobre la producción de diferentes químicos volátiles por las plantas de tabaco (*Nicotiana tabacum*) en respuesta a la predación por dos tipos de insectos: los tisanópteros de las flores occidentales (*Frankliniella occidentalis*) y la oruga del tabaco (*Heliothis virescens*). Sus resultados se muestran en la figura 31.23.

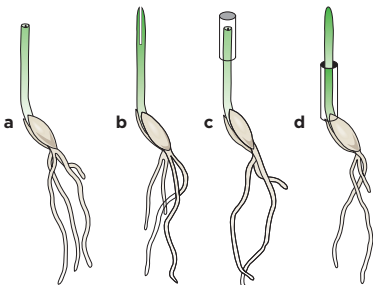
1. ¿Qué tratamiento incitó la mayor producción de volátiles?
2. ¿Qué químico volátil fue producido en la mayor cantidad? ¿Cuál fue el estímulo?
3. ¿Cuál de los químicos ensayados es producido, más probablemente, por las plantas de tabaco en una respuesta no específica a la depredación?
4. Hay cualquier tipo de químicos producidos en la respuesta a la oruga del tabaco, pero no en respuesta a la predación por tisanópteros?

Compuesto volátil producido	Tratamiento					
	C	T	W	WT	HV	HVT
Mirceno	0	0	0	0	17	22
β -ocimeno	0	433	15	121	4,299	5,315
Linalol	0	0	0	0	125	178
Indol	0	0	0	0	74	142
Nicotina	0	0	233	160	390	538
β -elemeno	0	0	0	0	90	102
β -cariofileno	0	100	40	124	3,704	6,166
α -humuleno	0	0	0	0	123	209
Sesquiterpeno	0	7	0	0	219	268
α -Farneseno	0	15	0	0	293	457
Óxido de cariofileno	0	0	0	0	89	166
Total	0	555	288	405	9,423	13,563

Figura 31.23 Los compuestos volátiles producidos por plantas de tabaco (*Nicotiana tabacum*) en respuesta a la depredación por diferentes insectos. Los grupos de plantas fueron sin tratamiento (C), atacadas por tisanópteros (piojos) (T), dañadas mecánicamente (W), con daño mecánico y tisanópteros (WT), atacada por el gusano cogollero (HV), o atacada por cogolleros y tisanópteros (HVT). Los valores son indicados en nanogramos/día.

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

1. ¿Cuál de los siguientes enunciados es falso?
 - a. Auxinas y giberelinas promueven la elongación del tallo.
 - b. Las citocininas promueven la división celular y retardan el envejecimiento de la hoja.
 - c. El ácido abscísico promueve la pérdida del agua y la latencia.
 - d. El etileno promueve la maduración del fruto por medio de tisanópteros.
2. Las hormonas vegetales _____.
 - a. podrían tener múltiples efectos
 - b. son influenciadas por estímulos ambientales
 - c. son activas en los embriones de la planta dentro de las semillas
 - d. son activas en las plantas adultas
 - e. todas las anteriores
3. _____ es el estímulo más fuerte para el fototropismo.
 - a. Luz roja
 - b. Luz roja-lejana
 - c. Luz verde
 - d. Luz azul
4. La luz _____ hace que el fitocromo cambie de la forma inactiva a la forma activa; la luz _____ tiene el efecto opuesto.
 - a. Roja; roja-lejana
 - b. Roja; azul
 - c. Roja-lejana; roja
 - d. Roja-lejana; azul
5. Los siguientes coleóptilos de avena han sido modificados cortándolos o colocándolos en un tubo que bloquea la luz. ¿Cuáles de ellos se doblarán hacia la fuente de luz?



6. En algunas plantas, la floración es una respuesta _____.
 - a. fototrópica
 - b. gravitrópica
 - c. fotoperiódica
 - d. tigmotrópica
7. Relaciona la observación con la hormona que es más probablemente su causa

_____ etileno	a. El tallo de tus plantas de col (forman las flores en pedúnculos alargados).
_____ citocina	b. El <i>phylodendron</i> de tu recámara está inclinándose hacia la ventana.
_____ auxina	c. La última de tus manzanas se está poniendo muy blanda.
_____ giberelina	d. Las semillas de la planta de marihuana de tu compañera de cuarto no germinan a pesar de todo lo que hace para que germinen.
_____ ácido abscísico	e. Las yemas laterales de tu planta de <i>Ficus</i> están retoñando de los brotes.

■ Visite CengageNOW para preguntas adicionales.

Pensamiento Crítico

1. Con base en lo que aprendiste acerca del crecimiento de las plantas en el capítulo 28, ¿Crees que las hormonas influyen sólo en el crecimiento primario? ¿Qué podríamos decir sobre el crecimiento secundario en un encino de 100 años de antigüedad?
2. El crecimiento vegetal depende de la fotosíntesis y ésta depende de la luz del Sol. ¿Por qué, entonces, las plántulas que germinaron en una habitación oscura crecen más altas que otras plántulas de la misma especie que germinaron en plena luz del Sol?
3. Científicos belgas descubrieron que ciertas mutaciones en el berro de oreja de ratón (*Arabidopsis thaliana*) causan una producción excesiva de auxinas. Predice que impacto tendría sobre el fenotipo de la planta.
4. Casi siempre se le da somatotropina al ganado, una hormona que les permite crecer más (a mayor peso, mayores ganancias). Se tiene la preocupación que estas hormonas podrían provocar efectos secundarios imprevistos en las personas que consumen carne de res. ¿Consideras que las hormonas vegetales podrían afectar a los humanos? ¿Por qué sí o no?

VI CÓMO FUNCIONAN LOS ANIMALES



¿Cuántas y qué tipo de estructuras corporales se necesitan para que una iguana funcione en una selva tropical? Haz una lista de lo que viene a tu mente a medida que empieces a leer la unidad VI, luego ve lo sorprendente que puede ser al término de la unidad.

Tejidos animales y sistemas de órganos

IMPACTOS Y PROBLEMAS

¿Abrir o cerrar las fábricas de células madre?

Imagina que eres capaz de desarrollar nuevas estructuras del cuerpo humano para sustituir las partes perdidas o enfermas. Este es el sueño que motiva a los investigadores a estudiar las células madre, cómo se dividen, autorreproducen y se diferencian en células especializadas para constituir una parte específica del cuerpo; cada célula de tu cuerpo proviene de otra célula madre.

Los tipos de células que tu cuerpo sustituye continuamente, como los de la sangre y la piel, surgen de un tipo especializado de células madre adultas. Por ejemplo, las células madre en la médula del hueso adulto, pueden llegar a ser sanguíneas, pero no células musculares o del cerebro.

Los embriones tienen células madre más versátiles, ya que todos los tipos de tejido del nuevo cuerpo surgen de las células madre embrionarias, éstas se forman pronto después de la fertilización, cuando la división celular produce una esfera de células del tamaño de la cabeza de un alfiler y desaparecen al nacimiento.

Las células madre, que pueden llegar a ser células nerviosas o musculares, son raras en los adultos. De este modo, a diferencia de las células sanguíneas o de la piel, las nerviosas y musculares no son sustituidas si sufren algún daño o mueren. Por esta razón, el daño a las células nerviosas de la médula espinal puede causar parálisis permanente.

En teoría, el tratamiento con células madre embrionarias podría proporcionar nuevas células nerviosas a las personas paralizadas.

Los tratamientos podrían también ayudar a tratar otros desórdenes nerviosos y musculares como las enfermedades del corazón, la distrofia muscular y la enfermedad de Parkinson.

A pesar de lo prometedora que es la investigación con células madre, algunas personas se oponen a ella; debaten sobre la fuente original de las células: los embriones de humano. Los embriones típicamente provienen de las clínicas de fertilidad, que de otra manera deberían haberse destruido y son donados por sus padres.

Hasta ahora, los científicos no han encontrado ninguna célula madre adulta que tenga el mismo potencial que las células del embrión. Sin embargo, se podría tener la capacidad para modificar genéticamente estas células. Por ejemplo, James Thompson y Junying Yu (figura 32.1) usaron virus para insertar genes de células embrionarias en células de la piel de un niño recién nacido. El resultado fueron células de fácil crecimiento que mostraron las mismas características que las células madre embrionarias en cultivo. Un equipo de investigación japonés obtuvo resultados similares usando virus para insertar genes en células de la piel de adulto.

¿Podrá esto significar que el uso de células madre embrionarias será innecesario? Posiblemente, pero todavía hay obstáculos. En primer lugar, los retrovirus usados para insertar los genes pueden causar cáncer. Por lo tanto las células creadas por este método no pueden ser colocadas con toda seguridad en el cuerpo de una persona. Segundo, mientras las células modificadas genéticamente parecen comportarse como células madre embrionarias en cultivo en el laboratorio, podrían llegar a reaccionar de manera diferente una vez que se han implantado en la persona. Será necesario investigar mucho más para ver si las células madre pueden ser modificadas genéticamente de una manera más segura, y si además tienen el mismo potencial que las del embrión en un contexto clínico.

Las células madre, la fuente de todos los tejidos y órganos, encajan bien como introducción a esta unidad. La unidad trata con la anatomía animal (de qué manera el cuerpo se mantiene como una unidad) y la fisiología (cómo funciona el cuerpo). En esta unidad, vas a volver en repetidas ocasiones a los conceptos expuestos en el capítulo 27. Las células, tejidos y órganos interactúan perfectamente cuando el ambiente interno del cuerpo se mantiene dentro de un intervalo que las células individuales puedan tolerar. En la mayoría de los animales, los fluidos sanguíneo e intersticial constituyen el ambiente interno. Los procesos involucrados en mantener este ambiente son llamados colectivamente homeostasis.

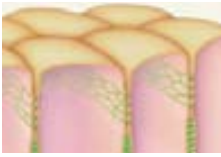
Sin importar la especie, las diferentes partes del cuerpo deben interactuar y funcionar en las siguientes tareas:

1. Coordinar y controlar las actividades de sus partes individuales.
2. Adquirir y distribuir materias primas a las células individuales y eliminar los desechos.
3. Proteger los tejidos contra el daño o los ataques.
4. Reproducirse, y en muchas especies, nutrir y proteger la descendencia mientras crece y se desarrolla.



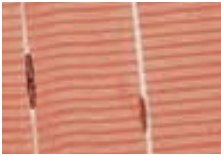
¡Mira el video! Figura 32.1 Junying Yu, en la Universidad de Washington-Madison, es parte de un equipo de investigación que desarrolla el método para regresar las células de la piel de un recién nacido a células que se comportan como células madre embrionarias.

Conceptos básicos



Organización animal

Todos los animales son multicelulares y mantienen sus células juntas a través de uniones celulares. Típicamente, las células están organizadas en cuatro tejidos: el epitelial, el conectivo, el muscular y el nervioso. Los órganos con una combinación de tejidos, interactúan en los sistemas de órganos. [Sección 32.1](#)



Tipos de tejidos animales

El tejido epitelial cubre la superficie del cuerpo y forra sus ductos internos. El tejido conectivo proporciona soporte y conecta las partes corporales. El tejido del músculo mueve el cuerpo y todas sus partes. El sistema nervioso detecta estímulos internos y externos y coordina las respuestas. [Secciones 32.2-32.5](#)



Sistemas de órganos

Los sistemas de órganos de los vertebrados dividen las tareas de supervivencia y reproducción para el cuerpo como un todo. Los diferentes sistemas surgen del ectodermo, mesodermo y endodermo, las capas de tejido primario que se forman en la etapa temprana del embrión. [Sección 32.6](#)



Un acercamiento a la piel

La piel es un ejemplo de un sistema de órganos. Incluye capas epiteliales, tejido conectivo, tejido adiposo, glándulas, vasos sanguíneos y receptores sensoriales. Ayuda a proteger el cuerpo, conserva el agua, controla la temperatura, excreta los desechos y detecta estímulos externos. [Secciones 32.7, 32.8](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo comenzamos a considerar los niveles de organización de los tejidos y de sistemas de órganos en los animales (sección 1.1). También podrás aprender más acerca de las células que participan en la detección y la respuesta a los estímulos (1.2).
- Este capítulo aborda la naturaleza del cuerpo animal (25.1) y el curso de la evolución en los vertebrados (26.2).
- Recordarás la importancia de la difusión a través de las membranas celulares (5.3), la respiración aeróbica (8.1), y la estructura y metabolismo de los lípidos (3.4, 8.7). La proteína hemoglobina (3.6) volverá a escena cuando discutamos sobre la sangre.
- El cáncer (9.5) y los efectos de la radiación UV (14.5) son revisados en el contexto de la piel y de la exposición a los rayos del sol.

¿Por qué opción votarías? Las células madre de embriones humanos tienen beneficios médicos potenciales, pero algunas personas objetan su uso. ¿Debería permitirse a los científicos destruir los embriones creados en las clínicas de fertilidad y donados por sus padres como una fuente de células para su investigación? Visita CengageNOW para ver detalles y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

■ Las células del cuerpo animal están ensambladas por las uniones celulares y típicamente organizadas en tejidos y sistemas de órganos.

■ Conexión con Niveles de organización 1.1.

Del tejido a los órganos y de éstos a sistemas de órganos

Todos los animales son multicelulares y casi todas sus células están organizadas como tejidos. Un **tejido** consiste en células que interactúan y en sustancias extracelulares que realizan una o más tareas especializadas.

Los cuatro tipos de tejido existen en todos los cuerpos de los vertebrados. Los tejidos epiteliales cubren las superficies del cuerpo y forran las cavidades internas. Los tejidos conectivos mantienen unidas las partes del cuerpo y proporcionan soporte estructural. Los tejidos musculares dan movimiento al cuerpo y todas sus partes. Los sistemas

nerviosos detectan estímulos y transmiten la información. Consideraremos cada tipo de tejido con detalle en las secciones siguientes.

Típicamente, los tejidos animales están organizados en órganos. Un **órgano** es una unidad estructural de dos o más tejidos organizados de manera específica, capaces de realizar tareas específicas. Tu corazón es un órgano constituido por los cuatro tipos de tejidos en ciertas proporciones y organización. En los **sistemas de órganos**, dos o más órganos, y otros componentes, interactúan física y químicamente en una tarea común; como cuando la fuerza generada por el latido del corazón moviliza a la sangre en todo el cuerpo.

Las células del cuerpo, los tejidos y los órganos interactúan perfectamente cuando el ambiente interno permanece dentro de un intervalo tolerable para las células. En la mayoría de los animales, la sangre y el líquido intersticial (líquido intercelular) conforman el ambiente interno. La **homeostasis** es el proceso para mantener las condiciones del ambiente interno (sección 27.1).

Uniones celulares

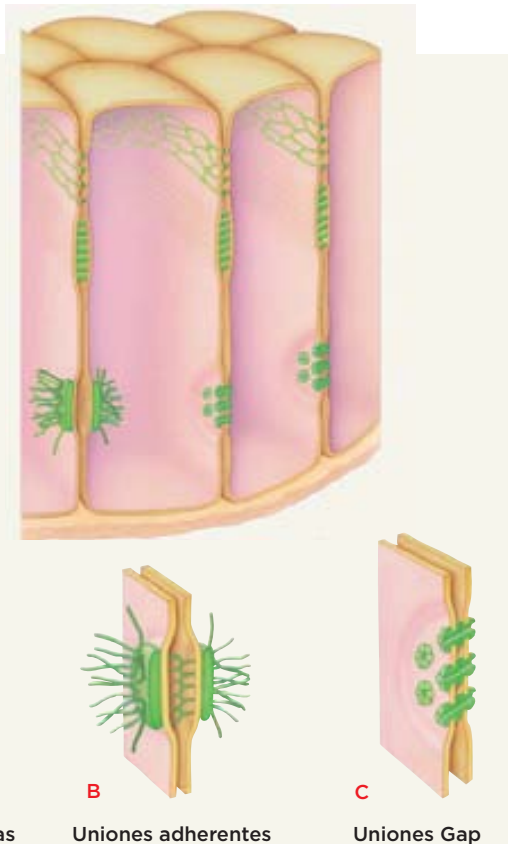
Las células de la mayoría de los tejidos animales se conectan entre ellas y con sus vecinas a través de distintos tipos de uniones celulares.

En los tejidos epiteliales, las filas de proteínas que forman **uniones estrechas** o impermeables, entre las membranas plasmáticas de células adyacentes, evitan el paso de líquidos entre ellas (figura 32.2a). Un líquido debe pasar por las células epiteliales para atravesar el epitelio. Las proteínas de transporte en las membranas celulares controlan qué iones y moléculas deben atravesar el epitelio (sección 5.2).

Una abundancia de uniones estrechas en la pared del estómago normalmente se encarga de que el fluido ácido no se escape. Si una infección bacteriana daña las células de la pared, el ácido y las enzimas pueden erosionar el tejido conectivo y las capas musculares. El resultado es una úlcera péptica dolorosa.

Las **uniones adherentes** mantienen a las células unidas en puntos distintos, de la misma manera que los botones mantienen cerrada una camisa (figura 32.2b). La piel y otros tejidos que están sometidos a la fricción o al estiramiento son ricos en uniones adherentes.

Las **uniones Gap** permiten a los iones y moléculas pequeñas pasar del citoplasma de una célula al de otra (figura 32.2c). El músculo del corazón, y de otros tejidos en los cuales las células realizan alguna acción coordinada, tiene mucho de estos canales de comunicación.



A

B

C

Uniones estrechas

Uniones adherentes

Uniones Gap

Filas de proteínas que corren paralelas a la superficie libre de un tejido; son impermeables a los líquidos intercelulares.

Masa de proteínas interconectadas que unen dos células; estas proteínas están ancladas bajo la membrana plasmática por filamentos intermedios del citoesqueleto.

Arreglos cilíndricos de proteínas que abarcan la membrana plasmática de dos células adyacentes, apareados como canales abiertos.

Para repasar en casa

¿Cómo está organizado el cuerpo de un animal?

- Casi todos los animales tienen células unidas mediante uniones celulares y organizadas en tejidos, órganos y sistemas de órganos.
- Todas las partes del cuerpo funcionan bien en la homeostasis, el proceso de mantenimiento de las condiciones internas dentro del intervalo que las células pueden tolerar.

Figura 32.2 Animada Ejemplos de uniones celulares en los tejidos animales.

32.2 Tejido epitelial

- Capas de tejido epitelial recubren la superficie externa del cuerpo y forran sus ductos y cavidades internas.
- Conexión con Difusión 5.3.

Características generales

Un **epitelio**, o **tejido epitelial**, es una lámina de células que recubre la superficie externa del cuerpo o forra una cavidad interna. Una superficie del epitelio está expuesta al ambiente exterior o a un fluido corporal. Una matriz extracelular, conocida como **membrana basal**, une las superficies opuestas del epitelio en un tejido subyacente (figura 32.3).

Los tejidos del epitelio se describen de acuerdo con la forma de las células que los constituyen y el número de las capas celulares. Un epitelio simple es de una célula de grosor; un epitelio estratificado tiene múltiples capas celulares. Las células del epitelio escamoso son aplanadas como placas, mientras que las del epitelio cúbico son cilindros cortos que se asemejan a cubos cuando se ven en una sección transversal. Las células en el epitelio cilíndrico son más largas que anchas. La figura 32.4 muestra estas formas en los tres tipos de epitelio simple.

Diferentes tipos de epitelios son asignados a distintas tareas. El epitelio escamoso simple es el tipo de epitelio más delgado; forra los vasos sanguíneos y los diminutos sacos aéreos de los pulmones. Debido a que es delgado, los gases y los nutrientes pueden difundirse fácilmente a través de éste. Por el contrario, el epitelio escamoso estratificado tiene una función protectora; la capa más externa de tu piel consiste en este tejido.

Las células del epitelio cúbico y cilíndrico actúan en la absorción y la secreción. En algunos tejidos, tales como el forro de los riñones y el intestino delgado, proyecciones digitiformes llamadas **microvellosidades** se extienden desde la superficie libre de células epiteliales. Estas proyecciones incrementan el área superficial a través de la cual se absorben las sustancias. En otros tejidos, como los oviductos, la superficie libre es ciliada. La acción de los cilios ayuda a mover la mucosa secretada por el epitelio.

Epitelio glandular

Solamente el tejido epitelial contiene células glandulares. Estas células producen y secretan sustancias que funcionan

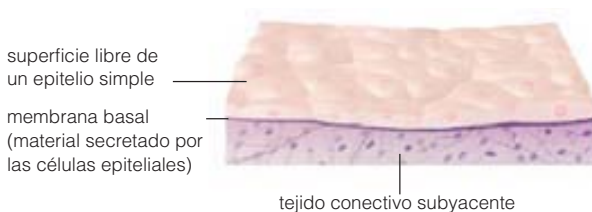
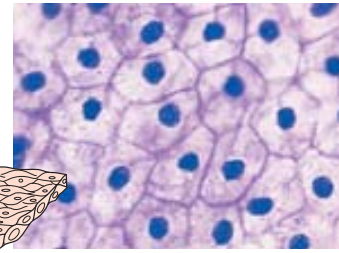
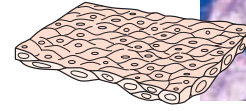


Figura 32.3 Estructura generalizada de un epitelio simple.

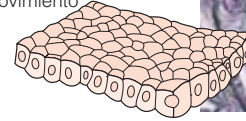
Epitelio simple escamoso

- Recubre los vasos sanguíneos, el corazón y los sacos aéreos de los pulmones
- Permite que las sustancias atraviesen por difusión



Epitelio simple cúbico

- Recubre los túbulos del riñón, ductos de algunas glándulas, oviductos
- Funciona en la absorción y secreción, y en el movimiento de materiales



Epitelio simple columnar

- Recubre algunas vías aéreas y partes del intestino
- Funciona en la absorción, en la secreción y en la protección

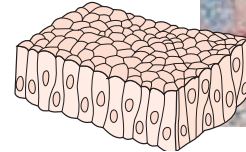


Figura 32.4 Microfotografías y dibujos de tres tipos de epitelio simple en los vertebrados, con ejemplos de sus funciones y localizaciones.

en el exterior de la célula. En la mayoría de los animales, las células de secreción están agrupadas en el interior de las **glándulas**, órganos que liberan sustancias en la piel, dentro de una cavidad corporal o hacia un líquido intersticial.

Las **glándulas exocrinas** tienen ductos o tubos que distribuyen sus secreciones a una superficie interna o externa. Las secreciones exocrinas incluyen el moco, la saliva, las lágrimas, la leche, las enzimas digestivas y el cerumen de las orejas.

Las **glándulas endocrinas** no poseen ductos. Ellas secretan su contenido de hormonas directamente en el líquido intersticial intercelular. Las moléculas de las hormonas se difunden en la sangre, que las transporta hacia las células blanco.

Para repasar en casa

¿Qué son los tejidos epiteliales?

- Los tejidos epiteliales son láminas de células unidas por una capa basal a un tejido subyacente. Ellos recubren las superficies del cuerpo y forran las cavidades y los ductos.
- Algunas células epiteliales son ciliadas o tienen microvellosidades que ayudan a la absorción.
- El epitelio secretor forma glándulas endocrinas y exocrinas.

32.3 Tejidos conectivos

- Los tejidos conectivos conectan las partes del cuerpo y proporcionan apoyo estructural y funcional a los otros tejidos del cuerpo.
- Conexiones con Lípidos 3.4, Hemoglobina 3.6, Almacenamiento del exceso de azúcares y grasas 8.7.

Los **tejidos conectivos** consisten en células que se encuentran en una matriz extracelular elaborada con sus propias secreciones. Los tejidos conectivos son clasificados por los tipos celulares que incluyen y por la composición de sus matrices extracelulares. Hay dos tipos de tejidos conectivos suaves: el laxo y el denso. En ambos tipos, los fibroblastos son el tipo celular principal. Los fibroblastos secretan una matriz de carbohidratos complejos con fibras largas de las proteínas estructurales, el colágeno y la elastina. El cartílago, el tejido óseo, el adiposo y la sangre son tejidos conectivos especializados.

Tejidos conectivos suaves

Los tejidos conectivos laxo y denso están constituidos por los mismos componentes pero en diferentes proporciones. El laxo tiene fibroblastos y fibras dispersas por toda la matriz. La figura 32.5a es un ejemplo. Este tejido, el más común en el cuerpo del vertebrado, ayuda a los órganos y a los epitelios a mantenerse en su lugar.

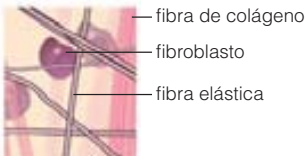
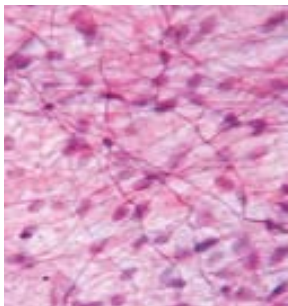
En el tejido conectivo irregular y denso, la matriz está completamente empaquetada de fibroblastos y de fibras de colágeno que están orientadas cada una a su manera, como en la figura 32.5b. El tejido conectivo irregular y denso,

constituye las capas profundas de la piel. Da soporte a los músculos intestinales y también forma cápsulas alrededor de órganos que no se estiran, como los riñones.

El tejido irregular y denso tiene fibroblastos en filas ordenadas entre haces de fibras paralelas y fuertemente empaquetados (figura 32.5c). Esta organización ayuda a conservar el tejido sin desgarrarse cuando está bajo un estrés mecánico. Los tendones y los ligamentos principalmente son tejido conectivo irregular y denso. Los tendones conectan el músculo esquelético y los huesos. Los ligamentos unen a los huesos entre sí y son más extensos que los tendones. Las fibras elásticas en su matriz facilitan los movimientos alrededor de las uniones.

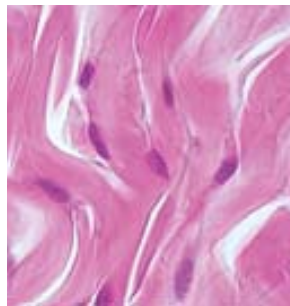
Tejidos conectivos especializados

Los esqueletos de los vertebrados incluyen **cartílagos**, que tienen una matriz de fibras de colágeno y glucoproteínas correasas. Las células del cartílago (condrocitos) secretan la matriz, la cual eventualmente los aprisiona (figura 32.5d). Cuando fuiste embrión, el cartílago sirvió de modelo para el desarrollo de tu esqueleto; después el hueso sustituyó a la mayor parte de aquél. El cartílago todavía da soporte al oído externo, la nariz y la garganta. Amortigua las uniones y absorbe el choque entre las vértebras. Los vasos sanguíneos no se extienden a través del cartílago, de modo que los nutrientes y el oxígeno deben difundirse desde los vasos hacia los tejidos cercanos. También, a diferencia de las células de otros tejidos conectivos, las células del cartílago no se dividen en los adultos.



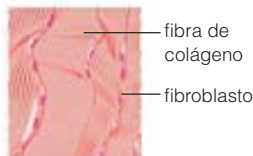
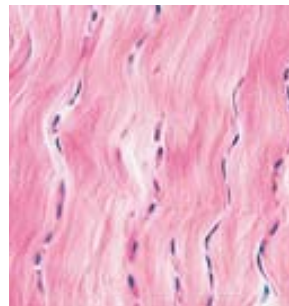
a Tejido conectivo laxo

- Subyace la mayor parte del epitelio.
- Proporciona soporte elástico y sirve como una reserva de fluido.



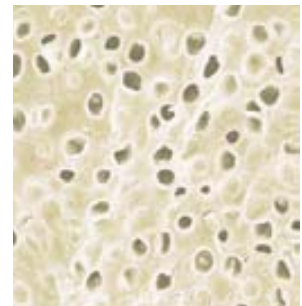
b Tejido conectivo irregular denso

- En las capas profundas de la piel, alrededor del intestino y en la cápsula del riñón.
- Mantiene partes juntas, proporciona soporte y protección.



c Tejido conectivo denso regular

- En los tendones que conectan al músculo con el hueso y en ligamentos que unen huesos.
- Proporciona elasticidad a las uniones entre las partes del cuerpo.



d Cartílago

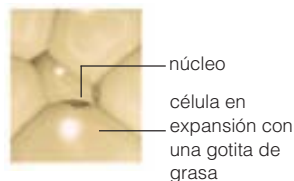
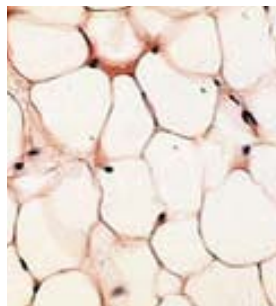
- Estructura interna de la nariz, oídos, vías aéreas; recubre los extremos de los huesos.
- Da soporte a los tejidos suaves, sirviendo de almohadilla en las uniones de los extremos de los huesos y brinda una superficie de baja fricción para el movimiento de las uniones.

Figura 32.5 Microfotografías y dibujos de tejidos conectivos.

El **tejido adiposo** es la principal reserva de energía en el cuerpo. La mayoría de las células puede convertir el exceso de azúcares y lípidos en grasas (sección 8.7). Sin embargo, únicamente las células de un tejido adiposo se vuelven voluminosas con la gran cantidad de grasa almacenada, de tal manera que los núcleos llegan a presionarse contra uno de los lados de la célula (figura 32.5e). Las células adiposas tienen poca matriz entre ellas. Los vasos sanguíneos pequeños corren a través del tejido y transportan las grasas dentro y fuera de las células. Además de su función como almacén de energía, el tejido adiposo amortigua y protege las partes del cuerpo; una capa de tejido adiposo debajo de la piel funciona como material aislante.

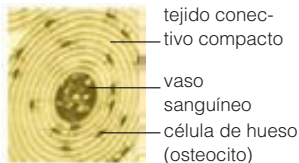
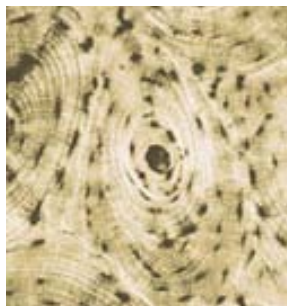
El **tejido óseo** es un tejido conectivo en el cual las células vivas (osteocitos) son aprisionadas en una matriz endurecida de calcio que ellas mismas secretan (figura 32.5f). El tejido óseo es el componente principal de los huesos, órganos que interactúan con los músculos para darle movimiento al cuerpo. Los huesos también soportan y protegen a los órganos internos. La figura 32.6 muestra un fémur, un hueso largo que está adaptado estructuralmente para dar peso. Las células sanguíneas se forman en el interior esponjoso de algunos huesos.

La **sangre** es considerada como un tipo de tejido conectivo debido a que sus células y plaquetas descienden de las células madre del hueso (figura 32.7). Los eritrocitos llenos de hemoglobina transportan el oxígeno (sección 3.6). Las células blancas ayudan en la defensa del cuerpo contra los patógenos dañinos. Las plaquetas son fragmentos de células que funcionan en la formación del coágulo. Las células y las plaquetas derivan en plasma, un fluido de la matriz extracelular que consiste mayormente en agua, con nutrientes disueltos y otras sustancias.



e Tejido adiposo

- Subyace a la piel; se encuentra alrededor del corazón y los riñones.
- Sirve de almacén de energía, proporciona aislamiento, acolchona y protege algunas partes del cuerpo.



f Tejido óseo

- Constituye el grueso del esqueleto de la mayoría de los vertebrados.
- Proporciona soporte rígido, sitio de unión a los músculos, protege a los órganos internos, almacena minerales, produce células sanguíneas.

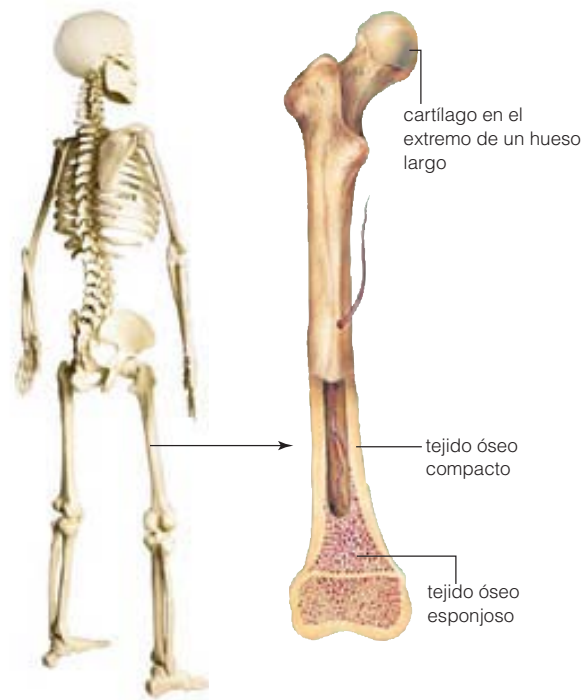


Figura 32.6 Localizaciones del cartílago y del tejido óseo. El tejido óseo esponjoso tiene partes duras con espacios entre ellas. El tejido óseo compacto es más denso. El hueso mostrado aquí es el fémur, el más largo y fuerte en el cuerpo humano.

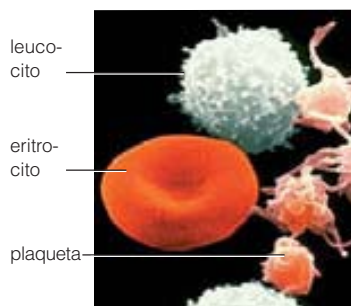


Figura 32.7 Los componentes celulares de la sangre humana. Las células y los fragmentos celulares (plaquetas) viajan juntos en el plasma, la porción líquida de la sangre. El plasma consiste de agua con proteínas, sales y nutrientes disueltos.

Para repasar en casa

¿Cuáles son los tejidos conectivos?

- Los tejidos conectivos constan de células en una matriz extracelular secretada.
- Distintos tejidos conectivos suaves subyacen a los epitelios, forman cápsulas alrededor de los órganos y conectan al músculo y los huesos o a los huesos entre sí.
- El cartílago es un tejido conectivo especializado con una matriz extracelular correosa.
- El tejido adiposo es un tejido conectivo especializado que contiene células llenas de grasa.
- El hueso es considerado un tejido conectivo con una matriz dura formada de calcio.
- La sangre es considerada un tejido conectivo porque las células sanguíneas se forman en el hueso. Las células son transportadas junto con el plasma a la porción líquida de la sangre.

32.4 El tejido muscular

- El tejido del músculo está constituido de células que pueden contraerse.
- Conexiones con Proteínas del citoesqueleto 4.13, Respiración aeróbica 8.1.

Las células de los tejidos del músculo se contraen o se acortan en respuesta a señales del tejido nervioso. Los tejidos del músculo son constituidos por muchas células ordenadas en paralelo en arreglos apretados o laxos. Las contracciones coordinadas de capas o anillos de músculos mueven todo el cuerpo o partes de éste. El tejido del músculo está presente en la mayoría de los animales, pero nos enfocaremos sobre las clases de músculos encontradas en los vertebrados.

Tejido del músculo esquelético

El **tejido del músculo esquelético**, la pareja funcional del hueso (o cartílago), ayuda al movimiento y a mantener las posiciones del cuerpo y de sus partes. El tejido del músculo

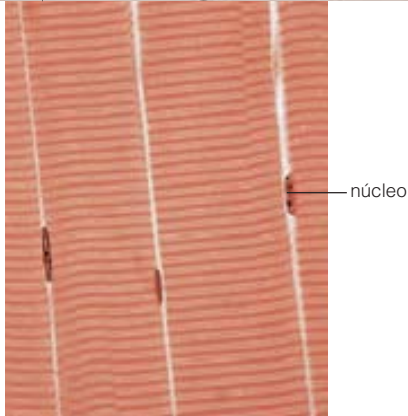
esquelético tiene fibras largas y cilíndricas que se orientan en paralelo (figura 32.8a). Estas fibras se forman durante el desarrollo, cuando las células embrionarias se fusionan, de modo que cada fibra tiene múltiples núcleos. Una fibra está llena de miofibrillas, cadenas largas con unidades contráctiles llamadas sarcómeros, surco tras surco, de manera tan regular que el músculo esquelético tiene una apariencia estriada o bandeada.

Cada sarcómero consta de arreglos paralelos de las proteínas actina y miosina (sección 4.13). Las interacciones entre los filamentos de actina y miosina potenciadas por ATP, acortan los sarcómeros y producen la contracción muscular. Describimos este proceso en detalle en la sección 36.7.

El tejido del músculo esquelético constituye alrededor de 40% del peso promedio de un humano. Los reflejos lo activan, pero nosotros también podemos contraerlo cuando queremos mover cualquier parte del cuerpo. Debido a esta característica, los músculos esqueléticos son llamados comúnmente músculos “voluntarios”.

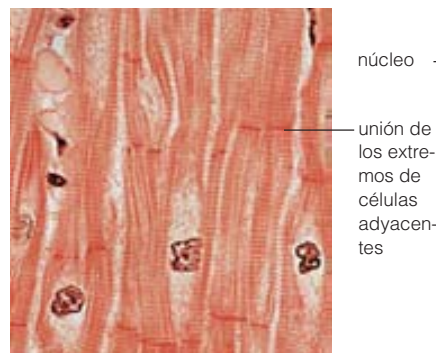
Tejido del músculo cardíaco

El **tejido del músculo cardíaco** está presente únicamente en la pared del corazón (figura 32.8b). De la misma manera que el tejido del músculo esquelético, contiene sarcómeros y se ve estriado. Pero a diferencia del músculo esquelético, consiste de células ramificadas. Las células del músculo cardíaco están unidas en sus extremos por uniones adherentes que evitan que sufran un desgarrar durante contracciones fuertes. Las señales que lo contraen pasan rápidamente de célula a célula por las uniones GAP que conectan a las células a todo lo largo. El flujo rápido de las señales asegura que todas las células del tejido del músculo cardíaco se contraigan como una unidad.



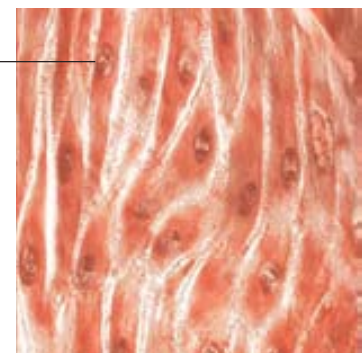
a Músculo esquelético

- Células largas, multinucleadas, cilíndricas con un bandeo conspicuo (estrías).
- Interactúa con el hueso para dar movimiento y mantener la postura.
- Activado por reflejos, pero también controlado de manera voluntaria.



b Músculo cardíaco

- Células estriadas unidas por los extremos, cada una con un solo núcleo.
- Solamente existen en la pared del corazón.
- Su contracción no está bajo control voluntario.



c Músculo liso

- Células con un sólo núcleo, con extremos cónicos y sin estrías.
- Se localizan en las paredes de las arterias, el tracto digestivo, el tracto reproductivo, la vejiga y otros órganos.
- Su contracción no está bajo control voluntario.

Figura 32.8 Microfotografías de los tejidos del músculo y una foto de los músculos esqueléticos en acción.

32.5 El tejido nervioso

Cuando es comparado con otros tejidos musculares, el músculo cardíaco tiene muchas más mitocondrias, las cuales proveen de energía al latido del corazón a través de una provisión dependiente del ATP, originada en la respiración aerobia. A diferencia del músculo esquelético, el cardíaco tiene poco glicógeno almacenado. Si el flujo de la sangre en dirección a las células del corazón se interrumpe, las células agotan rápidamente el oxígeno y la glucosa, de tal manera que la respiración aerobia se disminuye. Un infarto interrumpe el flujo sanguíneo y el músculo cardíaco muere.

El músculo cardíaco y el músculo liso constituyen el músculo “involuntario”, y es llamado así porque las personas no pueden contraerlo solamente por pensar en hacerlo.

Tejido del músculo liso

Encontramos capas de **tejido muscular liso** en la pared de muchos órganos internos suaves, como el estómago, el útero y la vejiga. Estas células con ramificaciones del tejido, contienen un núcleo en su centro y sus extremos terminan en punta (figura 32.8c). Las unidades contráctiles no están arregladas de una manera repetida ordenada, como lo están en los músculos esquelético y cardíaco, de modo que el músculo liso no se ve estriado. Aun así, las células de este tejido contienen filamentos de actina y de miosina, que están anclados a la membrana plasmática a través de filamentos intermedios.

El músculo liso se contrae más lentamente que el músculo esquelético, pero sus contracciones pueden ser sostenidas por más tiempo. Las contracciones del músculo liso generan que el material pase a través del intestino, se contraiga el diámetro de los vasos sanguíneos y se cierran los esfínteres. Un esfínter es un anillo de músculo en un órgano tubular.

Para repasar en casa

¿Qué es el tejido muscular?

- Los músculos esquelético, cardíaco y liso consisten en células que se contraen cuando son estimuladas. Esta contracción necesita de ATP.
- El músculo esquelético, que interactúa con el hueso, es el único tejido muscular que puede ser controlado de manera voluntaria.

- El tejido nervioso detecta los estímulos internos y externos, y coordina las respuestas a estos estímulos.
- Conexión con Detección y respuesta 1.2.

El **tejido nervioso** consiste en células de señalización especializadas llamadas **neuronas** y las células que las apoyan. Una neurona tiene un cuerpo celular que contiene su núcleo y otros organelos (figura 32.9). De su cuerpo celular se proyectan extensiones citoplásmicas que permiten que la célula reciba y envíe señales electroquímicas.

Cuando una neurona recibe estimulación suficiente, una señal eléctrica viaja a lo largo de su membrana plasmática hasta los extremos de algunas de sus extensiones citoplásmicas. Aquí, la señal eléctrica induce la liberación de moléculas de señalización química. Estas moléculas se difunden de la membrana, a través de un pequeño espacio, hacia una neurona vecina, una fibra del músculo o una célula glandular y alteran su comportamiento celular.

Tu sistema nervioso posee más de 100 millones de millones de neuronas. Existen tres tipos. Las neuronas sensoriales son excitadas por estímulos específicos, tales como la luz o la presión. Las interneuronas reciben e integran información sensorial. Ellas almacenan información y coordinan respuestas a los estímulos. En los vertebrados, las interneuronas existen principalmente en el cerebro y la médula espinal. Las neuronas motoras transmiten órdenes del cerebro y la médula espinal a las glándulas y células musculares, como en la figura 32.10.

Las **neuroglías** ayudan a mantener a las neuronas en la posición en donde deben estar y les brindan soporte metabólico. Ellas constituyen una porción significativa del tejido nervioso. Más de la mitad del volumen de tu cerebro es neuroglía.



Figura 32.9 Microfotografía de una neurona motora. Tiene un cuerpo celular con un núcleo (visible como una mancha oscura) y largas extensiones citoplásmicas.

Para repasar en casa

¿Qué es el tejido nervioso?

- El tejido nervioso consta de células excitables llamadas neuronas y de células de soporte llamadas neuroglías.
- Las neuronas constituyen las líneas de comunicación interna del cuerpo. Los mensajes viajan a lo largo de las membranas de las neuronas y son transmitidos a las células del músculo y de las glándulas.



Figura 32.10 Un ejemplo de la interacción coordinada entre el tejido del músculo esquelético y el tejido nervioso.

Las interneuronas en el cerebro de este camaleón calculan la distancia y la dirección de una sabrosa mosca.

En respuesta a estos estímulos, las señales de las interneuronas fluyen a lo largo de ciertas neuronas motoras y llegan a las fibras de los músculos dentro de la larga y enrollada lengua del camaleón. La lengua se desenrolla de una manera súbita y precisa para alcanzar el punto exacto en donde está posada la mosca.

- Los tejidos interactúan para formar órganos y sistemas de órganos.
- Conexiones con Plan corporal de animales 25.1, Cursos en la evolución de los vertebrados 26.2.

Desarrollo de tejidos y órganos

¿Cómo se desarrollan los tejidos del cuerpo de un vertebrado? Después de la fertilización, las divisiones celulares mitóticas forman una esfera de células que se organizan en tres **capas germinales** o capas de tejido primario (figura 25.2). El crecimiento y la diferenciación de estas capas germinales producen todos los tejidos del adulto. El **ectodermo**, la capa germinal más externa, llega a ser el tejido nervioso y el epitelio de la piel. El **mesodermo**, la capa germinal intermedia, da origen al músculo, al tejido conectivo y al recubrimiento de las cavidades corporales derivadas del celoma. La capa germinal más interna, el **endodermo**, forma el epitelio del intestino y también los órganos, como los pulmones que evolucionaron de evaginaciones del intestino.

Como se mencionó en la introducción del capítulo, las **células madre** son células que se autorrenuevan; algunas de sus descendientes son células madre, mientras otras se diferencian para formar tejidos específicos. Una célula madre embrionaria que se desarrolla antes de que las capas germinales se formen puede dar lugar a cualquier tejido adulto. Las células madre de los embriones tardíos, o de después del nacimiento están más especializadas; cada una da origen solamente a un tipo de tejido específico.

Sistemas de órganos de vertebrados

Al igual que los demás vertebrados, los humanos son bilaterales y tienen una cavidad corporal forrada conocida como celoma (sección 25.1). Una capa de músculo liso, el diafragma, divide al celoma en una cavidad torácica superior y una cavidad que tiene regiones abdominales y pélvicas (figura 32.11a). El corazón y los pulmones están en la cavidad torácica. El estómago, los intestinos y el hígado se encuentran en la cavidad abdominal. La vejiga y los órganos reproductivos se localizan en la cavidad pélvica. La cavidad craneal en la cabeza y la cavidad espinal en la espalda no derivan del celoma.

La figura 32.12 introduce a los sistemas de órganos en que se dividen las tareas necesarias que aseguran la supervivencia y la reproducción del cuerpo de un vertebrado. La estructura y la función de estos sistemas es el tema de los capítulos restantes de esta unidad. La figura 32.11b,c introduce algunos términos anatómicos que usaremos en estas discusiones.

Para repasar en casa

¿Cómo surgen los sistemas de órganos de los vertebrados y cómo funcionan?

- En los vertebrados, los órganos surgen de tres capas germinales embrionarias: el ectodermo, el mesodermo y el endodermo.
- Todos los vertebrados tienen un juego de sistemas de órganos que dividen muchas de las tareas requeridas para la supervivencia y la reproducción de un cuerpo.

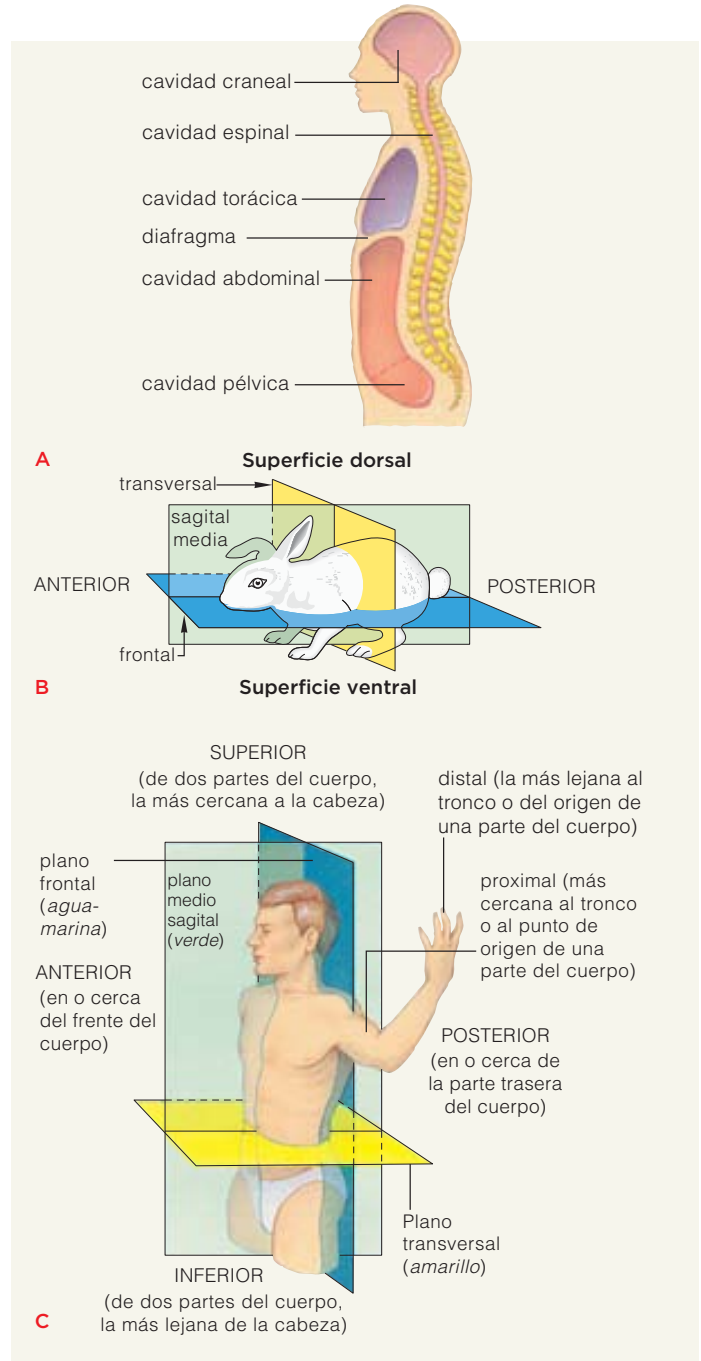


Figura 32.11 Animada (a) Las cavidades principales del cuerpo del humano. (b,c) Términos direccionales y planos de simetría para el cuerpo. Para los vertebrados que se desplazan con el eje principal del cuerpo paralelo a la superficie de la tierra, el término *dorsal* se refiere a la espalda y *ventral* a la superficie inferior. Para los que se desplazan erguidos, *anterior* (el frente) corresponde al término ventral y *posterior* (atrás), al término dorsal.

Figura 32.12 Animada Página de enfrente, sistemas de órganos humanos y sus funciones.



Sistema integumentario

Protege al cuerpo del daño; de la deshidratación y de algunos patógenos, controla su temperatura, excreta ciertos desechos y recibe algunos estímulos externos.



Sistema nervioso

Detecta estímulos externos e internos; controla y coordina las respuestas a los estímulos, integra todas las actividades de los sistemas de órganos.



Sistema muscular

Mueve al cuerpo y sus partes internas, mantiene la postura y genera calor incrementando la actividad metabólica.



Sistema esquelético

Da soporte y protege a las partes del cuerpo, proporciona sitios de unión al músculo, produce las células rojas de la sangre y almacena calcio y fósforo.



Sistema circulatorio

Transporta rápidamente muchos materiales dentro y fuera del líquido intersticial y de las células; ayuda a estabilizar el pH y la temperatura interna.



Sistema endocrino

Controla hormonalmente el funcionamiento del cuerpo; junto con el sistema nervioso integran actividades a corto y largo plazo.



Sistema linfático

Colecta y regresa algunos fluidos de los tejidos hacia el flujo sanguíneo; defiende el cuerpo contra la infección y el daño al tejido.



Sistema respiratorio

Distribuye rápidamente el oxígeno al líquido tisular que baña todas las células vivas, remueve desechos de dióxido de carbono de las células y ayuda a regular el pH.



Sistema digestivo

Ingiere alimento y agua; degrada mecánica y químicamente los alimentos y absorbe pequeñas moléculas hacia el ambiente interno; elimina residuos de alimentos.



Sistema urinario

Mantiene el volumen y la composición del ambiente interno; excreta el exceso de líquido y los desechos que lleva la sangre.



Sistema reproductivo

Femenino: Produce huevos y, después de la fertilización, provee de un ambiente de protección y de nutrición para el desarrollo de los nuevos individuos. *Masculino:* Produce y transfiere el espermatozoide al sistema reproductivo femenino. Las hormonas de ambos sistemas también influyen en otros sistemas de órganos.



- La piel es la interfase del cuerpo con el ambiente.
- Conexiones con Cáncer 9.5, Radiación UV y mutaciones 14.5.

La estructura y la función de la piel

Los sistemas integumentarios, o la piel, son el sistema de órganos de los vertebrados con la mayor área superficial. Incluye receptores sensoriales que detectan cambios en las condiciones externas. La piel forma una barrera que ayuda a defender el cuerpo contra los patógenos. Ayuda a controlar la temperatura interna y, en los vertebrados terrestres, ayuda a conservar el agua. En los humanos, facilita la elaboración de la vitamina D.

La piel consta de dos capas, una externa que es la **epidermis** y una más profunda que es la **dermis** (figura 32.13). La capa de tejido conectivo que subyace a la dermis se llama hipodermis.

La dermis consta de tejido conectivo denso con fibras de colágeno resistentes al estiramiento. Los vasos sanguíneos, los vasos de la linfa y las neuronas sensoriales corren a través de la dermis. Los nutrientes enviados a la dermis por los vasos sanguíneos se difunden hacia las células de la epidermis. No hay vasos sanguíneos en esta capa superior.

La epidermis es epitelio escamoso estratificado. Su estructura varía en los diferentes grupos de vertebrados. La evolución de una capa gruesa de queratinocitos (células que producen queratina, una proteína impermeable al agua) acompañó la invasión al ambiente terrestre. Las constantes divisiones mitóticas en las capas más profundas de la epidermis empujan a los queratinocitos recién formados hacia la superficie de la piel. Conforme las células se mueven a la superficie, llegan a aplanarse, pierden sus núcleos y mueren. Las células muertas en la superficie de

la piel forman una capa resistente a la abrasión que ayuda a prevenir la pérdida de agua. Las células de la superficie son continuamente erosionadas o se descaman.

La epidermis es la primera línea de defensa del cuerpo contra los patógenos. Las células dendríticas fagocíticas siempre merodean la piel. Estas células blancas se tragan a los patógenos y alertan al sistema inmune respecto a las amenazas.

Conforme evolucionaron los linajes de los vertebrados, algunos queratinocitos llegaron a especializarse y formaron estructuras ricas en queratina como las garras, las uñas y los picos. El pelo y el forro de los mamíferos consisten en queratinocitos muertos. Los folículos pilosos se encuentran en la dermis, pero son de origen epidérmico. Un humano promedio tiene un cuero cabelludo de cerca de 100,000 cabellos. Los genes, la nutrición y las hormonas afectan el crecimiento del pelo.

Las células glandulares derivadas de la epidermis también se encuentran en la dermis. En los humanos éstas incluyen aproximadamente 2.5 millones de glándulas sudoríparas. Las glándulas sudoríparas ayudan a los humanos, y a muchos otros mamíferos, a disipar el calor. El sudor está constituido principalmente por agua, con sales disueltas. La mayor parte de las regiones de la dermis de los mamíferos también tienen glándulas aceitosas (sebáceas). Las secreciones aceitosas lubrican y suavizan la piel y el cabello, y repelen el crecimiento bacteriano.

Los anfibios no tienen glándulas sudoríparas, pero la mayoría tiene glándulas mucosas que le ayudan a mantener una superficie húmeda. Muchos también tienen glándulas que secretan sustancias desagradables o venenosas. Las células pigmentadas en la dermis confieren a las ranas venenosas una coloración distintiva que los depredadores aprenden a esquivar (figura 32.14).

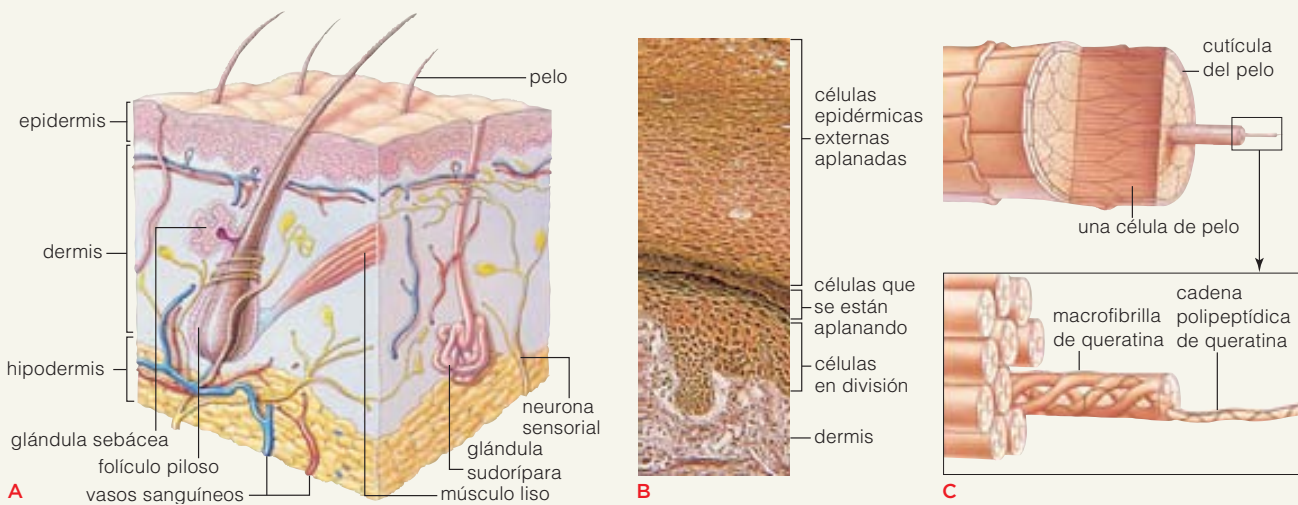


Figura 32.13 Animada (a) La estructura de la piel. (b) Una sección a través de la piel humana. (c) La estructura de un cabello. Éste surge de un folículo piloso derivado de células epidérmicas que tiene la dermis.

Investiga: ¿Cuántas cadenas polipeptídicas hay en una macrofibrilla de queratina? **Respuesta:** tres

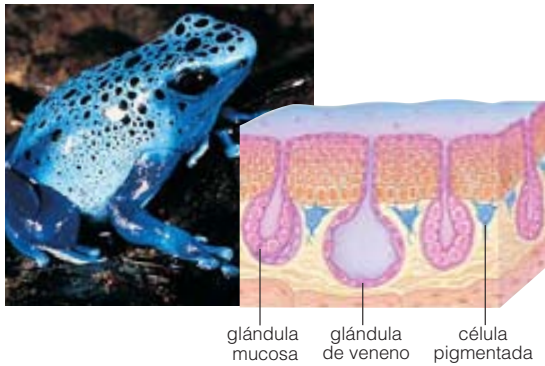


Figure 32.14 La piel de una rana (*Dendrobates azureus*). La dermis contiene glándulas derivadas de la epidermis que secretan mucosa y veneno. Las células del pigmento de la dermis dan a la rana su color distintivo y avisan a los depredadores que es venenosa.

La luz solar y la piel de los humanos

Como fue explicado en la introducción del capítulo 11, la variación en el color de la piel tiene bases genéticas. Las variaciones en el color surgen de las diferencias en la distribución y la actividad de los melanocitos. Estas células elaboran el pigmento de color café llamado **melanina** y lo donan a los queratinocitos. En pieles pálidas, se forma poca melanina; ésta aparece de color rosa por el color rojo del fierro en la hemoglobina, se muestra a través de los vasos sanguíneos de pared delgada y de la epidermis.

La melanina tiene una función protectora. Absorbe la radiación ultravioleta (UV) que de otra manera podría dañar las capas subyacentes de la piel. La exposición a la luz solar causa un aumento en la producción de melanina, confiriendo el característico color bronceado.

Recibir un poquito de radiación UV es bueno; ya que estimula a los melanocitos para hacer una molécula que el cuerpo más tarde convierte en vitamina D. Necesitamos esta vitamina para absorber los iones de calcio del alimento. Sin embargo, la excesiva exposición a la radiación UV daña las fibras de colágeno y causa que las fibras de elastina se agrupen. La piel que se broncea con mucha frecuencia se hace menos resistente y comienza a curtirse (agrietarse). La radiación UV también daña el ADN, incrementando el riesgo de contraer cáncer de piel (sección 9.5).

A medida que envejecemos, las células epidérmicas se dividen con menor frecuencia. La piel se adelgaza y llega a ser menos elástica conforme las fibras de colágeno y elastina llegan a ser escasas. Las secreciones glandulares que la conservaban suave y húmeda son más limitadas. Las arrugas se profundizan. Muchas personas aceleran el proceso de envejecimiento porque acostumbran broncearse o por fumar, lo cual reduce la cantidad de sangre para la piel.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las propiedades de la piel de los vertebrados?

- La piel de los vertebrados consiste en cuatro tipos de tejidos arreglados en dos capas, una epidermis externa y una dermis más profunda.
- Las células de la piel queratinizadas, y que contienen melanina, proporcionan una barrera impermeable al agua que protege a las células internas del cuerpo.

32.8 El cultivo de la piel

- Los sustitutos de piel vendidos comercialmente ya se encuentran en uso para el tratamiento de heridas crónicas.
- La piel quizá sea una fuente de células madre que podría usarse para crecer otros órganos.

Los adultos producen muy pocas células musculares o células nerviosas nuevas, pero renuevan de manera constante las células de su piel. Cada día pierdes células de la piel y nuevas células se mueven hacia arriba para sustituirlas. Toda la epidermis se muda cada mes de tal manera que un adulto llega a producir cerca de 0.7 kilogramos (1.5 libras) de piel cada año.

Las células de la piel ya están siendo cultivadas para uso médico (figura 32.15). Sustitutos de piel cultivada están disponibles comercialmente y son fabricados usando el prepucio de los infantes que fue removido durante la circuncisión de rutina. El prepucio (un tejido que recubre la punta del pene) proporciona una fuente rica en queratinocitos y fibroblastos. Estas células crecen en cultivo con otros materiales biológicos y los productos resultantes son utilizados para cerrar heridas crónicas, ayudar a curar las quemaduras y a cubrir las llagas en pacientes con epidermólisis bullosa.

La epidermólisis bullosa (EB) es un desorden hereditario raro causado por mutaciones en las proteínas estructurales de la piel, como la queratina, el colágeno o la laminina. El defecto en la proteína causa que las capas de la piel se separen fácilmente, de modo que las capas superiores se ampolan y mudan. Las personas afectadas se llenan de llagas abiertas y deben evitar todo contacto; aun la fricción con la ropa puede abrir una herida. El uso de sustitutos de piel cultivada no puede curar la EB pero ayuda a sanar las llagas con mayor rapidez, y por lo tanto reduce el dolor y el riesgo de infecciones que amenacen la vida.

A diferencia de la piel real, los sustitutos de piel cultivados no incluyen melanocitos, glándulas sudoríparas, glándulas sebáceas y otras estructuras diferenciadas. El uso de células madre epidérmicas de adulto podría permitir algún día la producción de piel cultivada tan compleja como la real. Recuerda que las células madre se dividen y producen más células madre, así como células especializadas que constituyen los tejidos específicos.

Como se hizo notar en la introducción del capítulo, los investigadores también tienen esperanzas en las células epidérmicas. Si estas células pudieran ser modificadas genéticamente, y pudiera controlarse su diferenciación, proveerían el material de comienzo para sustituir otros tipos celulares sin la controversia surgida por el uso de células madre embrionarias.

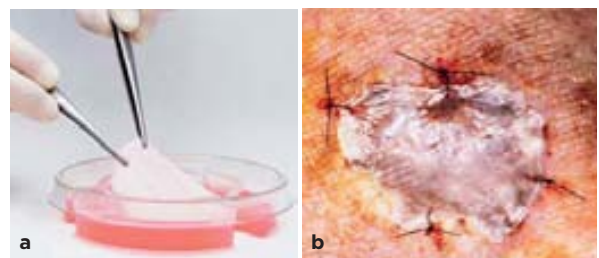


Figura 32.15 (a) Piel cultivada comercialmente disponible, sustituye al llamado Apligraf. Tiene una estructura de bicapa, con queratinocitos vivos en la parte superior, fibroblastos en la parte de abajo. (b) Cuando es colocada sobre una herida, como la mostrada aquí, las células de piel cultivadas pueden ayudar a prevenir la infección y ayudan a que la herida sane más pronto.

La fertilización *in vitro*, la unión del espermatozoides y del huevo fuera del cuerpo, es una práctica común en las clínicas de fertilidad. Produce un grupo de células más pequeñas que un grano de arena. Este grupo es implantado en el útero de una mujer o se congela para su uso posterior. Se estima que por ahora están congelados 500,000 embriones, de los cuales la mayoría nunca serán implantados en sus madres. Son una fuente potencial de células madre o un niño en potencia si alguna mujer está dispuesta a llevarlos a término.

¿Por qué opción votarías?

¿Deberían los embriones no deseados por sus padres y almacenados en las clínicas de fertilidad, usarse como una fuente de células madre para la investigación? Visita CengageNOW para más detalles y después vota en línea.



Resumen

Sección 32.1 Las células animales están organizadas en **tejidos**, aglomeraciones de células y sustancias intercelulares que desarrollan tareas específicas. Los tejidos animales tienen una variedad de uniones celulares. Las **uniones estrechas** son impermeables y no permiten que se escapen los fluidos a través del epitelio. Las **uniones adherentes** mantienen unidas las células vecinas. Las **uniones Gap** son canales abiertos que conectan el citoplasma de las células vecinas y permiten la rápida transferencia de iones y moléculas pequeñas entre ellas.

Los tejidos están organizados en **órganos**, los cuales interactúan como componentes de **sistemas de órganos**. En conjunto, todas las partes del cuerpo mantienen la **homeostasis**; conservan las condiciones del ambiente interno estables y apropiadas para la vida.

■ Usa la animación en CengageNOW para comparar la estructura y la función de las principales uniones celulares.

Sección 32.2 Los **tejidos epiteliales** recubren el cuerpo y forran sus espacios internos; tienen una superficie libre expuesta a un fluido corporal y al ambiente. Una **membrana basal** secretada conecta el epitelio con el tejido subyacente. Las **microvellosidades** aumentan el área superficial para que el epitelio absorba sustancias. El epitelio también podría ser ciliado o de secreción. Las células de las glándulas y las **glándulas secretoras** derivan del epitelio. Las **glándulas endocrinas** secretan hormonas al torrente sanguíneo. Las **glándulas exocrinas** secretan productos como el sudor o enzimas digestivas a través de ductos.

Sección 32.3 Los **tejidos conectivos** “conectan” los tejidos entre sí. Diferentes tejidos unen, organizan, dan soporte, refuerzan, protegen y aíslan otros tejidos. Todos contienen células esparcidas en una matriz secretada. El tejido conectivo suave subyace a la piel, mantiene los órganos internos en su lugar y conecta el músculo con los huesos, o a los huesos entre sí. Los diferentes tipos de tejidos conectivos suaves tienen los mismos componentes (fibroblastos y una matriz con fibras de elastina y colágeno) pero en proporciones diferentes. El **cartílago** corneoso, el **tejido óseo** endurecido por el calcio, el tejido adiposo que almacena lípidos y la **sangre** son tejidos conectivos especializados.

Sección 32.4 Los tejidos musculares contraen y dan movimiento al cuerpo o a partes de éste. La contracción muscular es una respuesta a las señales del sistema nervioso y requiere la energía del ATP. Los tres tipos de músculo son el **esquelético**, el **cardíaco** y el **liso**. Únicamente los tejidos del músculo esquelético y cardíaco tienen una apariencia estriada. Soló el músculo esquelético está bajo control voluntario.

El músculo esquelético es el par funcional de los huesos y consiste de células largas y muchos núcleos. El músculo cardíaco esta presente únicamente en las paredes del corazón. Sus células se unen mediante sus extremos. El músculo liso se encuentra en las paredes de orificios y órganos tubulares como los vasos sanguíneos y la vejiga.

Sección 32.5 El **tejido nervioso** forma las líneas de comunicación que se extienden por todo el cuerpo. Las **neuronas** son células que pueden llegar a excitarse y transmitir mensajes a lo largo de su membrana plasmática. Las neuronas sensoriales detectan los estímulos. Las interneuronas integran la información y dan respuestas. Las neuronas motoras envían órdenes a los músculos y glándulas para que lleven a cabo las respuestas. El tejido nervioso también contiene una colección diversa de **células neurogliales**. Las neuroglías protegen y dan soporte a las neuronas.

Sección 32.6 Un sistema de órganos consta de dos o más órganos que interactúan químicamente, físicamente o en ambas tareas; ayudan a mantener las células individuales así como a todo el cuerpo funcionando. La mayoría de los sistemas de órganos de los vertebrados contribuyen a la homeostasis; ayudan a mantener las condiciones en el ambiente interno dentro de límites tolerables y también benefician a las células individuales y al cuerpo como un todo.

Todos los tejidos y órganos de un animal adulto surgen a partir de los tres tejidos primarios, las **capas germinales**, que forman los embriones tempranos: el **ectodermo**, el **mesodermo** y el **endodermo**. Las células de todos los tejidos derivan de células madre. Las **células madre** en los embriones tempranos, antes de que se formen las capas germinales, pueden dar origen a cualquier tejido. Las células madre de las etapas tardías del embrión están más especializadas y producen solamente un número limitado de tejidos.

■ Usa la animación en CengageNOW para investigar la función de los sistemas de órganos de los vertebrados y para aprender los términos que describen sus localizaciones.

Secciones 32.7, 32.8 La piel es un sistema de órganos que funciona para la protección, el control de la temperatura, la detección de cambios bruscos en las condiciones externas, en la producción de vitamina y en la defensa. Tiene dos capas, la **epidermis** externa y la **dermis** más profunda. El pelo, el pelaje y las uñas son ricos en queratina y son derivados de las células epidérmicas. Un pigmento de color café llamado **melanina** protege la piel de la radiación ultravioleta, la cual puede dañar el ADN.

La piel es renovada continuamente. Algunos tipos celulares de la piel ya están siendo cultivados para uso médico.

■ Usa la animación en CengageNOW para explorar la estructura de la piel humana.

Ejercicio de análisis de datos

La diabetes es un desorden en el cual los niveles de azúcar en la sangre no son controlados de manera adecuada. Entre otros efectos, este desorden reduce el flujo sanguíneo hacia las piernas y los pies. Como consecuencia, aproximadamente 3 millones de pacientes de diabetes tienen en sus pies úlceras o heridas abiertas que no sanan. Cada año, cerca de 80,000 personas requieren amputaciones.

Diferentes compañías proporcionan productos de células cultivadas diseñados para promover la cura de las úlceras de los pies de los diabéticos. La figura 32.16 muestra los resultados de un experimento clínico que prueba los efectos de los productos de la piel cultivada, mostrados en la figura 32.15, contra un tratamiento estándar para las heridas en los pies de los diabéticos. Los pacientes se asignaron aleatoriamente a cualquiera de los dos grupos de tratamiento, el experimental o el grupo control y se monitoreó el progreso de las heridas durante 12 semanas.

1. ¿Qué porcentaje de heridas había sanado a las 8 semanas cuando se trataron de manera estándar? ¿Qué porcentaje fue el de las heridas tratadas con piel cultivada?
2. ¿Qué porcentaje de heridas había sanado a las 12 semanas cuando se trataron de manera estándar? ¿Qué porcentaje fue el de las heridas tratadas con piel cultivada?
3. ¿Qué tan rápido fue obvia la diferencia entre los grupos de tratamiento y el grupo control?

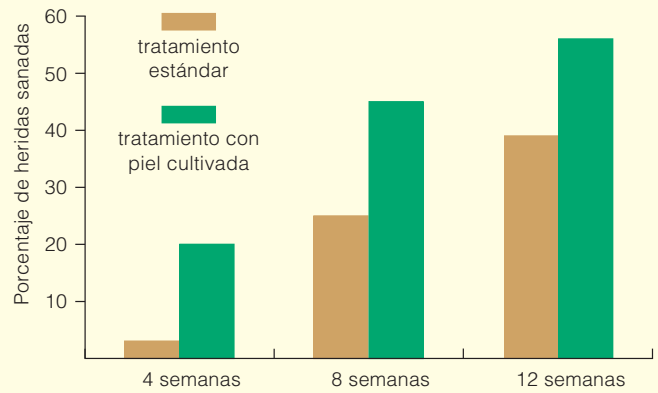


Figura 32.16 Resultados de un estudio multicentro de los efectos del tratamiento estándar *versus* el uso de un producto celular cultivado para las llagas de los pies de personas diabéticas. Las barras muestran el porcentaje de llagas de los pies que habían sanado completamente.

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

1. _____ son tejidos en forma de lámina con una superficie libre.
2. _____ funcionan en la comunicación célula-célula.
 - a. Uniones estrechas
 - b. Uniones adherentes
 - c. Uniones Gap
 - d. Todas las anteriores
3. En la mayoría de los animales, las glándulas son formadas de tejido _____.
 - a. epitelial
 - b. conectivo
 - c. muscular
 - d. nervioso
4. Una glándula sudorípara es una glándula _____.
 - a. endocrina
 - b. exocrina
5. La mayor parte del _____ tiene muchas fibras de colágeno y elastina.
 - a. tejido epitelial
 - b. tejido conectivo
 - c. tejido muscular
 - d. tejido nervioso
6. ¿Cuál es la llamada porción fluida de la sangre?
7. Tu cuerpo convierte el exceso de carbohidratos y proteínas en grasas. El _____ se especializa en el almacenamiento de las grasas.
 - a. Tejido epitelial
 - b. Tejido conectivo denso
 - c. Tejido adiposo
 - d. Ambos, b y c
8. Únicamente las células del _____ pueden acortarse (contraerse)
 - a. tejido epitelial
 - b. tejido conectivo
 - c. tejido muscular
 - d. tejido nervioso
9. El _____ detecta e integra la información respecto a los cambios y controla las respuestas a dichos cambios.
 - a. Tejido epitelial
 - b. Tejido conectivo
 - c. Tejido muscular
 - d. Tejido nervioso
10. ¿Qué tipo de músculo puede ser controlado voluntariamente?
11. ¿Qué tipo de neurona envía señales a los músculos?
12. La exposición a la luz solar causa el incremento en la producción de _____, la cual protege contra la radiación UV dañina.
 - a. melanina
 - b. hemoglobina
 - c. queratina
 - d. colágeno

13. El principal tipo celular de la epidermis es _____.
 - a. neuroglía
 - b. neuronas motoras
 - c. queratinocitos
 - d. osteocitos

14. Relaciona los términos con la descripción más apropiada;

_____ glándula exocrina	a. fuerte, maleable; como hule
_____ glándula endocrina	b. secreción a través de ductos
_____ endodermo	c. tejido primario más externo
_____ ectodermo	d. se contrae, no es estriado
_____ cartílago	e. tejido primario más interno
_____ músculo liso	f. músculo de la pared del corazón
_____ músculo cardíaco	g. mantiene a las células juntas
_____ sangre	h. tejido conectivo fluido
_____ unión adherente	i. Secreción sin ductos

■ Visita [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Muchas personas se oponen al uso de animales para probar la seguridad de los cosméticos; argumentan que podrían usarse métodos de prueba alternativos, como el uso de tejidos cultivados en el laboratorio, para algunos casos. Tomando en cuenta lo que has aprendido en este capítulo, especula sobre las ventajas y desventajas de las pruebas que usan tejidos específicos cultivados en el laboratorio contra el uso de animales vivos.
2. La porfiria es el nombre que se da a un grupo de desórdenes genéticos raros. Las personas afectadas carecen de una de las enzimas de la vía metabólica que forma el grupo hemo, el grupo que contiene el hierro de la hemoglobina. Como consecuencia, se acumulan los intermediarios (porfirinas) de la síntesis del hemo. Cuando las porfirinas se exponen a la luz solar, absorben energía y liberan electrones energizados. Los electrones energizados viajan deslocalizados por la célula y pueden romper enlaces provocando la formación de radicales libres. En los casos más extremos, las encías y los labios se contraen dejando expuestos a los caninos o colmillos.

Los individuos afectados deben evitar la luz solar y el ajo, que exacerban los síntomas. Según una hipótesis, las personas que sufren las formas más extremas de porfiria quizás hayan originado las historias de vampiros. ¿Considerarías verosímil esta hipótesis? ¿Qué otro tipo de datos históricos podrían apoyarla o desacreditarla?

Sistema nervioso

IMPACTOS Y PROBLEMAS

En la búsqueda del éxtasis

El éxtasis, una droga ilegal, te hace sentir socialmente aceptado, menos ansioso, más conciente de lo que te rodea y agudiza tus sentidos. Por otro lado, también puede llevarte a una muerte desagradable en el hospital; espumando por la boca y sangrando por todos los orificios de tu cuerpo, mientras la temperatura del mismo asciende sin control. Puede enviarte a ti, a tu familia y amigos a vivir una espiral de horror y de incredulidad al observar como, poco a poco, tu respiración se hace más lenta hasta el punto de detenerse para siempre. Lorna Spinks terminó su vida de esta manera, a los 19 años (figura 33.1).

Sus angustiados padres decidieron publicar estas fotografías porque quisieron comunicar algo que su propia hija ignoraba: el éxtasis puede matar.

El éxtasis es una droga psicoactiva; altera la función del cerebro. El ingrediente activo, MDMA (3,4-metilenedexometanfetamina), es un tipo de anfetamina, o "speed". Como uno de los efectos, provoca que las neuronas liberen un exceso de serotonina, una molécula de señalización. La serotonina satura los receptores de sus células blanco y no pueden ser desactivados, por lo que las células no logran liberarse de la estimulación excesiva.

La abundancia de serotonina promueve sentimientos de energía, empatía y de euforia. Pero la estimulación incesante induce respiración rápida, dilata los ojos, restringe la formación de orina y acelera el corazón. La presión sanguínea se eleva, y la temperatura interna del cuerpo aumenta sin control. Spinks sufrió mareos, se ruborizó y actuó de manera incoherente después de tomar sólo dos tabletas de éxtasis. Murió por el aumento en la tempera-

tura de su cuerpo; lo que causó que sus sistemas de órganos se detuvieran.

Sin embargo, pocas sobredosis de éxtasis terminan en la muerte. Los ataques de pánico y psicosis temporal son los efectos más comunes a corto plazo. No sabemos mucho acerca de los efectos de la droga a largo plazo; los consumidores son como conejillos de Indias de experimentos no descritos.

Sabemos que el éxtasis agota las reservas de serotonina del cerebro y que dicha escasez puede durar algún tiempo. En los animales, dosis múltiples de MDMA alteran la estructura y el número de las neuronas secretoras de serotonina. Este es un tema preocupante debido a que los bajos niveles de serotonina en los humanos están asociados con la incapacidad para concentrarse, la pérdida de la memoria y la depresión.

Los humanos consumidores de MDMA sufren pérdida de memoria, que se deteriora a medida que se consume más la droga. Afortunadamente, al menos en el corto plazo, la capacidad de recuperación de la memoria se restaura cuando se deja de consumir el éxtasis. Sin embargo, el restablecimiento del equilibrio neurológico normalmente toma muchos meses.

Piénsalo bien. El sistema nervioso evolucionó como una manera de detectar y responder rápido a las condiciones cambiantes del interior y exterior del cuerpo. La visión y el gusto, el hambre, la pasión, el miedo y la rabia; la conciencia de que la estimulación comienza con un flujo de información a lo largo de las líneas de comunicación del sistema nervioso. Aun antes de que nacieras, las células excitables llamadas neuronas comenzaron a organizarse en tejidos recién formados y a comunicarse entre sí. Durante toda tu vida, en los momentos de peligro o de reflexión, en la emoción o en el sueño, su comunicación ha continuado y seguirá haciéndolo mientras tengas vida.

Cada uno de nosotros posee un sistema nervioso complejo, un legado de millones de años de evolución. Su arquitectura y sus funciones nos dan una capacidad sin igual para aprender y compartir experiencias con otras personas. Quizá la consecuencia más triste del abuso de las drogas es la negación implícita de este legado y la de uno mismo cuando se elige no evaluar cómo las drogas pueden dañar nuestro cerebro, o dejamos de cuidar nuestro cuerpo y salud.



¡Mira el video! Figura 33.1 Fotos de Lorna Spinks cuando estaba viva (*izquierda*), y minutos después de su muerte (*derecha*). Ella murió después de tomar dos tabletas de éxtasis. Si sospechas que alguien está teniendo una mala reacción al éxtasis o a cualquier otra droga, consíguele ayuda médica rápidamente y actúa con honestidad acerca de la causa del problema. Una acción médica inmediata podría salvarle la vida.

Conceptos básicos



Cómo está organizado el tejido nervioso de los animales

En los animales con simetría radial, las neuronas excitables se interconectan como una red nerviosa. La mayoría de los animales son de simetría bilateral con un sistema nervioso que tiene una concentración de neuronas en el extremo anterior y uno o más cordones nerviosos que corren a lo largo del cuerpo. [Sección 33.1](#)



Cómo funcionan las neuronas

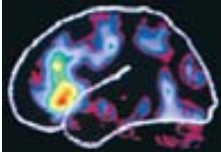
Los mensajes fluyen a lo largo de las membranas plasmáticas de las neuronas, de las zonas de entrada, a las zonas de salida. Los químicos liberados en una zona de salida de la neurona podrían estimular o inhibir la actividad en una célula adyacente. Las drogas psicoactivas interfieren en el flujo de información entre las células.

[Secciones 33.2-33.7](#)



El sistema nervioso de los vertebrados

El sistema nervioso central consta del cerebro y de la médula espinal. El sistema nervioso periférico incluye muchos pares de nervios que conectan el cerebro y la médula espinal al resto del cuerpo. La médula espinal y los nervios periféricos interactúan en los reflejos espinales. [Secciones 33.8-33.9](#)



Acerca del cerebro

El cerebro se desarrolla a partir de la parte anterior del cordón nervioso embrionario. El cerebro del humano incluye, evolutivamente, tejidos antiguos y regiones más recientes que proporcionan la capacidad para el pensamiento analítico y para el lenguaje. La neuroglia constituye el mayor volumen del cerebro. [Secciones 33.10-33.13](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo, aprenderás a encontrar muchos ejemplos de los procesos celulares mencionados en la unidad uno. Las señales nerviosas incluyen proteínas receptoras (5.2) y mecanismos de transporte (5.3, 5.4, 5.5). Ellos dependen de gradientes de iones, un tipo de energía potencial (6.1).
- Aprenderás a reconsiderar los cursos de la evolución animal (25.1, 26.2) y los rasgos de los cordados (26.1) con énfasis en el sistema nervioso.
- Revisarás algunas aplicaciones en la salud como en el cáncer (9.5), en el abuso del alcohol (introducción del capítulo 6) y la investigación sobre células madre (introducción del capítulo 32).
- Verás ejemplos de los barrios PET, una técnica que usa radioisótopos, como es explicada en la sección 2.2.

■ La interacción de las neuronas confiere a los animales la capacidad para responder a los estímulos del ambiente y del interior de su cuerpo.

■ Conexión con Cursos de la evolución animal 25.1.

De todos los organismos multicelulares, los animales son los que responden más rápido a los estímulos externos. Las actividades de las neuronas son la clave para que se den estas respuestas tan rápidas. Una **neurona** es una célula que puede transmitir señales eléctricas por su membrana plasmática y puede comunicarse con otras células por medio de mensajeros químicos específicos. Las células que conforman la **neuroglia** dan soporte funcional y estructural a las neuronas de la mayoría de los animales.

Un animal típico tiene tres tipos de neuronas. Las **neuronas sensoriales** que detectan los estímulos internos o externos y envían señales a las interneuronas y las neuronas motoras. Las **interneuronas** que procesan la información recibida de las neuronas sensoriales o de otras interneuronas, y a su vez envían señales a otras interneuronas o a neuronas motoras. Las **neuronas motoras** envían señales que controlan los músculos y las glándulas.

La red nerviosa de los cnidarios

Los cnidarios como las hidras y las medusas, son los animales más simples que tienen neuronas. Estos animales radiales acuáticos tienen una red de nervios que les permite responder al alimento o a las amenazas que llegan de todas las direcciones (figura 32.2a). Una red de nervios es una malla de neuronas interconectadas. La información

puede fluir en cualquier dirección entre células de la red nerviosa; no hay un órgano centralizado que controle mejor estas funciones que un cerebro. Al causar que las células de la pared del cuerpo se contraigan, la red nerviosa puede alterar el tamaño de la boca del animal, puede cambiar la forma del cuerpo o la posición de los tentáculos.

Sistema nervioso cefalizado, bilateral

La mayoría de los animales tienen un cuerpo bilateralmente simétrico (sección 25.1). La evolución bilateral del plan corporal fue acompañada por la **señalización**, la concentración de las neuronas que detectan y procesan la información de la parte superior a la inferior del cuerpo y de la frontal a la trasera.

Las planarias y los demás gusanos planos son los animales más simples con un sistema nervioso cefalizado bilateral. La cabeza de una planaria termina en un par de ganglios (figura 33.2b). Un **ganglio**, es un grupo de cuerpos celulares de neuronas que funcionan como un centro de integración. Un ganglio de planaria recibe señales de la mancha ocular y de las células que detectan químicos en su cabeza. El ganglio también se conecta a un par de cordones nerviosos que corren a lo largo del cuerpo. Los cordones no tienen ganglios. Los nervios atraviesan el cuerpo entre los cordones, dando al sistema nervioso la apariencia de una escalera. Las conexiones cruzadas ayudan a coordinar las actividades de los dos lados del cuerpo.

Los anélidos y los artrópodos tienen cordones nerviosos ventrales pareados que se conectan a un cerebro simple (figura 33.2c-e). Además, un par de ganglios en cada seg-

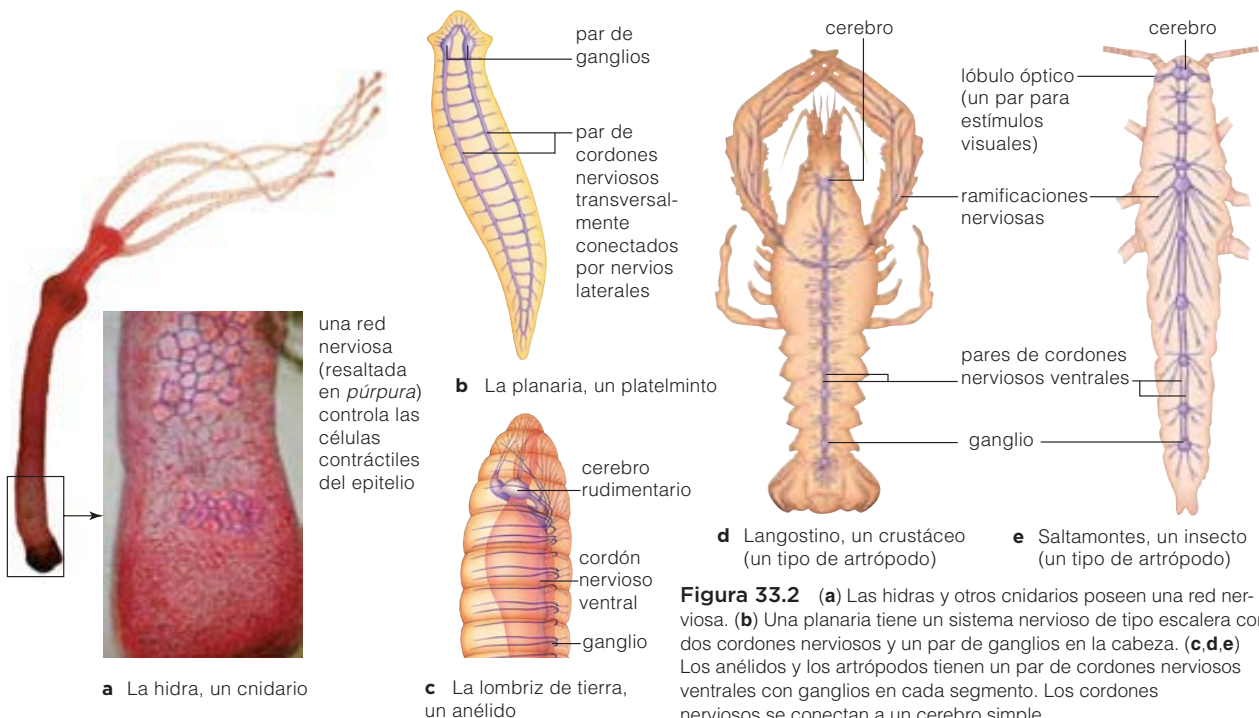


Figura 33.2 (a) Las hidras y otros cnidarios poseen una red nerviosa. (b) Una planaria tiene un sistema nervioso de tipo escalera con dos cordones nerviosos y un par de ganglios en la cabeza. (c,d,e) Los anélidos y los artrópodos tienen un par de cordones nerviosos ventrales con ganglios en cada segmento. Los cordones nerviosos se conectan a un cerebro simple.

mento corporal proporciona el control local de los músculos del segmento.

Los cordados tienen un solo cordón nervioso dorsal (sección 26.1). En los vertebrados, la región anterior de este cordón evolucionó en un cerebro. Los cerebros más grandes dieron competitividad a algunos animales para encontrar recursos y reaccionar ante el peligro. También, entre los vertebrados que se mudaron al ambiente terrestre, ciertos centros cerebrales llegaron a modificarse y se expandieron en formas que ayudaron a los animales a moverse mejor y a responder a los estímulos de su nuevo ambiente.

El sistema nervioso de los vertebrados

El sistema nervioso de los vertebrados tiene dos divisiones funcionales (figura 33.3). La mayoría de las interneuronas están localizadas en el **sistema nervioso central**: el cerebro y la médula espinal. Los nervios que se extienden a través del resto del cuerpo constituyen el **sistema nervioso periférico**. Estos nervios también han sido clasificados como autónomos o somáticos, con base en el tipo de órganos asociados a ellos.

La figura 33.4 muestra la localización del cerebro humano, la médula espinal y algunos nervios periféricos. Como aprenderás, cada nervio contiene extensiones largas, o axones, de neuronas sensoriales, neuronas motoras o de ambas. Los axones aferentes llevan las señales sensoriales hacia el sistema nervioso central; los axones eferentes transmiten órdenes para la respuesta en el sentido contrario. Por ejemplo, tú tienes un nervio ciático en cada una de tus piernas. Estos nervios transmiten rápidamente señales de los receptores sensoriales localizados en los músculos de las piernas, articulaciones y piel hacia la médula espinal, pero al mismo tiempo, ellos transmiten señales de la médula espinal hacia los músculos de las piernas.

En las secciones que siguen, vas a considerar los tipos de mensajes que fluyen a lo largo de estas líneas de comunicación.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las características de los sistemas nerviosos de los animales?

- La mayoría de los animales tiene tres tipos de neuronas que interactúan entre sí: neuronas sensoriales, interneuronas y neuronas motoras.
- Los animales más simples con neuronas son los cnidarios. Sus neuronas están organizadas como una red nerviosa.
- La mayoría de los animales son de simetría bilateral y tienen un sistema nervioso con una concentración de células nerviosas en el extremo de su cabeza.
- Los invertebrados bilaterales generalmente tienen un par de cordones nerviosos ventrales. Por el contrario, los cordados tienen un cordón nervioso dorsal.
- Los cnidarios no tienen un órgano central de procesamiento de la información. Otros invertebrados tienen cerebros más grandes y más complejos.
- El sistema nervioso de los vertebrados incluye un cerebro bien desarrollado, una médula espinal y nervios periféricos.



Figura 33.3 Divisiones funcionales de los sistemas nerviosos de los vertebrados. La médula espinal y el cerebro están en la parte central. El sistema nervioso periférico incluye los nervios espinales, los nervios craneales y sus ramificaciones, que se extienden por todo el cuerpo. Los nervios periféricos acarrean señales dentro y fuera del sistema nervioso central. La sección 33.8 explica las divisiones funcionales del sistema periférico.

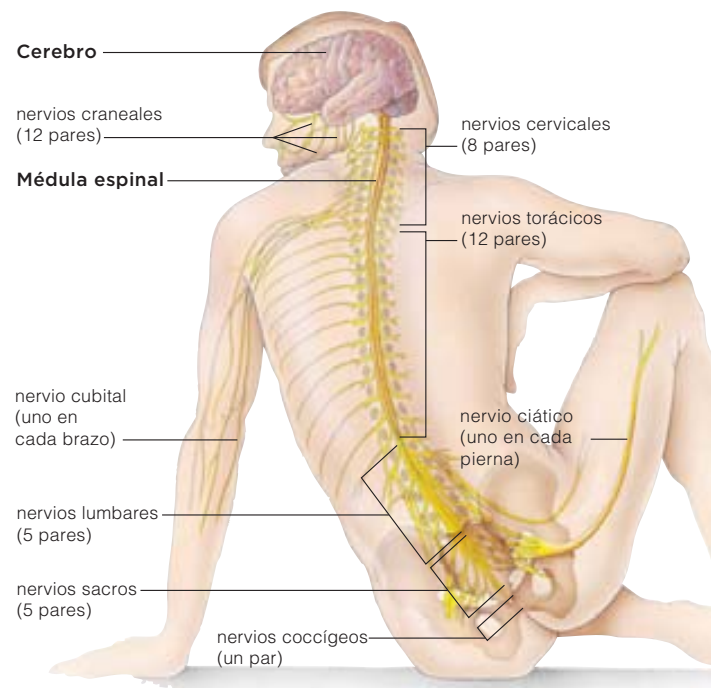


Figura 33.4 Algunos de los nervios principales del sistema nervioso humano.

33.2 Neuronas: las grandes comunicadoras

■ Las neuronas tienen extensiones citoplásmicas especializadas para recibir y enviar señales.

Igual que las demás células del cuerpo, cada neurona tiene un núcleo y organelos; ambos dentro del cuerpo celular. A diferencia de las demás células, una neurona también tiene extensiones citoplásmicas especiales que le permiten recibir y enviar mensajes (figura 33.5). Las **dendritas** son ramificaciones citoplásmicas cortas que reciben información de otras células y las comunican al cuerpo celular. Una neurona generalmente tiene varias dendritas; también tiene un **axón**, una extensión más larga que puede enviar señales químicas a otras células.

El cuerpo celular y las dendritas funcionan como zona de entrada de las señales, donde las señales que llegan alteran los gradientes de concentración de los iones a través de la membrana plasmática. La perturbación de iones resultante, se esparce hacia una zona de descarga, la cual

se conecta con el axón. Desde aquí, la perturbación es conducida a lo largo del axón hacia las terminales del mismo. Cuando la perturbación alcanza las zonas de salida, causa la liberación de moléculas señal o señalizadoras.

La información generalmente fluye de las neuronas sensoriales hacia las interneuronas, y a las neuronas motoras (figura 33.6). Los tres tipos de neuronas difieren algo en el tipo y arreglo de sus extensiones citoplásmicas. Una neurona sensorial por lo regular no tiene dendritas. Un extremo de su axón tiene extremos receptores que pueden detectar un estímulo específico (figura 33.6a). Las terminales del axón en el otro extremo envían señales químicas, y el cuerpo celular se encuentra entre ambos extremos. Una interneurona tiene muchas dendritas receptoras de la señal y un axón (figura 33.6b). En los vertebrados casi todas las interneuronas residen en el sistema nervioso central y algunas tienen muchos miles de dendritas. Una neurona motora también tiene múltiples dendritas y un axón (figura 33.6c).

Para repasar en casa

¿Cómo funcionan las diferentes partes de los tres tipos de neuronas en la comunicación?

- Las neuronas sensoriales tienen un axón con un extremo que responde a estímulos específicos y otros extremos que envían señales a otras células.
- Las interneuronas y las neuronas motoras tienen muchas dendritas y un axón que envía señales.

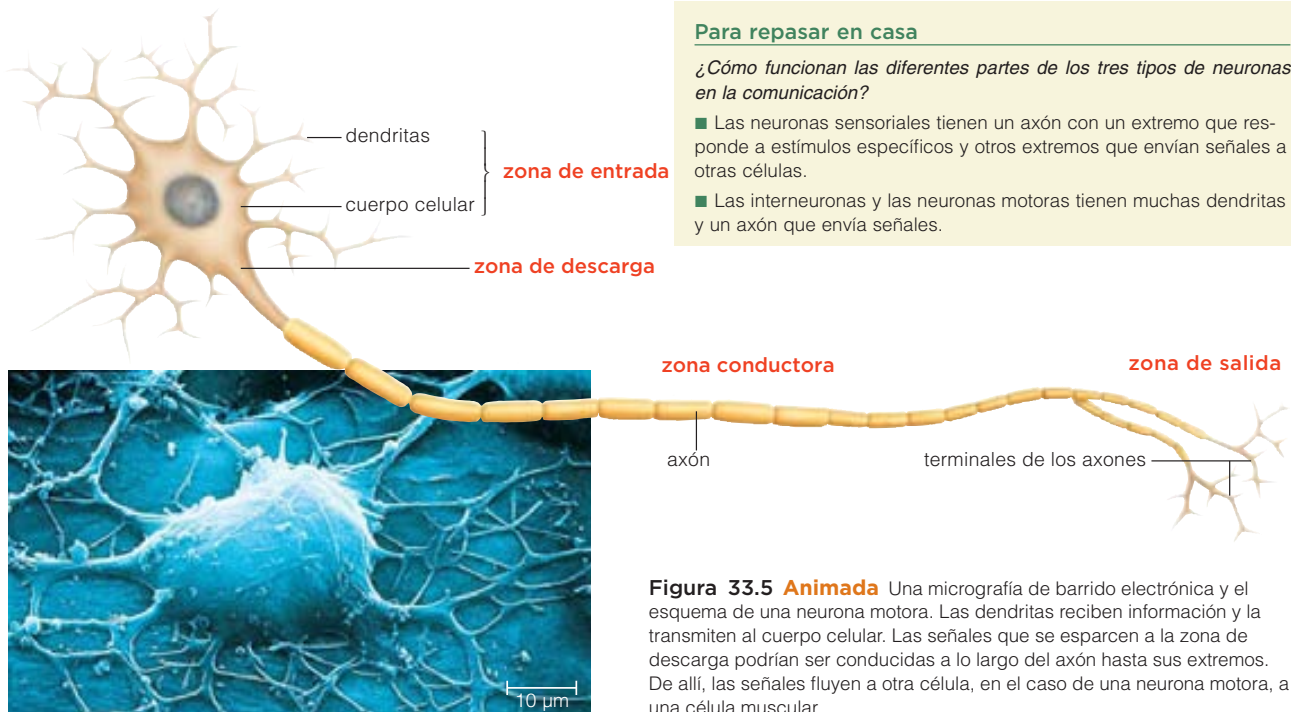


Figura 33.5 Animada Una micrografía de barrido electrónica y el esquema de una neurona motora. Las dendritas reciben información y la transmiten al cuerpo celular. Las señales que se esparcen a la zona de descarga podrían ser conducidas a lo largo del axón hasta sus extremos. De allí, las señales fluyen a otra célula, en el caso de una neurona motora, a una célula muscular.

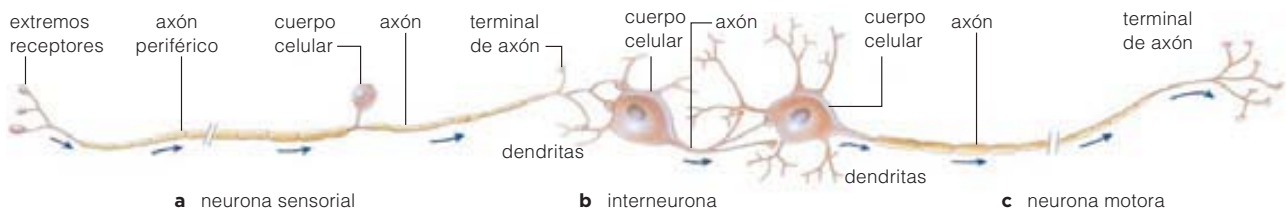


Figura 33.6 Los tres tipos de neuronas. Las flechas indican la dirección del flujo de la información. (a) Las neuronas sensoriales detectan los estímulos y las señales de otras células. (b) Las interneuronas transmiten señales entre neuronas. (c) Las neuronas motoras envían señales a los efectores, células musculares o glandulares.

33.3 Potenciales de membrana

- Las propiedades de la membrana de las neuronas afectan el movimiento de los iones.
- Conexiones con Mecanismos de transporte 5.3, 5.4, Energía potencial 6.1.

Potencial en reposo

Todas las células tienen un gradiente eléctrico a lo largo de sus membranas plasmáticas. El líquido citoplásmico cerca de estas membranas tiene más iones y proteínas cargadas negativamente que el líquido intersticial fuera de la célula. Como en una batería, estas cargas separadas tienen una energía potencial. A la diferencia de voltaje que se establece a uno y otro lado de la membrana celular, le llamamos potencial de membrana y lo medimos en milésimas de volt, o milivoltos (mV). Una neurona estimulada tiene un **potencial de membrana en reposo** en aproximadamente -70 mV.

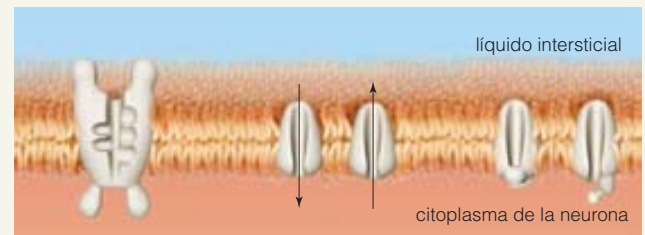
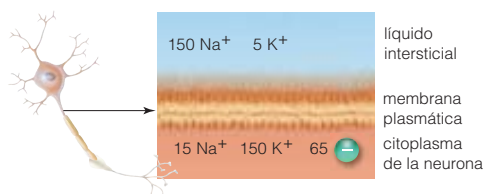
La distribución que toman los tres tipos de iones es importante en la generación del potencial de reposo. En primer lugar, el citoplasma de una neurona contiene muchas proteínas cargadas negativamente que no están presentes en el líquido intersticial. Debido a que son grandes y con carga, estas proteínas no pueden difundirse a través de la bicapa lipídica de la membrana celular.

Los otros dos iones importantes, son los iones de potasio (K^+) que están cargados positivamente, y los iones de sodio (Na^+) que están cargados positivamente. Estos iones se mueven hacia dentro y hacia fuera de la neurona con la asistencia de proteínas de transporte (sección 5.3).

Las bombas de sodio-potasio (figura 33.7a y sección 5.4) usan la energía de una molécula de ATP para transportar los iones hacia fuera. Debido a que la bomba mueve más cargas positivas hacia fuera que hacia dentro de la célula, su acción aumenta el gradiente de cargas a través de la membrana de la neurona. La acción de la bomba también contribuye a establecer los gradientes de concentración para el sodio y el potasio a través de la membrana.

Casi todo el sodio que es bombeado hacia fuera de la neurona permanece fuera de ella; tanto como la célula esté en reposo. En contraste, algunos iones de potasio fluyen en dirección de su gradiente de concentración (fuera de la célula) a través de canales de proteína (figura 33.7b). La fuga del potasio (K^+) hacia fuera aumenta el número de iones negativos no balanceados en el interior de la célula.

En resumen, el citoplasma de una neurona en reposo tiene proteínas cargadas negativamente que no están presentes en el líquido intersticial. También tiene menor cantidad de iones sodio (Na^+) y más iones de potasio (K^+). Podemos mostrar las concentraciones relativas de los iones relevantes de la siguiente manera, con la esfera verde representando a las proteínas cargadas negativamente:



- A** Bombas de sodio-potasio que transportan activamente 3 Na^+ hacia afuera de la neurona por cada 2 K^+ que bombean hacia adentro.
- B** Los transportadores pasivos permiten que los iones K^+ se escapen a través de la membrana plasmática, siguiendo su gradiente de concentración.
- C** En una neurona en reposo, canales con compuertas sensibles al voltaje están cerrados (izquierda). Durante los potenciales de acción las compuertas se abren (derecha) permitiendo que el Na^+ o K^+ fluyan a través de ellos.

Figura 33.7 Animada La manera en que los iones penetran por canales de proteínas y bombas que atraviesan toda la membrana plasmática de una neurona. (a) Las bombas de sodio-potasio (Na^+/K^+) y (b) Los canales de potasio (K^+) abiertos contribuyen al potencial de reposo. (c) Los canales abiertos por voltaje son necesarios para los potenciales de acción.

Potenciales de acción

Se dice que las neuronas y las células musculares son excitables porque cuando son adecuadamente estimuladas, generan un **potencial de acción**, una inversión abrupta del gradiente eléctrico establecido a través de la membrana plasmática. Los canales iónicos con compuertas que se abren en un voltaje particular, o potencial de membrana particular, son esenciales para que se dé el potencial de acción.

Las neuronas tienen estos canales con compuertas controladas por el voltaje, en la membrana de sus zonas de descarga y conducción (figura 33.7c). Algunos de estos canales controlados por voltaje dejan que los iones de potasio se difundan a través de la membrana por su interior. Otros dejan pasar los iones de sodio. Los canales de iones controlados por voltaje están cerrados en una neurona en reposo, pero se abren rápidamente durante un potencial de acción.

Con este dato como base, sobre las proteínas de la membrana y los gradientes de iones, estás listo para mirar cómo surge un potencial de acción en la zona de descarga de una neurona y cómo se propaga, sin disminuirse, hacia una zona de salida.

Para repasar en casa

¿Cómo contribuyen los gradientes a través de la membrana de la neurona a su función?

- El interior de una neurona en reposo es más negativo que el líquido del exterior de la célula. La presencia de proteínas cargadas negativamente y la actividad de proteínas de transporte contribuyen a mantener esta diferencia de carga llamada potencial de membrana en reposo.
- Una neurona en reposo también establece gradientes de concentración para el sodio y el potasio a través de la membrana, con más sodio afuera y más potasio en el interior.
- Cuando es estimulada apropiadamente, una neurona genera un potencial de acción. Los canales controlados por voltaje se abren y el potencial de membrana se revierte transitoriamente.

■ El movimiento de los iones de sodio y de potasio a través de las compuertas de los canales causa una breve inversión del potencial de membrana.

■ Conexión con Mecanismos de Transporte 5.3, 5.4.

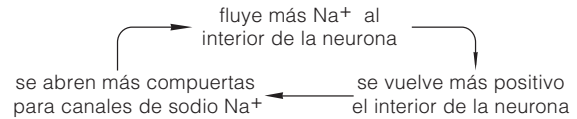
Alcanzando el umbral

Una pequeña alteración en los gradientes de concentración iónica, a través de la membrana de una neurona, puede cambiar el potencial de membrana. Al cambio resultante se le conoce como potencial local, graduado. “Local” significa que solamente se desplaza alrededor de una zona de un milímetro aproximadamente. “Graduado” significa que el cambio en el potencial puede variar de tamaño. Un potencial local ocurre cuando los iones entran en una región del citoplasma de la neurona y cambian el potencial de membrana en esa región. Por ejemplo, con una pequeña cantidad de sodio que entre podría cambiar el potencial de membrana de una región desde -70 milivoltios a -66 mV.

La estimulación de la zona de entrada de una neurona puede causar un potencial local graduado. Si el estímulo es suficientemente intenso o prolongado, los iones se difunden de la zona de entrada hacia la zona de descarga adyacente. En esta zona la membrana contiene canales de sodio con compuertas sensibles al voltaje (figura 38.8a). Cuando la diferencia en la carga a través de la membrana aumenta a un nivel específico, el **umbral del potencial**, se abren las compuertas de los canales de sodio en la zona de descarga y se genera un potencial de acción.

La apertura de estos canales controlados por voltaje permite que el sodio fluya siguiendo la dirección de los gradientes eléctricos y de concentración hacia el interior de la neurona (figura 33.8b). En lo que es un ejemplo de retroalimentación positiva (sección 27.3), después de que se alcanza el umbral, se abren las

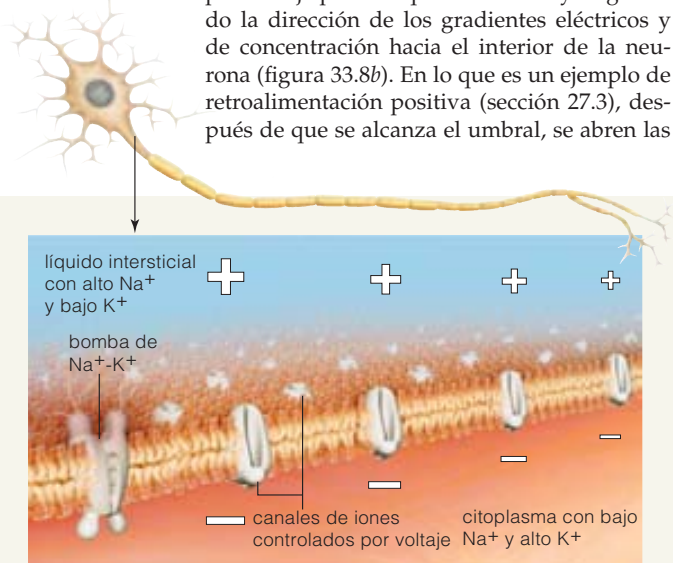
compuertas de los canales de sodio de una manera acelerada. A medida que el sodio comienza a fluir hacia adentro, hace más positivo al citoplasma de la neurona, de tal manera que más canales de sodio son abiertos. En este momento, ya no es tan importante el estímulo que llevó la neurona hasta el umbral. La entrada súbita del sodio al interior de la neurona, y no por difusión de iones desde la zona de entrada, dirige el ciclo de retroalimentación:



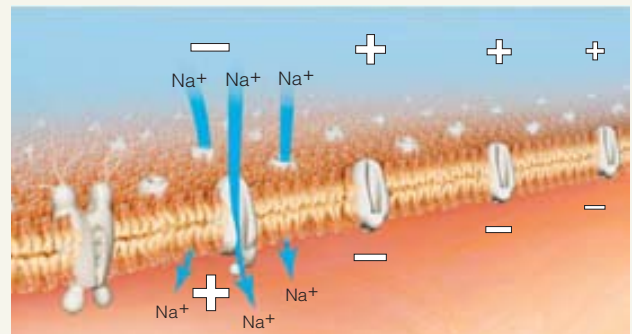
Respuesta de todo o nada

Los investigadores pueden estudiar los cambios en los potenciales de membrana insertando un electrodo dentro de un axón y dejando otro en el líquido afuera del axón (figura 33.9). En seguida conectan estos electrodos a un aparato que muestra los potenciales de membrana. La figura 33.10 muestra cómo se ve uno de los registros antes, durante y después de un potencial de acción. Una vez que el nivel del umbral ha sido alcanzado, el potencial de membrana siempre llegará al mismo nivel máximo de intensidad. Por tanto un potencial de acción es un evento de todo o nada.

La inversión de la carga durante un potencial de acción dura solamente milisegundos. Superior a cierto voltaje, las compuertas en los canales de sodio se cierran. Casi al mismo tiempo, las compuertas en los canales de potasio (K^+) se abren (figura 33.8c). El flujo resultante hacia fuera del potasio cargado positivamente hace al citoplasma otra vez más negativo que el líquido intersticial. La difusión de los iones restaura rápidamente los gradientes de los iones de Na^+ y K^+ para que coincidan con los establecidos por las bombas de sodio-potasio (figura 33.8d).



A Un acercamiento a la zona de descarga de una neurona. Se muestran una bomba de sodio-potasio y algunos de los canales iónicos controlados por voltaje. En este punto, la membrana está en reposo y los canales controlados por voltaje están cerrados. La carga eléctrica del citoplasma es negativa en relación al líquido intersticial.



B La llegada de una señal suficientemente grande a la zona de descarga eleva el potencial de membrana hasta un determinado umbral. Las compuertas de los canales de sodio se abren y el sodio (Na^+) fluye en la dirección de su gradiente de concentración hacia el citoplasma. El influjo de sodio revierte el voltaje de toda la membrana.

Figura 33.8 Animada La propagación de un potencial de acción a lo largo de una parte del axón de una neurona motora.

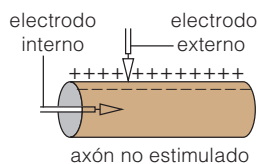
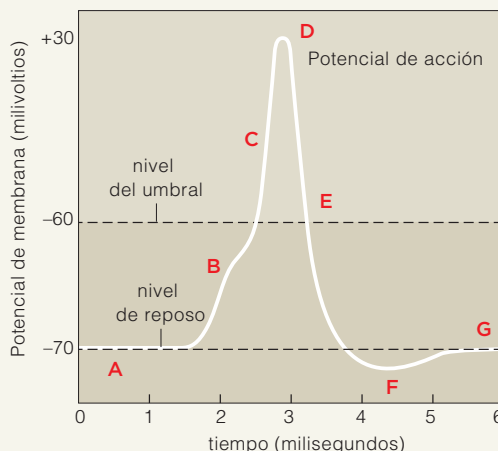


Figura 33.9 Cómo son investigados los potenciales de membrana. Los electrodos colocados en el interior y el exterior del axón permiten a los investigadores medir el potencial de membrana. La figura 33.10 muestra el registro que este método produce cuando una neurona es suficientemente estimulada para producir un potencial de acción.

- A** El potencial de reposo de la membrana es -70mV .
- B** La estimulación produce un influjo de iones positivos y un aumento en el potencial de membrana.
- C** Una vez que el potencial excede el umbral (-60mV), las compuertas de (Na^+) comienzan abrirse, y el Na^+ se mete al instante. Esto causa que más compuertas se abran, y así sucesivamente. Como consecuencia el voltaje aumenta rápidamente.



- D** Cada potencial de acción alcanza su máximo a los $+33\text{mV}$, ni más, ni menos. En este punto, las compuertas de Na^+ tienen que cerrarse y las del potasio (K^+) tienen que abrirse.
- E** El flujo de K^+ fuera de la neurona causa que el potencial decaiga.
- F** Sale tanto K^+ que el potencial declina por debajo del potencial de reposo.
- G** La bomba de Na^+-K^+ restaura el potencial de reposo.

Figura 33.10 Animada Cómo el potencial de la membrana cambia durante un potencial de acción. **Investiga:** ¿Cuánto tiempo dura el aumento del potencial?

Respuesta: aproximadamente 2 milisegundos

Sentido de la propagación

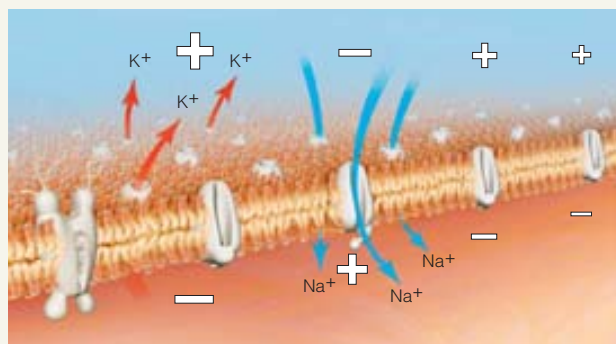
Cada potencial de acción se autopropaga. Alguna cantidad de sodio que entra a una región del axón se difunde hacia una región adyacente, conduciendo esa región al umbral y a la apertura de las compuertas de sodio. A medida que estas compuertas se abren en una región seguida inmediatamente de la otra, el potencial se mueve hacia las terminales del axón sin ningún debilitamiento.

Una vez que las compuertas de sodio se cierran, no puede ocurrir otro potencial de acción de manera inmediata. El breve periodo refractario limita al máximo la velocidad de las señales y causa que éstas se alejen con dirección a las terminales del axón. La difusión de los iones de una región que produce un potencial de acción puede abrir solamente aquellas compuertas de los canales que no habían sido abiertos.

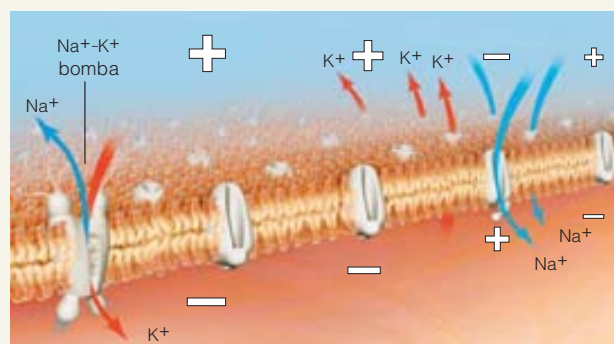
Para repasar en casa

¿Qué sucede durante un potencial de acción?

- Un potencial de acción comienza en la zona de descarga de una neurona. Un estímulo fuerte disminuye la diferencia en el voltaje a través de la membrana. Esto provoca que se abran los canales con compuertas para el sodio, y la diferencia de voltaje se revierte.
- Un potencial de acción viaja a lo largo de un axón a medida que secciones consecutivas de la membrana generan que se vaya revirtiendo el potencial de membrana.
- En cada sección de la membrana, un potencial de acción termina cuando los iones de potasio fluyen hacia fuera de la neurona y la diferencia de voltaje a través de la membrana es restaurada.
- Los potenciales de acción se mueven en una dirección, hacia las terminales del axón, debido a que las compuertas de los canales de sodio son inactivadas transitoriamente después de que se lleva a cabo un potencial de acción.



- C** La carga reversa hace que las compuertas de canales de Na^+ se cierran y que las de los canales de K^+ se abran. El K^+ que fluye hacia afuera restaura la diferencia de voltaje a través de la membrana. El potencial de acción es propagado a lo largo del axón como cargas positivas que se esparcen de una región a otra adyacente y así sucesivamente alejándose del punto de estimulación hasta alcanzar el umbral.



- D** Después de un potencial de acción, las compuertas de los canales de Na^+ son inactivadas brevemente de modo que el potencial de acción se mueve solamente en una dirección, hacia las terminales del axón. Los gradientes de Na^+ y K^+ perturbados por los potenciales de acción son restaurados por la difusión de los iones que fueron movidos por la actividad de las bombas de sodio-potasio.

■ Los potenciales de acción no pasan directamente de una neurona a otra célula; sustancias químicas acarrean las señales entre las células.

■ Conexiones con Proteínas receptoras 5.2, Exocitosis 5.5.

Sinapsis química

Un potencial de acción viaja a lo largo del axón de una neurona en el sentido de las terminales en las puntas del axón. La región en donde una terminal del axón envía las señales químicas a una neurona, una fibra muscular, o una célula glandular es llamada **sinapsis**. En una sinapsis, la neurona que envía la señal es llamada célula presináptica. Un espacio lleno de líquido de casi 20 nanómetros de ancho la separa de la zona de entrada de una célula postsináptica que recibe la señal. La figura 33.11 muestra la sinapsis entre

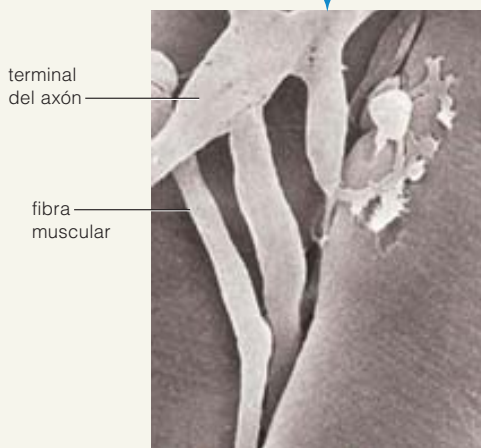
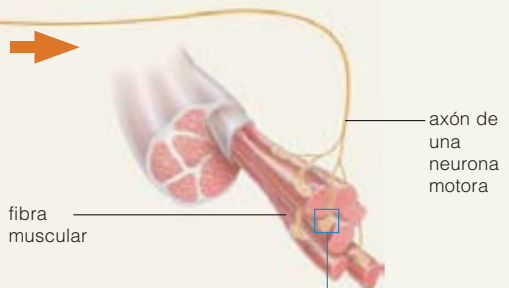
una neurona motora y una fibra del músculo esquelético. Esta sinapsis es llamada una **unión neuromuscular**.

Los potenciales de acción llegan a una unión neuromuscular después de viajar por todo el axón de una neurona motora hasta las terminales del axón (figura 33.11a,b). Dentro de las terminales del axón hay vesículas con moléculas de **neurotransmisores**, un tipo de molécula señal que transmite mensajes entre las células presináptica y postsináptica.

La liberación del neurotransmisor requiere un influjo de iones calcio (Ca^{++}). La membrana plasmática de una terminal del axón tiene canales con compuertas para estos iones. En la neurona en reposo, estas compuertas están cerradas y las bombas de calcio transportan el calcio activamente hacia afuera de la célula. En consecuencia, hay menor número de iones calcio en el citoplasma de la neurona que en el líquido intersticial. Al llegar un potencial de acción se abren las compuertas de los canales de calcio y el calcio

Uniones neuromusculares

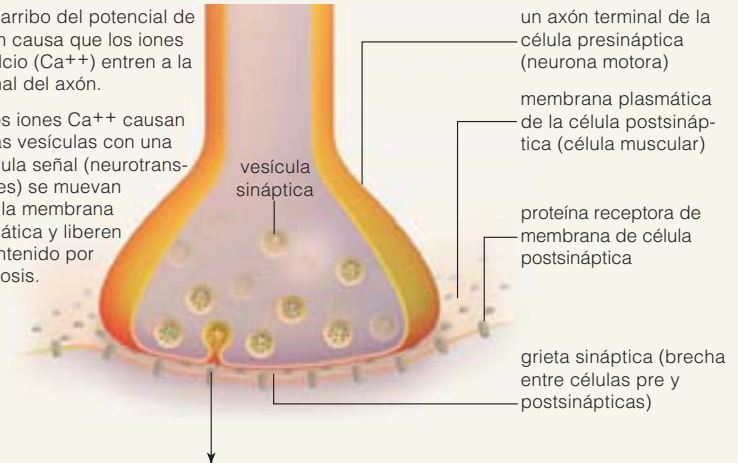
A Un potencial de acción se propaga a lo largo de una neurona motora.



Acercamiento de una unión neuromuscular (un tipo de sinapsis)

C El arribo del potencial de acción causa que los iones de calcio (Ca^{++}) entren a la terminal del axón.

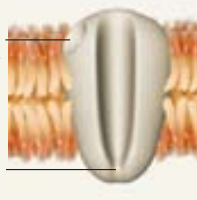
D Los iones Ca^{++} causan que las vesículas con una molécula señal (neurotransmisores) se muevan hacia la membrana plasmática y liberen su contenido por exocitosis.



Acercamiento de las proteínas receptoras de un neurotransmisor en la membrana plasmática de la célula postsináptica

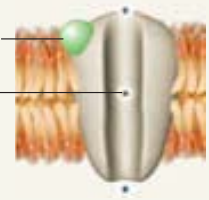
el sitio de ligamento del neurotransmisor está vacante

el canal hacia el interior está cerrado



E Cuando un neurotransmisor no está presente, el canal formado por la proteína receptora está cerrado, y los iones no pueden fluir a través de él.

neurotransmisor en el sitio de ligamento
ion atravesando la membrana plasmática por el canal recién abierto



F El neurotransmisor se difunde a través del espacio sináptico y se liga a la proteína receptora. El canal de iones se abre y los iones cargados positivamente fluyen pasivamente a la célula postsináptica.

Figura 33.11 Animada Cómo es transmitida la información en una unión neuromuscular, la sinapsis entre una neurona y una fibra del músculo esquelético. La microfotografía muestra varias de estas uniones.

fluye hacia la terminal del axón. El aumento en la concentración de calcio induce la exocitosis; vesículas cargadas con neurotransmisores se mueven a la membrana plasmática y se fusionan con ella. Éstas liberan el neurotransmisor al espacio sináptico (figura 31.11c,d). En la unión neuromuscular, el neurotransmisor liberado por la neurona motora es acetilcolina (ACh).

La membrana plasmática de una célula postsináptica tiene receptores que ligan al neurotransmisor (figura 31.11e). Cuando la ACh liga a los receptores en la membrana de una fibra de músculo esquelético, se abren los canales para los iones sodio (figura 33.11f). Los iones sodio fluyen pasivamente a través de estos canales hacia la célula muscular.

Lo mismo que la neurona, una fibra muscular también se excita; puede producir un potencial de acción. La elevación en el sodio causada por el ligamiento de ACh conduce a la membrana de la fibra hacia el umbral. Una vez que el umbral es logrado, los potenciales de acción estimulan la contracción muscular por un proceso descrito en detalle en la sección 36.8.

Algunos neurotransmisores se ligan a más de un tipo de célula postsináptica, provocando un resultado diferente en cada una. Por ejemplo, la ACh estimula la contracción del músculo esquelético pero tiene el efecto contrario en el músculo cardíaco.

Integración sináptica

Por lo regular, una neurona o célula efectora recibe mensajes de muchas neuronas al mismo tiempo. Ciertas interneuronas en el cerebro que están en el extremo receptor de la sinapsis pueden recibir mensajes de hasta 10,000 neuronas. Una señal entrante podría ser excitatoria e impulsar que el potencial de membrana se acerque al umbral, o podría ser inhibitoria y provocar que el potencial se aleje del umbral.

¿Cómo responde una célula postsináptica a toda esta información? A través de la **integración sináptica**, una neurona suma todas las señales inhibitorias y excitatorias que llegan a su zona de entrada. Las señales que están llegando a la sinapsis pueden amplificar, disminuir o cancelar los efectos de las demás. La figura 33.12 ilustra cómo una señal excitatoria y una señal inhibitoria de tamaños diferentes, pero que coinciden en una sinapsis, pueden ser integradas al mismo tiempo.

Las señales que compiten causan que el potencial de membrana en la zona de entrada de la célula postsináptica se eleve y caiga. Cuando las señales excitatorias superan a las inhibitorias, los iones se difunden de la zona de entrada a la de descarga y conducen a la célula postsináptica al umbral. Los canales de sodio se abren y un potencial de acción ocurre como se describe en la sección precedente.

Las neuronas también integran señales en rápida sucesión provenientes de una célula presináptica. La estimulación continua puede disparar una serie de potenciales de acción en una célula presináptica, la cual bombardea una célula postsináptica con oleadas de neurotransmisores.

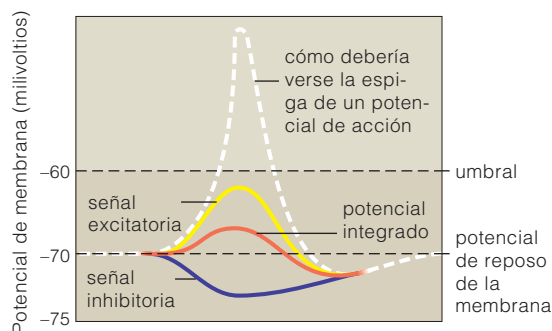


Figura 33.12 La integración sináptica. Las señales excitatorias e inhibitorias llegan a una zona de entrada en una neurona postsináptica al mismo tiempo. Las líneas de la gráfica muestran la respuesta de una célula postsináptica a una señal excitatoria (amarilla), a una señal inhibitoria (púrpura) y a ambas a la vez (rojo). En este ejemplo, la suma de las dos señales no condujo a un potencial de acción (onda blanca).

Limpieza del espacio sináptico

Después de que las moléculas señal hacen su trabajo, deben removerse del espacio sináptico para despejar el camino a las nuevas señales, algunas se difunden. Las bombas de la membrana transportan a otras de regreso a las células presinápticas o de la neuroglia. Las enzimas secretadas degradan algunas señales específicas como cuando la acetilcolinesterasa degrada la ACh.

Cuando un neurotransmisor se acumula en el espacio sináptico, interrumpe las vías de señalización. De esta manera es como los gases nerviosos como el sarín ejercen sus efectos mortales. Cuando el sarín es inhalado, el gas se liga a la acetilcolinesterasa e inhibe la degradación de la ACh. La ACh se acumula provocando la parálisis del músculo esquelético, confusión, dolor de cabeza y, cuando la dosis es muy alta, causa la muerte.

Para repasar en casa

¿Cómo se transmite la información entre las células en una sinapsis?

- Los potenciales de acción viajan a través de la zona de salida de una neurona. Allí ellos estimulan la liberación de neurotransmisores (señales químicas que afectan a otra célula).
- Los neurotransmisores son moléculas señal secretadas en el espacio sináptico a partir de la zona de entrada de la información de una neurona. Ellos podrían tener efectos excitatorios e inhibitorios en la célula postsináptica.
- La integración sináptica es la suma de todas las señales excitatorias e inhibitorias que llegan al mismo tiempo a la zona de entrada de la célula postsináptica.
- Para que una sinapsis funcione adecuadamente, el neurotransmisor debe ser eliminado del espacio sináptico después de que una señal química ha terminado su cometido.

33.6 Una combinación de señales

- Diferentes tipos de neuronas liberan diferentes neurotransmisores.
- Conexión con Barridos PET 2.2.

El descubrimiento de los neurotransmisores y su diversidad

Al comienzo de la década de 1920, el científico austriaco Otto Loewi estaba trabajando para descubrir lo que controlaba los latidos del corazón. Removió quirúrgicamente el corazón de una rana todavía unido al nervio que regula su velocidad, y lo colocó en solución salina. El corazón continuaba latiendo y cuando Loewi estimulaba el nervio, el latido del corazón se hacía un poco más lento.

Loewi sospechó que la estimulación del nervio causaba la liberación de una señal química. Para probar su hipótesis, puso dos corazones de rana en una cámara llena de solución salina y estimuló el nervio conectado a uno de ellos. Ambos corazones latían más lento. Como suponía, el nervio había

liberado un químico que no solamente afectaba el corazón unido al nervio, sino también se difundía a través del líquido y volvía más lento el latido del segundo corazón.

Loewi había descubierto una de las respuestas a la ACh, el neurotransmisor que leíste en la sección precedente. La ACh actúa sobre el músculo esquelético, el músculo liso, el corazón, muchas glándulas y el cerebro. En la miastenia grave, una enfermedad autoinmune, el cuerpo ataca equivocadamente a los receptores de ACh de su músculo esquelético. Los párpados son los primeros en caer, luego los demás músculos se debilitan.

Las interneuronas en el cerebro también usan ACh como una molécula de señalización. Un bajo nivel de ACh en el cerebro contribuye a la pérdida de la memoria conocida como la enfermedad de Alzheimer. Las personas afectadas frecuentemente pueden recordar hechos acontecidos mucho tiempo atrás, como la dirección donde vivieron en su niñez, pero tienen problemas para recordar eventos recientes.

Hay muchos otros neurotransmisores (tabla 33.1). La norepinefrina y la epinefrina (comúnmente conocidos como adrenalina) preparan al cuerpo para responder al estrés o al estado de emoción. Son sintetizados a partir del aminoácido tirosina. Así también la dopamina, un neurotransmisor que influncia el comportamiento de búsqueda de placer y el control motor fino.

La enfermedad de Parkinson conlleva el daño o la muerte de las neuronas que secretan dopamina en una región del cerebro que gobierna el control motor (figura 33.13). Los temblores de la mano son usualmente el primer síntoma. Más tarde, se puede afectar el sentido del equilibrio y la realización de movimientos simples se dificulta.

El neurotransmisor, conocido como serotonina, afecta la memoria y el humor. La droga fluoxetina (Prozac) alivia la depresión aumentando los niveles de serotonina. El GABA (ácido gama-aminobutírico) inhibe la liberación de este neurotransmisor que llevan a cabo otras neuronas. El diazepam (Valium) y el alprazolam (Xanax) son drogas que disminuyen la ansiedad, reforzando los efectos del GABA.

Los neuropéptidos

Algunas neuronas también hacen neuropéptidos que sirven como **neuromoduladores**; son moléculas que regulan los efectos de los neurotransmisores. Un neuromodulador, la sustancia P, intensifica la percepción del dolor. Los neuromoduladores llamados encefalinas y endorfinas son analgésicos; secretados en respuesta a la actividad extenuante o a los daños que inhiben la liberación de la sustancia P. Las endorfinas también son liberadas cuando las personas se ríen, alcanzan el orgasmo, las abrazan de manera confortable u obtienen un masaje relajante.

Para repasar en casa

¿Qué tipos de moléculas de señalización elaboran las neuronas?

- Las neuronas sintetizan neurotransmisores que envían a otras neuronas o células efectoras. Algunas neuronas fabrican neuromoduladores que pueden regular los efectos causados por los neurotransmisores en otras células.

Tabla 33.1 Neurotransmisores principales y sus efectos

Neurotransmisor	Ejemplos de efectos
Acetilcolina (ACh)	Induce la contracción del músculo esquelético, disminuye la velocidad de la contracción del músculo cardíaco, afecta el humor y la memoria.
Epinefrina y norepinefrina	Aceleran la velocidad del corazón; dilatan las pupilas y las vías aéreas hacia los pulmones; hacen más lentas las contracciones del intestino; aumentan el estado de ansiedad.
Dopamina	Hace menos patentes los efectos excitatorios de otros neurotransmisores; funciona en la memoria.
Serotonina	Aumenta el humor; funciona en la memoria.
GABA	Inhibe la liberación de otros neurotransmisores.



Figura 33.13 La enfermedad de Parkinson. (a) Este desorden neurológico afectó al ex campeón mundial de peso completo Muhammad Ali, al actor Michael J. Fox y a cerca de medio millón de personas en Estados Unidos. (b) Un barrido PET de un individuo normal y (c) de una persona afectada. El rojo y el amarillo indican alta actividad metabólica en las neuronas secretoras de dopamina. La sección 2.2 explica los barridos PET.

33.7 Drogas que perturban la señalización

- Las drogas psicoactivas ejercen sus efectos al interferir con la acción de los neurotransmisores.
- Conexión con Efectos del alcohol, introducción del capítulo 6.

Las personas que toman drogas psicoactivas, tanto legal como ilegalmente, alivian su dolor, revierten su estrés o sienten placer. Muchas drogas generan hábito y los consumidores frecuentemente desarrollan tolerancia; les lleva a tomar dosis más frecuentes o mayores cantidades de la droga para obtener el efecto deseado.

El hábito y la tolerancia pueden conducir a la **adicción a la droga**, a través de la cual una droga toma el control de las funciones bioquímicas vitales. La tabla 33.2 enlista los principales signos de alarma a la adicción. La presencia de tres o más signos debería causar preocupación.

Las principales drogas adictivas estimulan la liberación de dopamina, un neurotransmisor con una función en el aprendizaje y en la búsqueda del placer. En casi todos los animales con sistema nervioso, la liberación de dopamina proporciona una retroalimentación placentera al momento de la seducción ya que es el comportamiento que estimula la supervivencia y la reproducción. Esta respuesta es adaptativa; ayuda a los animales a imitar los comportamientos que los benefician. Cuando las drogas inducen la liberación de dopamina operan bajo la forma de aprendizaje más antigua ya que los consumidores de drogas inadvertidamente se enseñan a sí mismos que la droga es esencial para su bienestar.

Estimulantes Los estimulantes hacen que sus consumidores se sientan alertas pero también ansiosos, y pueden interferir con el control motor fino. La nicotina es un estimulante que bloquea los receptores del cerebro para la ACh. La cafeína en el café, el té y muchas bebidas suaves también es un estimulante. Ésta bloquea a los receptores de adenosina; la cual actúa como una señal que suprime la actividad de las células del cerebro.

La cocaína, un estimulante muy potente, puede fumarse o inhalarse. Los consumidores se sienten eufóricos y despiertos (excitados), pero posteriormente se sienten deprimidos y exhaustos. La cocaína bloquea la captación de la dopamina, la serotonina y de la norepinefrina a partir de los espacios sinápticos. Cuando la norepinefrina no es eliminada de dichos espacios, la presión sanguínea se acelera. Una sobredosis de cocaína podría causar infartos al corazón y la muerte. La cocaína es altamente adictiva. El alto consumo de cocaína remodela al cerebro de tal manera que sólo la cocaína puede brindar la sensación de placer (figura 33.14).

Las anfetaminas reducen el apetito y llenan de energía a los consumidores al aumentarlas las secreciones de serotonina, norepinefrina y dopamina en el cerebro. Varios tipos de anfetaminas son ingeridas, fumadas o inyectadas. En la primera parte de este capítulo, nos concentramos en la anfetamina sintética, contenida en el éxtasis. El cristal met o metanfetamina, es otro tipo de anfetamina ampliamente consumida. Al igual que la cocaína, los consumidores requieren cada vez más dosis para lograr sentir el efecto de la droga. El consumo prolongado de estas drogas contrae las áreas del cerebro involucradas en la memoria y las emociones.

Depresivos Las sustancias depresivas como el alcohol (alcohol etílico) y los barbituratos vuelven lentas las respuestas motoras al inhibir la salida de ACh. El alcohol estimula la liberación de endorfinas y GABA, de tal forma que los consumidores siempre experimentan una euforia transitoria seguida de depresión. El combinar alcohol con barbituratos puede ser mortal. Como se explica en la introducción del capítulo 6, el abuso del alcohol daña el cerebro, el hígado, y otros órganos. Los alcohólicos privados del consumo de alcohol experimentan temblor, ataques cerebrales, náuseas y alucinaciones.

Analgésicos Los analgésicos sintéticos que consumimos para eliminar el dolor, son análogos de los analgésicos naturales como las endorfinas y las encefalinas, a los cuales imitan químicamente. Sin embargo, otro tipo de analgésicos son los narcóticos, como la morfina, la codeína, la heroína, el fentanil y la oxycodona, que también suprimen el dolor. Éstos causan un instante de euforia y son altamente adictivos. La cetamina y el PCP (fenciclidina) pertenecen a una clase diferente de analgésicos. Los consumidores de cetamina y fenciclidina experimentan la sensación de “salirse de su cuerpo” y se les entumescen (“duermen”) las extremidades, cuando se disminuye la presencia química en los espacios sinápticos. El uso de cualquiera de estas drogas puede producir desmayos, fallas del riñón e hipertermia fatal. El PCP puede inducir psicosis nerviosa y violenta que algunas veces tarda más de una semana.

Alucinógenos Los alucinógenos distorsionan la percepción sensorial y provocan un estado de somnolencia. El LSD (dietilamida del ácido lisérgico) es una molécula similar a la serotonina y se liga a los receptores de ésta. Desarrolla tolerancia, pero no es adictivo. Sin embargo, los consumidores pueden sufrir daños que los pueden conducir a la muerte ya que no perciben y no responden a los peligros del medio, por ejemplo, el tráfico vehicular. El LSD puede producir desmayos y distorsión de las percepciones incluso años después de haberlo dejado de consumir. La mescalina y la psilocibina, dos drogas relacionadas, tienen efectos más débiles.

La marihuana proviene de partes de las plantas de *Cannabis*. Fumar marihuana en exceso puede provocar alucinaciones. Pero sus consumidores, comúnmente, llegan a sentirse relajados y somnolientos así como también descoordinados y contemplativos. El ingrediente activo, el THC (delta-9-tetrahidrocannabinol), altera los niveles de dopamina, serotonina, norepinefrina, y de GABA. El uso crónico de marihuana puede dañar la memoria de corto plazo y la capacidad para tomar decisiones.

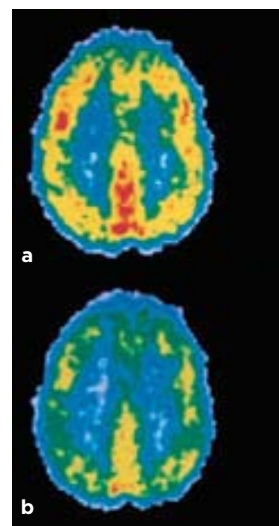


Figura 33.14 Los barridos PET revelan (a) la actividad normal del cerebro y (b) la actividad del efecto de largo plazo de la cocaína. En rojo se muestran las áreas de mayor actividad, y en amarillo, verde y azul se indica sucesivamente la reducción en la actividad.

Tabla 33.2 Señales de alerta de la adicción a las drogas

1. Tolerancia; se requiere aumentar las cantidades de droga para obtener el mismo efecto.
2. Habitación; se requiere del uso continuo de la droga por tiempos más prolongados para mantener la autopercepción de que está funcionando normalmente.
3. Incapacidad para detener o restringir el uso de la droga, aunque el deseo de hacerlo persista.
4. Ocultamiento; no se desea que los demás sepan del uso de la droga.
5. Realizar acciones extremas o peligrosas para conseguir y usar la droga, como robar, pedir recetas a más de un médico o arriesgar el trabajo por tomar drogas durante las horas laborales.
6. Deterioro de las relaciones profesionales y personales.
7. Mostrar enfado y actuar a la defensiva si alguien sugiere que se podrían tener problemas.
8. El uso de la droga es elegido en el lugar de las actividades anteriormente preferidas.

33.8 El sistema nervioso periférico

■ Los nervios periféricos corren a través de tu cuerpo y conducen información del sistema nervioso central.

Los nervios son paquetes de axones

En humanos, el sistema nervioso periférico contiene 31 pares de nervios espinales que conectan a la médula espinal y 12 pares de nervios craneales que se conectan directamente al cerebro. Cada nervio periférico consiste en axones de muchas neuronas empaquetados dentro de una vaina de tejido conectivo (figura 33.15a). Todos los nervios espinales incluyen axones de las neuronas sensoriales y las neuronas motoras. Los nervios craneales podrían contener axones de neuronas motoras, de neuronas sensoriales o axones de ambas neuronas. Recuerda que las interneuronas no son parte del sistema nervioso periférico.

Las células de la neuroglia llamadas células de Schwann se envuelven como rollos de gelatina alrededor de los axones de la mayoría de los nervios periféricos (figura 33.15b). Colectivamente las células de Schwann forman una **vaina de mielina** aislante que permite que los potenciales de acción fluyan a mayor velocidad. Como consecuencia de ello, las perturbaciones de los iones asociados con un potencial de acción se propagan a través del citoplasma de un axón hasta que alcanzan un nodo; un espacio pequeño entre las células de Schwann. En cada nodo, la membrana contiene numerosos canales con compuertas para el sodio. Cuando estas compuertas se abren, la diferencia de voltaje se revierte abruptamente. Al saltar de nodo en nodo en

un axón largo, una señal puede moverse tan rápido como 120 metros por segundo. En los axones no mielinizados, la velocidad máxima es de aproximadamente 10 metros por segundo.

Subdivisiones funcionales

Hemos subdividido el sistema periférico en sistema nervioso somático y sistema nervioso autónomo.

Los sistemas somáticos y autónomos La parte sensorial del **sistema nervioso somático** conduce la información de las condiciones externas de las neuronas sensoriales hasta el sistema nervioso central. La parte motora del sistema somático transmite órdenes del cerebro y la médula espinal a los músculos esqueléticos. Es la única parte del sistema nervioso que normalmente se encuentra bajo control voluntario. El **sistema nervioso autónomo** está involucrado con las señales que van y vienen de los órganos internos y de las glándulas.

Divisiones simpática y parasimpática Los nervios del sistema autónomo se dividen en dos categorías: simpática y parasimpática. Ambas sirven a los órganos y trabajan antagonicamente; dan significado a las señales opuestas de tipo y de otro (figura 33.16). Las **neuronas simpáticas** son más activas en los momentos de estrés, emoción y peligro. Su axón terminal libera norepinefrina.

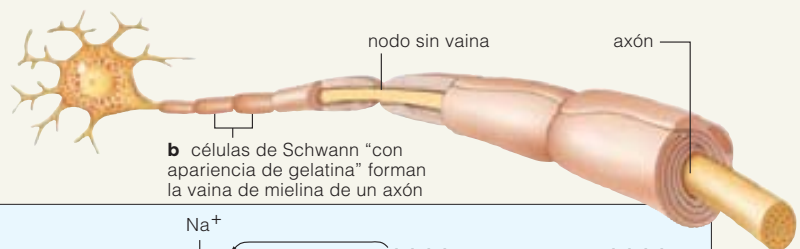
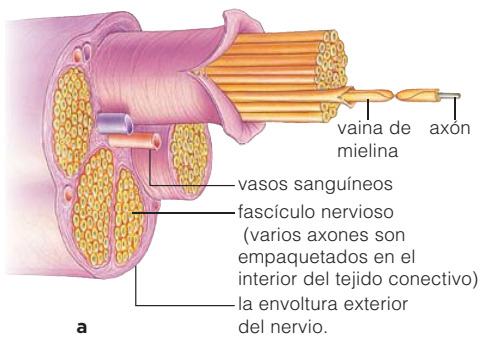


Figura 33.15 Animada (a) Estructura de un tipo de nervio. (b) En los axones con una vaina de mielina, los iones fluyen a través de nodos en la membrana neural, o pequeños espacios entre las células que fabrican la vaina. Muchos canales con compuertas para los iones sodio están expuestos al líquido extracelular en los nodos. Cuando la excitación causada por un potencial de acción llega a un nodo, las compuertas para el sodio se abren y el sodio entra rápidamente, comenzando un nuevo potencial de acción. La excitación se propaga rápidamente al siguiente nodo, en donde dispara un nuevo potencial de acción, y así sucesivamente recorriendo todo el axón hasta la zona de salida.

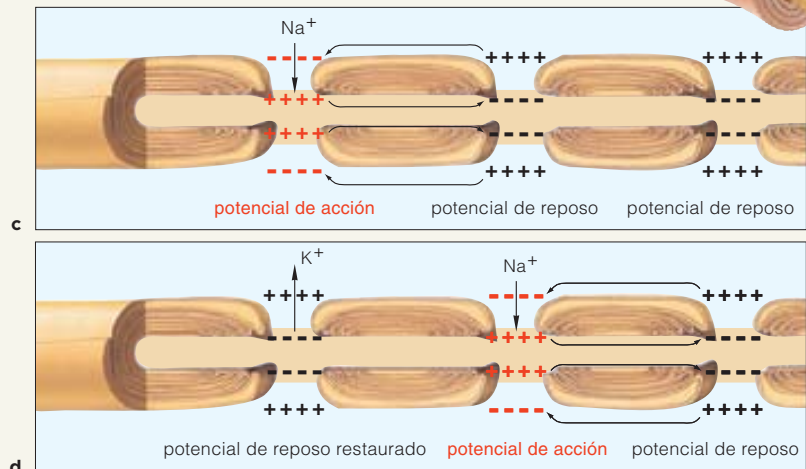
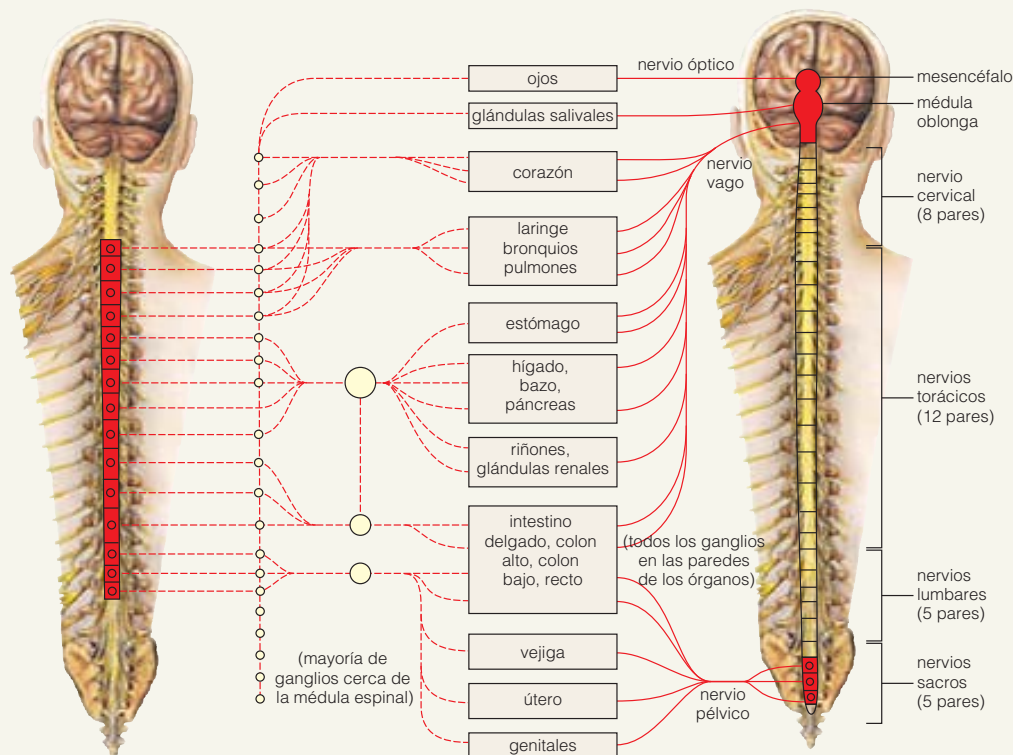


Figura 33.16 Animada

Nervios (a) simpáticos y (b) parasimpáticos del sistema autónomo. Cada mitad del cuerpo tiene nervios del mismo tipo. Los ganglios contienen los cuerpos celulares de neuronas simpáticas que se encuentran cerca de la médula espinal. Los ganglios de las neuronas autónomas se encuentran en o cerca de los órganos controlados por ellas.

Investiga: ¿Qué nervio parasimpático tiene ramificaciones que envían señales al corazón, estómago y riñones?

Respuesta: nervio vago



A Flujo simpático de la médula espinal

Algunas respuestas al flujo simpático:

- Aumenta la velocidad del corazón.
- Dilata las pupilas (ensanchadas, dejan que entre más luz).
- Las secreciones glandulares decrecen en las vías aéreas hacia los pulmones.
- Las secreciones de las glándulas salivales se espesan.
- Los movimientos del estómago y del intestino se vuelven más lentos.
- Se contraen los esfínteres.

B Flujo parasimpático de la médula espinal y del cerebro

Algunas respuestas al flujo parasimpático:

- La velocidad del corazón decrece.
- Las pupilas se contraen (impiden que entre más luz).
- Las secreciones glandulares aumentan en las vías aéreas hacia los pulmones.
- Las secreciones de las glándulas salivales se hacen más acuosas.
- Los movimientos del estómago y del intestino aumentan.
- Los esfínteres se relajan.

Las **neuronas parasimpáticas** son más activas en los momentos de relajación. Cuando liberan ACh en las terminales de su axón, promueven las tareas de supervivencia, como la digestión y la formación de orina.

¿Qué sucede cuando algo te asusta? La entrada parasimpática decae, las señales simpáticas aumentan. Cuando señales simpáticas no opuestas aceleran tu corazón y tu presión sanguínea, aumenta tu sudoración y tu respiración se acelera, inducen a las glándulas suprarrenales a secretar epinefrina. Las señales te ponen en un estado de alerta inusual, de modo que te preparan para pelear o para escapar rápidamente. De aquí proviene el término del dicho popular **“corre o pelea”**.

Las señales simpáticas y parasimpáticas opuestas gobiernan la mayoría de los órganos. Por ejemplo, ambas actúan en las células del músculo liso en la pared del intestino. Debido a que las neuronas simpáticas están liberando norepinefrinas en las sinapsis que establecen con estas células, al mismo tiempo las neuronas parasimpáticas están liberando

ACh en otras sinapsis con las mismas células musculares. Una señal le dice al intestino “contráete lentamente”; la otra lo induce a tener mayor actividad. El resultado es un control fino de las contracciones mediante la integración sináptica.

Para repasar en casa

¿Qué es el sistema nervioso periférico?

- El sistema nervioso periférico incluye nervios que conectan el cuerpo con el sistema nervioso central. Un nervio consta de axones de muchas neuronas organizados en paquetes. Cada axón típicamente es envuelto en una vaina de mielina que aumenta la velocidad de transmisión del potencial de acción.
- Las neuronas de la parte somática del sistema periférico controlan el músculo esquelético y comunican la información del ambiente al sistema nervioso central.
- El sistema autónomo acarrea información al músculo liso, cardíaco y glándulas. Las señales de sus dos divisiones, simpática y parasimpática, tienen efectos opuestos sobre los efectores.

33.9 La médula espinal

- La médula espinal sirve como una supercarretera para el tráfico de información que entra y sale del cerebro, y también como un centro de reflejos.
- Los reflejos espinales no involucran al cerebro.

Una carretera de información

Tu médula espinal es casi tan gruesa como tu pulgar. Corre a través de la columna vertebral y conecta los nervios periféricos con el cerebro (figura 33.17). El cerebro y la médula espinal constituyen el Sistema Nervioso Central (SNC). Tres membranas llamadas **meninges** cubren y protegen estos órganos. El canal central de la médula espinal y los espacios entre las meninges son ocupados por el **líquido cefalorraquídeo**, que sirve de amortiguador y protección para el tejido nervioso central.

La porción más externa de la médula espinal es la **materia blanca**: paquetes de axones con una vaina de mielina. En el SNC, estos paquetes se llaman tractos, en vez de nervios. Los tractos llevan información de una parte a otra del Sistema Nervioso Central. La **materia gris** constituye el mayor volumen del SNC. Consta de cuerpos celulares, dendritas y muchas células neurogliales. En una sección transversal, la materia gris de la médula espinal tiene una forma de mariposa.

Los nervios espinales del sistema nervioso periférico conectan a la médula espinal con el lado de las “raíces” dorsal y ventral. Todos los nervios espinales tienen componentes sensoriales y componentes motores. La información sensorial viaja al cordón espinal a través de una “raíz” dorsal. Los cuerpos celulares de las neuronas sensoriales se encuentran en los ganglios de la “raíz” dorsal. Las señales

motoras viajan lejos de la médula espinal a través de una “raíz” ventral. Los cuerpos celulares de las neuronas motoras están en la materia gris de la médula espinal.

Un daño que perturbe el flujo de señales a través de la médula espinal puede causar una pérdida de sensibilidad y parálisis. Los síntomas dependen de la región de la médula dañada. Los nervios que acarrean señales hacia y de la parte superior del cuerpo se encuentran en mayor cantidad en la médula que los nervios que gobiernan la parte inferior del cuerpo. Un daño en la región lumbar de la médula frecuentemente paraliza las piernas. Un daño a las regiones superiores pueden paralizar todas las extremidades, así como los músculos utilizados para la respiración. Más de 250,000 estadounidenses viven con daño en la médula espinal.

Arcos reflejos

Los reflejos son las vías más simples y antiguas de flujo de información. Un **reflejo** es una respuesta autónoma a un estímulo o un movimiento; es una acción que no se realiza de manera conciente. Los reflejos básicos no requieren ningún aprendizaje. En estos casos, las señales sensoriales fluyen a la médula espinal o al tallo cerebral y dan una respuesta inmediata a través de neuronas motoras.

Por ejemplo, el reflejo de la extensión es uno de los reflejos espinales. Causa que un músculo se contraiga después de sentir la gravedad o alguna otra fuerza que lo estire. Vamos a suponer que sostienes un recipiente mientras alguien arroja frutas dentro de éste; el aumento en el peso hace que tus manos caigan un poco por lo que el músculo del bíceps de tu brazo se estira. El estiramiento de ese músculo provoca que los husos del músculo, que se encuentran

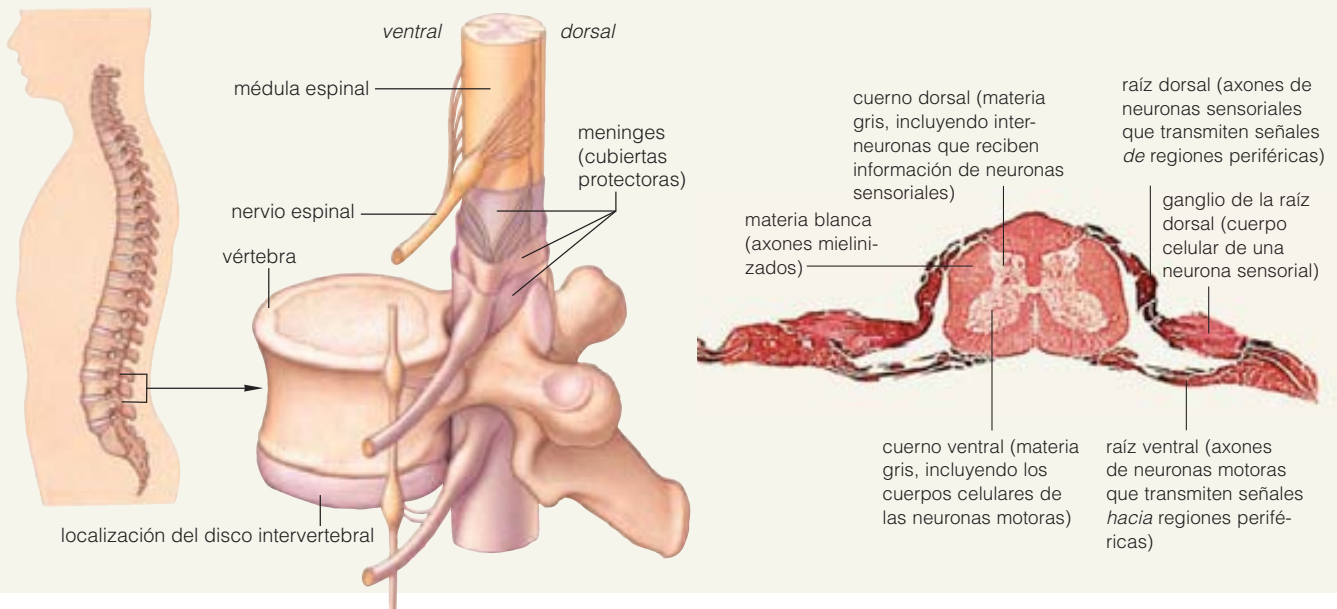


Figura 33.17 Animada Localización y organización de la médula espinal.

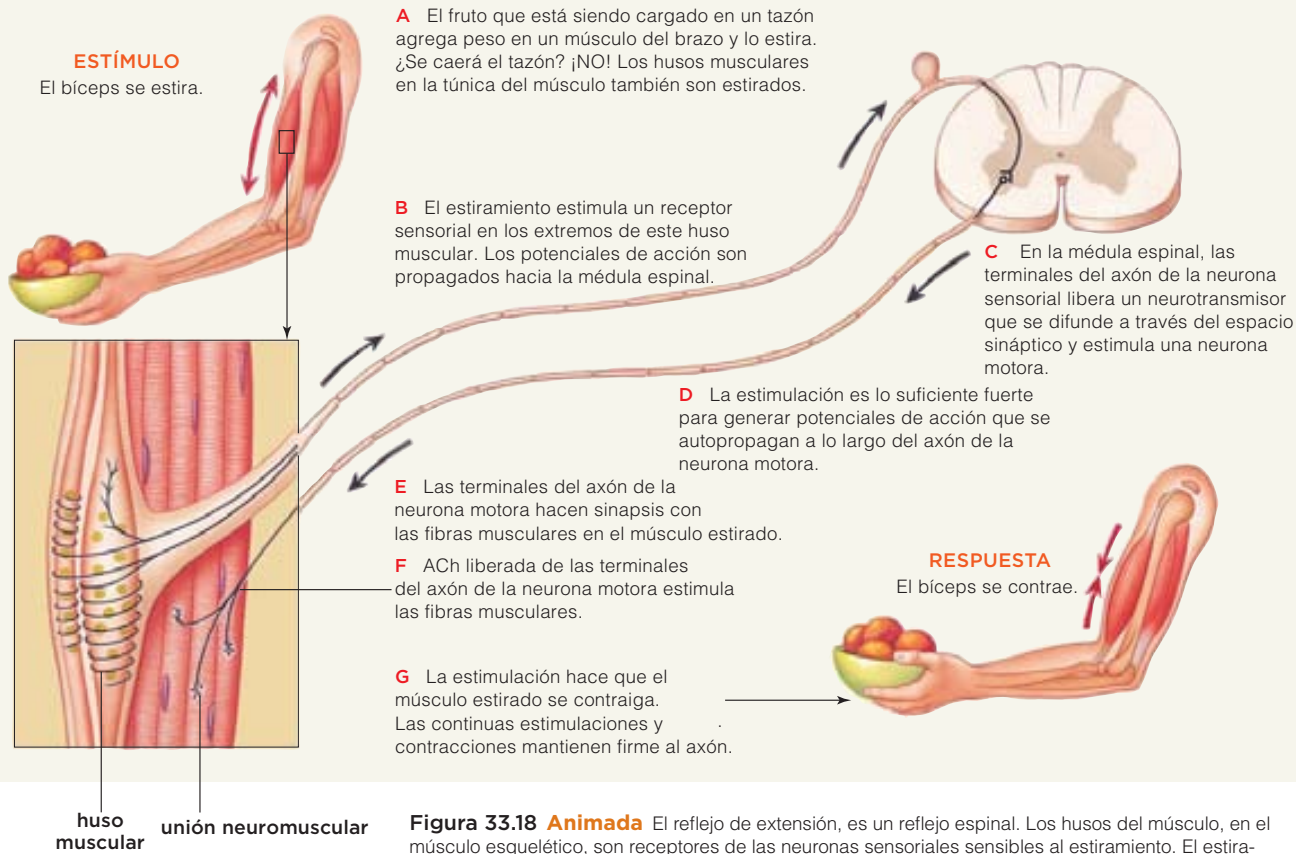


Figura 33.18 Animada El reflejo de extensión, es un reflejo espinal. Los husos del músculo, en el músculo esquelético, son receptores de las neuronas sensoriales sensibles al estiramiento. El estiramiento genera potenciales de acción, los cuales forman una sinapsis con una neurona motora en la médula espinal. Las señales para la contracción fluyen a lo largo del axón de la neurona motora, de la médula espinal de regreso al músculo estirado. El músculo se contrae, estabilizando el brazo.

entre las fibras musculares, se estiren. Los husos musculares son órganos sensoriales que alojan terminales receptoras de neuronas sensoriales (figura 33.18).

Entre más se estire el músculo del bíceps, mayor es la frecuencia de los potenciales de acción que corren a lo largo de los axones de las neuronas del huso muscular. Al interior de la médula espinal, estos axones hacen sinapsis con neuronas motoras que controlan el músculo estirado. Las señales que provienen de las neuronas sensoriales inducen la producción de potenciales de acción en las neuronas motoras, las cuales liberan ACh en la unión neuromuscular. En respuesta a esta señal, el bíceps se contrae ayudando a estabilizar el brazo para sostener la carga agregada.

El reflejo brusco de la rodilla es otro tipo de reflejo de extensión. Un golpecito justo debajo de la rodilla estira el músculo del muslo. El estiramiento es detectado por los husos musculares en el muslo. Los husos de los músculos del muslo envían señales a la médula espinal en donde excitan a las neuronas motoras. En consecuencia, las señales fluyen de la médula espinal de regreso hacia la pierna, y en respuesta la pierna se sacude bruscamente.

Otros reflejos espinales, como el reflejo flexor de retirada permite una acción rápida al tocar algo caliente. Al tocar

una superficie caliente se envían señales hacia la médula espinal. A diferencia del reflejo de estiramiento, en la respuesta de retirada participa una interneurona de la médula espinal. Una neurona sensorial que detecta calor envía señales a la interneurona espinal, la cual enseguida transmite la señal a las neuronas motoras. Antes de que te des cuenta, tu bíceps se ha contraído alejando tu mano de la fuente de calor potencialmente peligrosa.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las funciones de la médula espinal?

- Los tractos de la médula espinal transmiten información entre los nervios periféricos y el cerebro. Los axones involucrados en estas vías constituyen el grueso de la materia blanca de la médula. Los cuerpos celulares, las dendritas y la neuroglia forman la materia gris.
- La médula espinal también desarrolla una función en los arcos reflejos simples; una respuesta automática que ocurre sin aprendizaje o un pensamiento consciente. Las señales enviadas por las neuronas sensoriales entran a la médula a través de la raíz dorsal de los nervios espinales. La orden de dar una respuesta sale por la raíz ventral de los mismos nervios.

33.10 El cerebro de los vertebrados

- El cerebro es parte del sistema nervioso central y es el órgano principal de integración de la información del cuerpo.
- Conexión con Cursos en la evolución de los vertebrados 26.2.

En todos los vertebrados, a partir del tubo neural embrionario, se desarrolla la médula espinal y el cerebro. Durante el desarrollo, el cerebro llega a organizarse en tres regiones



PROSENCEFALO	Cerebro	Localiza, procesa la información sensorial; inicia y controla la actividad del músculo esquelético; gobierna la memoria, las emociones, y el pensamiento abstracto en los vertebrados más complejos.
	Lóbulo olfatorio	Transmite información sensorial de la nariz a las áreas olfatorias del cerebro.
	Tálamo	Transmite señales sensoriales a y de la corteza cerebral; tiene una función en la memoria.
	Hipotálamo	Junto con la glándula pituitaria, funciona en el control homeostático. Ajusta el volumen, la composición, la temperatura del ambiente interno; gobierna los comportamientos relacionados con los órganos (por ejemplo; deseo sexual, sed, hambre) y la expresión de las emociones.
	Sistema límbico	Gobierna las emociones; funciona en la memoria.
	Glándula pituitaria (capítulo 35)	Junto con el hipotálamo proporciona control endocrino del metabolismo, del crecimiento y del desarrollo.
	Glándula Pineal (capítulo 35)	Ayuda a controlar algunos ritmos circadianos; también funciona en la reproducción de los mamíferos.
MESENCEFALO	Techo del cerebro medio	En los peces y los anfibios, coordina la información sensorial (como la de los lóbulos ópticos) con las respuestas motoras. En los mamíferos, es reducido y principalmente transmite información sensorial al prosencéfalo.
ROMBENCEFALO	Puente	Crea un puente entre el cerebro y el cerebelo, también conecta la médula espinal con el prosencéfalo. Junto con la médula oblonga controla la velocidad y la profundidad de la respiración.
	Cerebelo	Coordina la actividad motora para mover las extremidades y mantener la postura; rige la orientación espacial.
	Médula oblonga	Transmite señales entre la médula espinal y el puente; funciona en los reflejos que afectan la velocidad del corazón, el diámetro de los vasos sanguíneos y la tasa respiratoria. También participa durante el vómito, la tos y en otras actividades vitales.

funcionales: el prosencéfalo, mesencéfalo y el rombencéfalo (figura 33.19).

El rombencéfalo y mesencéfalo

El rombencéfalo se asienta en la parte superior de la médula espinal. La porción justo arriba de la médula, la **médula oblonga**, influye en la fuerza de los latidos del corazón y el ritmo de la respiración. También controla los reflejos de deglución, del vómito y del estornudo. Arriba de la médula oblonga se encuentra el **puente**, el cual asiste en la regulación de la respiración. Los tractos se extienden a través del puente hasta el mesencéfalo. El **cerebelo**, la región más grande del rombencéfalo, se encuentra en la parte de atrás del cerebro y sirve principalmente para coordinar los movimientos voluntarios.

Los peces y los anfibios tienen el mesencéfalo más prominente (figura 33.20); éste clasifica las entradas sensoriales e inicia las respuestas motoras. En los primates, el mesencéfalo es el más pequeño de las tres regiones cerebrales y tiene una función muy importante en el aprendizaje de la búsqueda de placer. El puente, la médula y el mesencéfalo son colectivamente referidos como el **tallo cerebral**.

El prosencéfalo

Los primeros vertebrados confiaban mucho en los lóbulos olfativos del prosencéfalo; los olores proporcionaban información esencial acerca del ambiente. Las protuberancias pareadas del tallo cerebral integraban las entradas olfativas y las respuestas a ellas. Especialmente entre los vertebrados terrestres, estas protuberancias se expandieron en las dos mitades del **cerebro**, los dos hemisferios cerebrales. La mayoría de las señales sensoriales destinadas al cerebro pasan a través del **tálamo** adyacente.

El **hipotálamo** (“debajo del tálamo”) es el centro de control homeostático del ambiente interno. Éste regula los comportamientos relacionados con las actividades de los órganos internos, como la sed, el deseo sexual, el hambre, y la temperatura. El hipotálamo es también una glándula endocrina. Interactúa con la glándula pituitaria adyacente para controlar las secreciones hormonales. Otra glándula endocrina, la glándula pineal, se localiza en una parte profunda del prosencéfalo. Discutiremos con detalle la función endocrina en el capítulo 35.

También en el prosencéfalo se encuentra un grupo de estructuras que referiremos colectivamente como el sistema límbico. Discutiremos la función del sistema humano en la siguiente sección.

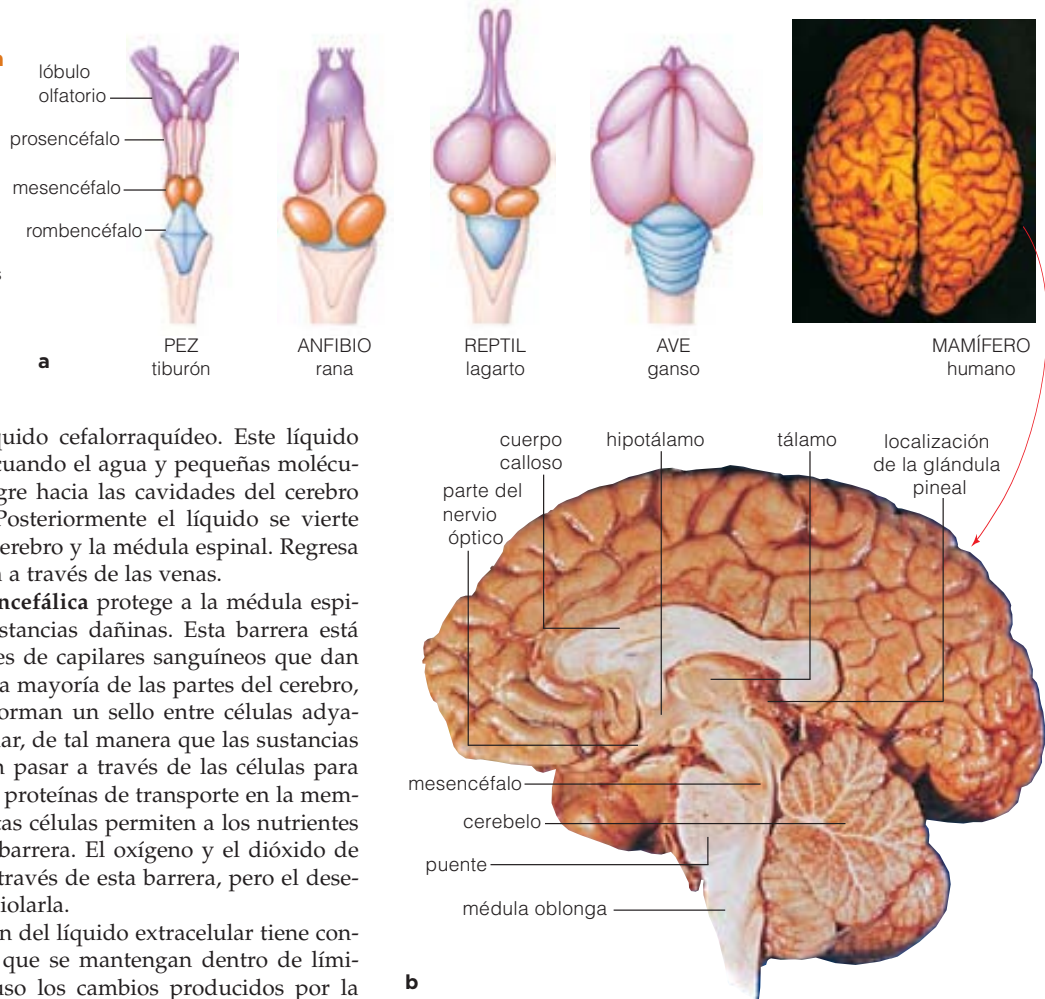
Protección de la barrera hematoencefálica

La luz del tubo neural –el espacio en su interior– persiste en los vertebrados adultos como un sistema de cavidades

Figura 33.19 Del tubo neural al cerebro. El tubo neural del humano a las (a) 7 semanas de desarrollo embrionario. El cerebro a las (b) 9 semanas, y (c) al nacimiento. La tabla enlista y describe los componentes principales en las tres regiones del cerebro adulto de los vertebrados.

Figura 33.20 Animada

(a) Las regiones principales del cerebro de cinco vertebrados, vista dorsal. Los diagramas no están a la misma escala. (b) La mitad derecha de un cerebro humano en una sección sagital, mostrando las localizaciones de las principales estructuras y regiones. Las meninges, que rodean al cerebro, fueron removidas para tomar esta fotografía.



y canales llenos de líquido cefalorraquídeo. Este líquido transparente se forma cuando el agua y pequeñas moléculas se filtran de la sangre hacia las cavidades del cerebro llamadas ventrículos. Posteriormente el líquido se vierte hacia afuera y baña el cerebro y la médula espinal. Regresa a la corriente sanguínea a través de las venas.

La **barrera hematoencefálica** protege a la médula espinal y al cerebro de sustancias dañinas. Esta barrera está formada por las paredes de capilares sanguíneos que dan servicio al cerebro. En la mayoría de las partes del cerebro, las uniones estrechas forman un sello entre células adyacentes de la pared capilar, de tal manera que las sustancias solubles en agua deben pasar a través de las células para alcanzar el cerebro. Las proteínas de transporte en la membrana plasmática de estas células permiten a los nutrientes esenciales atravesar la barrera. El oxígeno y el dióxido de carbono se difunden a través de esta barrera, pero el desecho de urea no puede violarla.

Ninguna otra porción del líquido extracelular tiene concentraciones de soluto que se mantengan dentro de límites tan estrechos. Incluso los cambios producidos por la ingesta de alimentos y por el esfuerzo son limitados. ¿Por qué las hormonas y otros químicos en la sangre afectan la función neurológica? También, los cambios en las concentraciones iónicas pueden alterar el umbral de los potenciales de acción.

La barrera hematoencefálica no es perfecta; algunas toxinas como la nicotina, el alcohol, la cafeína y el resbaladizo mercurio la atraviesan. También, la inflamación y los golpes traumáticos en la cabeza pueden dañarla y de esta manera comprometer la función neurológica.

El cerebro humano

El peso promedio del cerebro humano es de 1,330 gramos (3 libras). Contiene alrededor de 100 mil millones de interneuronas, y la neuroglia constituye más de la mitad de su volumen. El mesencéfalo es relativamente más pequeño que el de los demás vertebrados. El cerebelo humano es del tamaño de un puño y tiene más interneuronas que todas las demás regiones del cerebro juntas. Como en otros vertebrados, el cerebelo desarrolla una función en el sentido del equilibrio, pero a medida que evolucionaron los humanos, fue efectuando funciones adicionales tales como el aprendizaje de habilidades motoras y mentales, como el lenguaje.

Una fisura profunda divide al prosencéfalo en dos mitades o hemisferios cerebrales (figura 33.20). Cada mitad contiene la información del lado opuesto del cuerpo. Por ejemplo, la señal de aplicar una presión en el brazo derecho llega al hemisferio izquierdo. La actividad de los hemisferios está coordinada por señales que fluyen hacia ambos lados a través del cuerpo caloso, una banda gruesa de conductos nerviosos. La siguiente sección se concentra en la corteza cerebral, las capas finas externas del cerebro.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las divisiones estructurales y funcionales del cerebro de los vertebrados?

■ Se reconocen tres regiones, el prosencéfalo, el mesencéfalo y el rombencéfalo, de acuerdo al tejido embrionario a partir del cual se desarrollaron. El tallo cerebral, que incluye regiones del rombencéfalo y del mesencéfalo, es la región más antigua del tejido del cerebro en sentido evolutivo. Participa el comportamiento de los reflejos.

■ El prosencéfalo incluye el cerebro, el cual evolucionó como una expansión del lóbulo olfatorio y actualmente es el principal centro de procesamiento en los humanos. También contiene al hipotálamo, el cual funciona de manera importante en la sensación de sed, en la regulación de la temperatura y en otras respuestas relacionadas a la homeostasis.

33.11 El cerebro humano

- Nuestra capacidad para el lenguaje y para pensar surge de la actividad de la corteza cerebral.
- La corteza interactúa con otras regiones cerebrales para regir nuestras respuestas emocionales y recuerdos.

Funciones de la corteza cerebral

Cada mitad del cerebro o hemisferio cerebral está dividido en los lóbulos: frontal, temporal, occipital y parietal (figura 33.21). La **corteza cerebral**, la región más externa de la materia gris de cada lóbulo, contiene distintas áreas que reciben y procesan diversas señales.

Los hemisferios cerebrales se traslapan en sus funciones, pero tienen sus diferencias. Por ejemplo, la destreza para las matemáticas y para el lenguaje nace principalmente de la actividad del hemisferio izquierdo. El hemisferio derecho interpreta la música, juzga relaciones espaciales y evalúa informaciones visuales.

El cuerpo puede ser mapeado en relación con la corteza motora primaria de cada lóbulo frontal, los cuales controlan y coordinan los movimientos de los músculos esqueléticos del lado opuesto del cuerpo. La corteza motora está

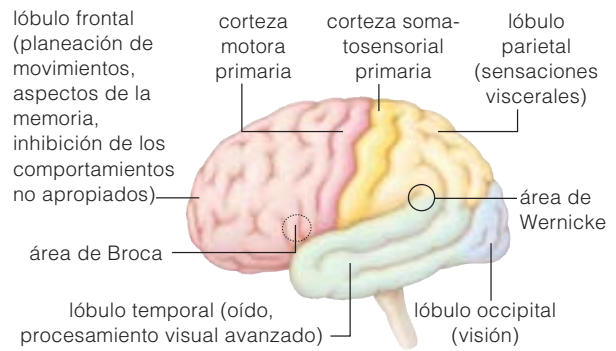


Figura 33.21 Animada Lóbulos del cerebro con los centros de recepción y de integración de la corteza cerebral humana.

dedicada principalmente a los músculos de los dedos de la mano, del pulgar y de la lengua, los cuales realizan movimientos finos. La figura 33.22 describe las proporciones de la corteza motora que están dedicadas a controlar las diferentes partes del cuerpo.

La corteza premotora de cada lóbulo frontal regula movimientos complejos y las habilidades motoras aprendidas. El jugar golf, tocar el piano o escribir en un teclado, son habilidades motoras reguladas por la corteza premotora ya que coordina muchos grupos de músculos distintos.

El área de Broca en el lóbulo frontal nos ayuda a traducir los pensamientos en lenguaje hablado. Controla la lengua, la garganta y los músculos de los labios y proporciona a los humanos la capacidad para decir oraciones complejas. En la mayoría de las personas, el área de Broca está en el hemisferio izquierdo. El daño producido en el área de Broca, generalmente impide la capacidad para hablar de manera normal, aunque el individuo afectado aún pueda entender el lenguaje.

La corteza somatosensorial primaria se encuentra al frente del lóbulo parietal. Al igual que con la corteza motora, está organizada como un mapa que corresponde a las partes del cuerpo. Recibe información sensorial de la piel y de las articulaciones, y una parte de ésta funciona para la percepción del gusto (sección 34.3).

Las percepciones del sonido y del olor nacen en las áreas sensoriales de cada lóbulo temporal. El área de Wernicke, localizada en este lóbulo, funciona para la comprensión del

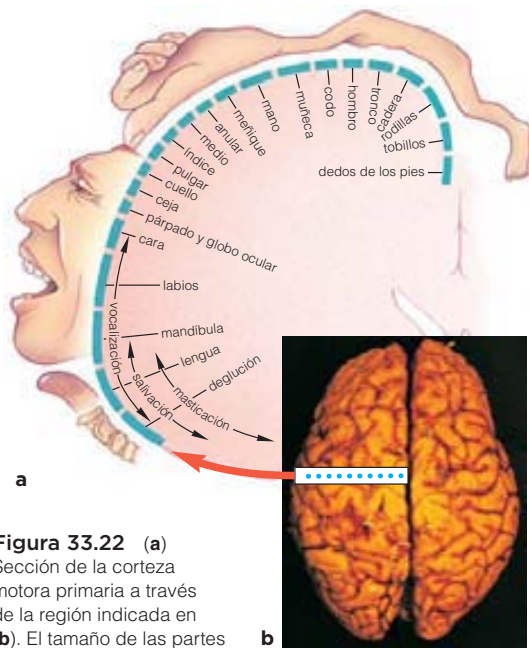
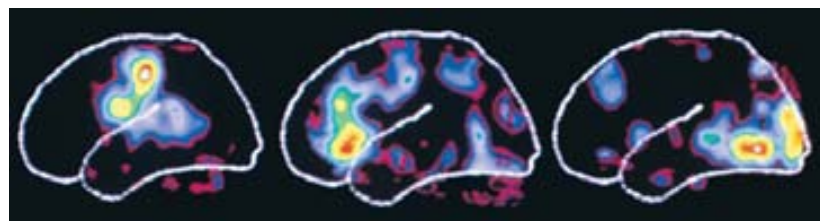


Figura 33.22 (a) Sección de la corteza motora primaria a través de la región indicada en (b). El tamaño de las partes del cuerpo indicadas en el corte están distorsionadas para ilustrar cuáles tienen control más preciso.

Figura 33.23 Tres barridos PET que identifican las áreas del cerebro que estaban activas cuando una persona realizaba tres tipos de tareas. Amarillo y naranja indican alta actividad.



Actividad motora de la corteza motora cuando se habla.

La actividad de la corteza prefrontal cuando se están generando palabras.

Actividad de la corteza visual al ver palabras escritas.

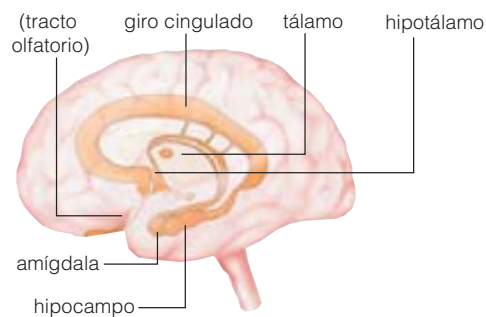


Figura 33.24 Componentes del sistema límbico.

lenguaje hablado y escrito, incluyendo el Braille, lenguaje escrito para personas con discapacidad visual.

Una corteza visual primaria en la parte posterior de cada lóbulo occipital recibe información sensorial de ambos ojos.

Las áreas de asociación están diseminadas por toda la corteza, pero no en las áreas motoras y sensoriales primarias. Cada una integra diversos tipos de información (figura 33.23) por ejemplo, el área de asociación visual alrededor de la corteza visual primaria compara lo que vemos con la memoria visual.

Conexiones con el sistema límbico

El **sistema límbico** rodea el tallo cerebral superior. Gobierna las emociones, asiste a la memoria y correlaciona las actividades de los órganos con el comportamiento de auto-gratificación como el relacionado a comer y al sexo. A esto se debe que el sistema límbico es conocido como nuestro cerebro emocional y visceral. Las “reacciones viscerales” invocadas por el sistema límbico generalmente pueden ser invalidadas por la corteza cerebral.

El hipotálamo, el hipocampo, la amígdala y el giro cingulado son parte del sistema límbico (figura 33.24). El hipotálamo es el principal centro de control de las respuestas homeostáticas y correlaciona las emociones con las actividades viscerales. El hipocampo ayuda a almacenar los recuerdos y a acceder a los recuerdos de los primeros peligros. La amígdala en forma de almendra ayuda a interpretar señales sociales y contribuye a la estabilidad emocional. Se vuelve muy activa durante los episodios de temor y ansiedad, generalmente es más activa en las personas afectadas por ataques de pánico. El giro cingulado funciona en la atención y en la emoción. Es frecuente que sea más pequeño y menos activo de lo normal en las personas con esquizofrenia.

Evolutivamente, el sistema límbico está relacionado con los lóbulos olfatorios. La información olfatoria causa que fluyan señales hacia el hipocampo, la amígdala, y hacia el hipotálamo, así como también a la corteza olfatoria. Esta es una de las razones por la que olores específicos pueden traernos recuerdos emocionalmente significativos. La información acerca del sentido del gusto también viaja al sistema límbico y puede disparar respuestas emocionales.

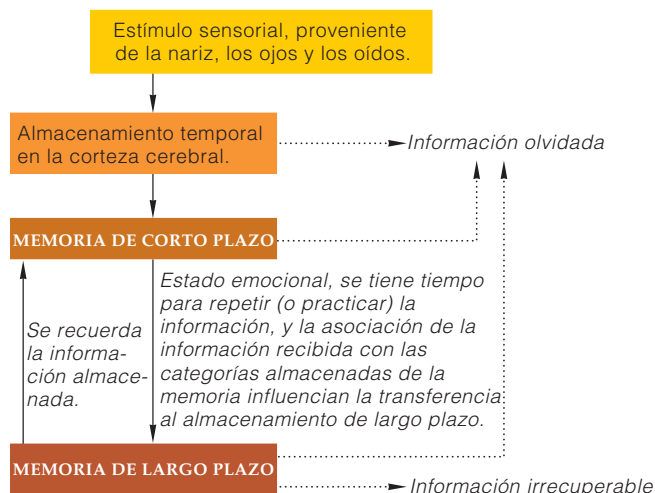


Figura 33.25 Etapas en el procesamiento de la memoria.

Invocando recuerdos

La corteza cerebral recibe información de manera continua, pero solamente una fracción de ésta llega a transformarse en recuerdos. La memoria se forma en etapas. La memoria de corto plazo dura de segundos a horas. Esta etapa retiene algunos datos de información, un grupo de números, las palabras en una oración, y así sucesivamente. En la memoria de largo plazo, secciones más grandes de información llegan a almacenarse más o menos permanentemente (figura 33.25).

Diferentes tipos de recuerdos son almacenados y traídos a la mente por mecanismos distintos. La repetición de las tareas motoras puede crear recuerdos de destreza, los cuales son altamente persistentes. Una vez que has aprendido a montar en bicicleta, a manejar un auto, a driblar en básquetbol, a tocar un acordeón, rara vez olvidas cómo hacerlo. Los recuerdos de destrezas involucran al cerebelo, el cual controla la actividad motora.

La memoria declarativa almacena hechos e impresiones de eventos, como por ejemplo, te puede ayudar a recordar el olor de un limón o que un dólar vale más que un peso. Todo comienza cuando la corteza sensorial envía señales a la amígdala, un “guardián” del hipocampo. Un recuerdo será retenido únicamente si las señales regresan de manera repetida a la corteza sensorial, al hipocampo y al tálamo.

Las emociones influyen en la retención de la memoria. Por ejemplo, la epinefrina liberada durante los momentos de estrés ayuda a colocar los recuerdos de corto plazo en el almacén de largo plazo.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las funciones de la corteza cerebral?

■ La corteza cerebral controla la actividad voluntaria, la percepción sensorial, el pensamiento abstracto, el lenguaje y la forma de hablar. Recibe información y procesa alguna de ella en recuerdos. También supervisa el sistema límbico, el centro del cerebro para las respuestas emocionales.

33.12 El cerebro dividido

■ Las investigaciones realizadas por Roger Sperry sobre la importancia del flujo de información entre el hemisferio cerebral demostró que las dos mitades del cerebro dividen su labor.

Como ya mencionamos en la sección precedente, los dos hemisferios cerebrales se parecen pero difieren un poco en sus funciones. Las diferencias llegaron a ser evidentes a mediados de los años 1800, por estudios realizados a personas que habían sufrido daños en el cerebro. Por ejemplo el daño en el área de Broca, en la corteza cerebral izquierda, interfirió con la capacidad para emitir palabras. El daño en el área de Wernicke, en el lóbulo temporal izquierdo, no interfirió con la capacidad de decir palabras, pero la persona afectada no podía formar oraciones.

En la década de 1960 se juntó más evidencia acerca de la importancia del hemisferio izquierdo. Los investigadores comenzaron a querer saber qué función, si es que tenía alguna, desarrollaba el hemisferio derecho en las funciones avanzadas de las personas típicamente diestras. Roger Sperry y colaboradores decidieron descubrirlo.

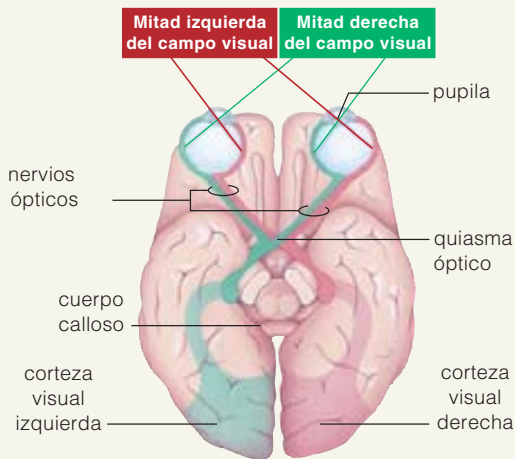
Sperry se interesó en los pacientes con “cerebro dividido”. Estas personas sufrieron alguna cirugía severa en su cuerpo calloso, una banda gruesa de nervios que conecta los dos hemisferios cerebrales. Por ese tiempo, esta era la manera experimental para tratar la epilepsia. Los ataques epilépticos son como tormentas eléctricas en el cerebro. Los cirujanos amputaban el cuerpo calloso de los pacientes para evitar el flujo de señales eléctricas perturbadas de un hemisferio al otro. Después de un breve periodo de recuperación, los pacientes eran capaces de llevar lo que podrían parecer vidas normales, con menos ataques.

¿Pero esos pacientes eran realmente normales? La cirugía había bloqueado el flujo de la información a través de aproximadamente 200 millones de axones en el cuerpo calloso. Seguro que algo tenía que ser diferente. Algo en realidad lo era.

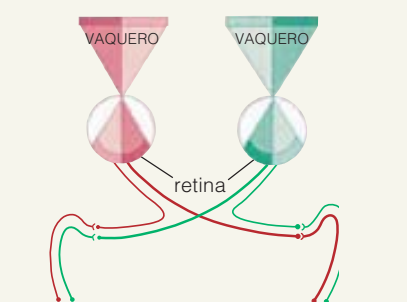
Sperry diseñó experimentos elegantes para examinar la experiencia del cerebro dividido, diseñó un mecanismo para presentar las dos mitades de los pacientes afectados con dos partes diferentes de un estímulo visual. En aquel tiempo, los investigadores ya sabían que las conexiones visuales iban y venían de un hemisferio y que tenían que ver con la mitad opuesta del campo visual, como en la figura 33.26. Sperry proyectó una palabra, digamos, COWBOY, en una pantalla, de tal manera que COW cayera en la mitad izquierda del campo visual, y BOY en la mitad derecha (figura 33.27).

Los sujetos de este experimento reportaron estar viendo la palabra BOY. El hemisferio izquierdo, el cual controla el lenguaje, reconoció la palabra. Sin embargo, cuando les pidió que escribieran la palabra con la mano izquierda, que permaneció fuera de su vista, el sujeto escribió COW. El hemisferio derecho “sabía” la otra mitad de la palabra (COW) y había dirigido la respuesta motora de la mano izquierda. Pero no podía decirle al hemisferio izquierdo lo que estaba sucediendo debido a la amputación del cuerpo calloso. ¡El sujeto sabía que estaba escribiendo una palabra pero no podía decir cuál era!

En “la cirugía”, Sperry reportó, “deja a estas personas con dos mentes separadas, dos esferas de conciencia”. Sperry concluyó que ambos hemisferios contribuyen a la percepción normal debido a que comparten información que da forma a la experiencia que llamamos conciencia.



A Ruta por la cual la entrada de información sensorial proveniente de estímulos visuales llega a la corteza visual del cerebro humano.



B Cada ojo colecta la información visual en la retina, una capa delgada de fotorreceptores densamente empaquetados en la parte de atrás del globo ocular (Sección 34.7).

La luz de la mitad *izquierda* del campo visual incide sobre los receptores del lado derecho de ambas retinas. Las partes de dos nervios ópticos acarrean las señales desde los fotorreceptores al hemisferio cerebral derecho.

La luz de la mitad *derecha* del campo visual incide sobre los receptores del lado izquierdo de ambas retinas. Partes de dos nervios ópticos acarrean las señales desde ellos hasta el hemisferio izquierdo.



Figura 33.27 Un ejemplo de la respuesta de un paciente con cerebro dividido ante estímulos visuales. De qué manera se describe en el texto, este tipo de experimento demostró la importancia del cuerpo calloso para coordinar actividades entre los dos hemisferios cerebrales.

Figura 33.26 Animada Información visual y el cerebro.

■ Aunque nos enfocamos en las neuronas, las células de la neuroglia conforman la mayor parte del volumen del cerebro y también desempeñan funciones importantes.

■ Conexión con Ciclo celular 9.2, Cáncer 9.5.

Tipos de neuroglia

Las células de la neuroglia, sobrepasan en número a las neuronas en el cerebro del humano en una proporción de 10 a 1. La neuroglia actúa como una red que mantiene a las neuronas en su lugar; *glia* significa pegamento en latín. Mientras que el sistema nervioso se está desarrollando, las neuronas nuevas migran por caminos de neuroglia hasta llegar a su destino final.

El cerebro de un adulto tiene cuatro tipos principales de células de la neuroglia: los oligodendrocitos, la microglia, los astrocitos y las células del epéndimo. Los oligodendrocitos hacen las vainas de mielina que aíslan a los axones en el sistema nervioso central. Como mencionamos previamente, las células de Schwann son neuroglia que realiza esta misma función para los nervios periféricos.

La esclerosis múltiple (EM) es un desorden autoinmune en el cual los leucocitos atacan y destruyen de manera equivocada a las vainas de mielina de los oligodendrocitos. La mielina es sustituida por una cicatriz y la capacidad de conducción de los axones afectados declina. Ciertos genes aumentan la probabilidad de contraer EM, pero una infección viral podría inducirla. Una vez que inicia, el flujo de la información es interrumpido. Podría presentarse mareo, entumecimiento, debilidad muscular, fatiga, problemas visuales y otros síntomas. La EM afecta al menos a unas 300,000 personas en Estados Unidos.

La microglia, como su nombre lo indica, son las células más pequeñas de la neuroglia. Estas células inspeccionan constantemente al cerebro. Si el tejido del cerebro es dañado o infectado, la microglia se vuelve células activas, motiles que engullen células muertas o en vías de morir, así como fragmentos celulares de desecho. Ellas también producen señales químicas que alertan al sistema inmune para responder ante una amenaza.

Los astrocitos con forma de estrella son las células más abundantes del cerebro (figura 33.28). Tienen diversas funciones. Ellas se envuelven alrededor de los vasos sanguíneos que proveen al cerebro y estimulan la formación de la barrera hematoencefálica, captan neurotransmisores liberados por las neuronas, asisten en la defensa inmune, hacen que el lactato sea fuente de energía para las actividades de las neuronas, y sintetiza el factor del crecimiento nervioso. Un factor de crecimiento es una molécula que es secretada por una célula y causa la división o la diferenciación de otra célula. Las neuronas no se dividen; están detenidas en la fase G1 del ciclo celular (sección 9.2). Pero el factor de crecimiento nervioso causa que una neurona forme nuevas sinapsis con sus vecinas.

Las células del epéndimo son neuroglia que recubre las cavidades del cerebro llenas de líquido (ventrículos) y el canal central de la médula espinal. Algunas células del epéndimo son ciliadas y la acción de sus cilios mantiene el flujo del líquido cefalorraquídeo en una dirección constante a través del sistema de cavidades y canales.

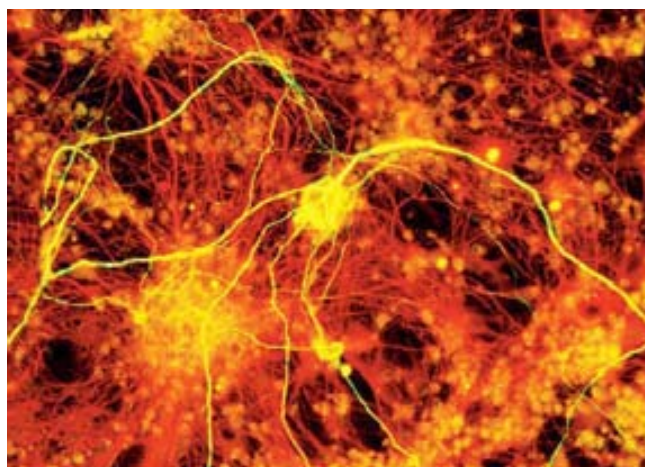


Figura 33.28 Los astrocitos (*naranja*) y una neurona (*amarillo*) en el tejido cerebral. Las células en esta microfotografía al microscopio óptico se visualizaron con inmunofluorescencia. Este procedimiento une moléculas marcadas con un colorante fluorescente a anticuerpos que detectan moléculas específicas de la célula.

Acerca de los tumores cerebrales

Las neuronas no se dividen, de modo que ellas no originan tumores. Sin embargo, algunas veces las células de la neuroglia se dividen de manera incontrolable, y resultando en la formación de un glioma. Este es el tipo más común de un tumor primario de cerebro, un tumor que surge de las células del cerebro. Los tumores cerebrales también surgen de una división celular sin control en las meninges, o como resultado de metástasis, la presencia de células cancerosas que provienen de otras partes del cuerpo (sección 9.5).

Los hombres son más propensos que las mujeres a tener tumores cerebrales. La exposición a la radiación ionizante, como la de los rayos x, o a los carcinógenos químicos aumenta el riesgo de formación de estos tumores. ¿Qué de cierto hay en este sentido respecto a las ondas de radio de los teléfonos celulares? Ningún estudio ha demostrado que el uso de un teléfono celular sea causa de cáncer en el cerebro. Sin embargo, los teléfonos celulares son una invención relativamente reciente y los tumores cerebrales pueden tomar años para poder desarrollarse. Para ser cautos, algunos médicos recomiendan el uso de un auricular, el cual mantiene a la parte del teléfono que emite las ondas lejanas al cerebro.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las funciones de la neuroglia?

■ Las células de la neuroglia constituyen el mayor volumen del cerebro. Ellas proporcionan un andamiaje para las neuronas, aíslan a los axones de las neuronas, asisten metabólicamente a las neuronas y protegen al cerebro del daño y de las enfermedades.

■ A diferencia de las neuronas, la neuroglia continúa dividiéndose en los adultos. De este modo, la neuroglia puede ser una fuente de tumores cerebrales.

Ahora que ya sabes más acerca del funcionamiento del cerebro, dispón de un momento para reconsiderar los efectos del MDMA, el ingrediente activo del éxtasis. El MDMA daña y posiblemente mata a las interneuronas del cerebro, que producen el neurotransmisor serotonina. Recuerda que una neurona no se divide, de modo que las neuronas dañadas no pueden ser sustituidas. El MDMA también daña a la barrera hematoencefálica, de modo que permite que la atraviesen moléculas más grandes que las normales hasta 10 semanas después de que se ha consumido.

¿Por qué opción votarías?

¿Deberían las personas que son detenidas por el uso ilegal de drogas recibir tratamiento en contra de la adicción como una alternativa para evitar pasar tiempo en la cárcel? Visita CengageNOW para ver detalles y después vota en línea.



Resumen

Sección 33.1 Las **neuronas** son células eléctricamente excitables que envían señales a otras células por medio de mensajeros químicos. Las **neuronas sensoriales** detectan estímulos. Las **interneuronas** transmiten señales entre neuronas. Las **neuronas motoras** envían señales a los efectores (músculos y glándulas). La **neuroglia** da soporte a las neuronas.

Los animales con simetría radial tienen una **red nerviosa**. La mayoría de los animales tienen un sistema nervioso bilateral con **cefalización**; tienen **ganglios** pareados (grupos de cuerpos celulares de neurona) o un cerebro en el extremo de la cabeza.

El sistema nervioso central de los vertebrados consiste en un cerebro y la médula espinal. El **sistema nervioso periférico** contiene los nervios que corren por todo el cuerpo.

Secciones 33.2-33.4 Las **dendritas** de una neurona reciben señales y su **axón** transmite las señales. Las neuronas mantienen un **potencial de membrana en reposo**, una ligera diferencia de voltaje a través de su membrana plasmática. Un **potencial de acción** es una breve inversión del potencial de membrana. Ocurre únicamente si el potencial de membrana aumenta hacia el **potencial umbral**.

Un potencial de acción ocurre cuando se abren las compuertas de los canales de sodio controlados por voltaje, los cuales permiten que el sodio fluya en dirección de su gradiente de concentración hacia dentro de la neurona. Enseguida, la apertura de las compuertas de los canales de potasio controlados por voltaje, permite que los iones de potasio fluyan hacia fuera de la neurona.

Todos los potenciales de acción son del mismo tamaño y viajan en una sola dirección, alejándose del cuerpo celular y hacia las terminales del axón.

- Usa la animación en CengageNOW para aprender acerca de la estructura de las neuronas y de las propiedades de su membrana y para ver un potencial de acción paso a paso.

Secciones 33.5-33.7 Las neuronas envían señales químicas a las células en la **sinapsis**. A la sinapsis entre una neurona motora y una fibra muscular se le conoce como **unión neuromuscular**. La llegada de un potencial de acción a la terminal del axón de la célula presináptica, dispara la liberación del **neurotransmisor** un tipo de señal química. El neurotransmisor se difunde y se liga a sus receptores en una célula postsináptica. La respuesta de una célula postsináptica está determinada por la **integración sináptica** de todos los mensajes que llegan al mismo tiempo.

Los **neuromoduladores** son químicos secretados por neuronas que pueden alterar los efectos de un neurotransmisor.

Las drogas psicoactivas perturban la señalización basada en los neurotransmisores. Algunas causan **adicción a la droga**, una dependencia a la droga que interfiere con el funcionamiento normal.

- Usa la animación en CengageNOW para aprender acerca de la sinapsis entre una neurona motora y una célula muscular.

Sección 33.8 Los nervios son paquetes de axones que acarrean señales a través del cuerpo. Las **vainas de mielina** recubren la mayoría de los axones y aumentan la velocidad de conducción de la señal.

El sistema nervioso periférico está dividido funcionalmente dentro del **sistema nervioso somático**, que controla los músculos esqueléticos, y el **sistema nervioso autónomo**, que controla los órganos internos y glándulas.

Las señales de las **neuronas simpáticas** del sistema autónomo aumentan durante el estrés o el peligro. Estas señales inducen una respuesta de **corre o lucha**. Durante los momentos de menor estrés, dominan las señales de las **neuronas parasimpáticas**. Los órganos reciben señales de ambos tipos de neuronas.

- Usa la animación en CengageNOW para explorar la estructura de un nervio y para comparar los efectos de la estimulación simpática y parasimpática.

Sección 33.9 Al igual que el cerebro, la **médula espinal** consiste en **materia blanca** (con axones con mielina) y **materia gris** (con cuerpos celulares, dendritas y neuroglia). La médula espinal y el cerebro están protegidos por **meninges** membranosas y acolchonadas por el **líquido cefalorraquídeo**. Los reflejos espinales contienen nervios periféricos y la médula espinal. Un **reflejo** es una respuesta automática a un estímulo: no requiere de un acto consciente del pensamiento.

- Usa la animación en CengageNOW para explorar la médula espinal y ver lo que sucede durante un arco reflejo.

Secciones 33.10-33.12 El tubo neural de un embrión de vertebrado se desarrolla en la médula espinal y el cerebro. El tallo del cerebro es el tejido cerebral más antiguo evolutivamente hablando. Contiene el **punte** y la **médula oblonga**, que controlan los reflejos involucrados en la respiración y otras tareas esenciales. El **cerebelo** actúa en el control motor. El **tálamo** y el **hipotálamo** funcionan en la homeostasis. Una **barrera sanguínea** protege al cerebro de muchos químicos dañinos.

La **corteza cerebral**, la región cerebral que evolucionó más recientemente, gobierna funciones complejas. Posee áreas específicas que reciben diferentes tipos de entradas sensoriales o controla movimientos voluntarios. La corteza cerebral interactúa con el **sistema límbico** en las emociones y la memoria. La actividad de las dos mitades del **cerebro** es coordinada por medio del **cuerpo calloso** que las conecta.

- Usa la animación en CengageNOW para aprender acerca de la estructura y función del cerebro humano.

Sección 33.13 Las células de la neuroglia constituyen la parte más voluminosa del cerebro. A diferencia de las neuronas, continúan dividiéndose en los adultos.

Ejercicio de análisis de datos

Los estudios en animales son usados frecuentemente para evaluar los efectos de la exposición prenatal a drogas ilícitas. Por ejemplo, Jack Lipton usó ratas para estudiar el efecto del comportamiento de la exposición prenatal al MDMA, el ingrediente activo del éxtasis. Inyectó a ratas hembras con MDMA, o una solución salina, cuando tenían entre 14 y 20 días de embarazo, periodo en el que el cerebro de sus descendientes se estaba formando. Cuando los descendientes tenían 21 días de nacidos, Lipton probó su capacidad para adaptarse a un nuevo ambiente; colocó a cada rata joven en una jaula nueva y usó un sistema de rayo fotónico (fotobeam) para registrar cuánto se movía cada rata antes de establecerse. La figura 33.9 muestra sus resultados.

1. ¿Qué ratas se movieron más (medido por las interrupciones del rayo de luz) durante los primeros cinco minutos en su nueva jaula, aquellas que habían sido expuestas prenatalmente al MDMA o los controles?
2. ¿Cuántas interrupciones del fotobeam hicieron las ratas expuestas al MDMA en relación con los cinco minutos que estuvieron en su jaula nueva?
3. ¿Qué ratas se movieron más durante los últimos cinco minutos del estudio?
4. ¿Los resultados de este estudio apoyan la hipótesis de que el MDMA afecta el desarrollo del cerebro de las ratas?

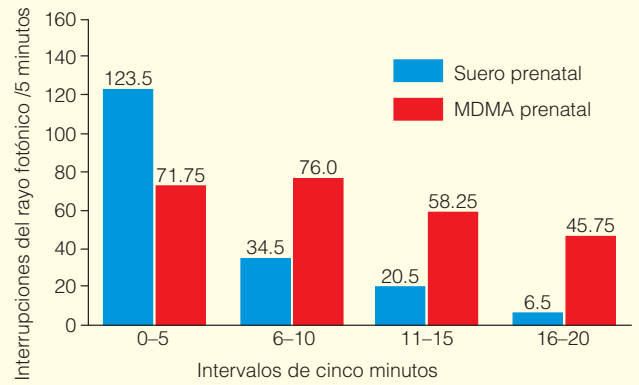


Figura 33.29 Efecto de la exposición prenatal a MDMA sobre los niveles de actividad de ratas de 21 días de edad colocadas en una jaula nueva. Los movimientos fueron detectados cuando la rata interrumpía un rayo fotónico. Las ratas se monitorearon durante intervalos de cinco minutos por un total de 20 minutos. Las barras en azul son los resultados de las ratas cuyas madres recibieron suero, y las barras en rojo son las ratas cuyas madres recibieron MDMA.

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

1. _____ transmiten mensajes del cerebro y de la médula espinal a los músculos y glándulas.
a. Neuronas motoras b. Interneuronas c. Neuronas sensoriales
2. Cuando una neurona está en reposo _____.
a. está en el potencial de umbral
b. las compuertas de los canales de sodio están abiertas
c. la bomba de sodio-potasio está operando
d. ambas a y c
3. Los potenciales de acción ocurren cuando _____.
a. una neurona recibe estimulación adecuada
b. más y más puertas de sodio son abiertas
c. las bombas de sodio-potasio entran en acción
d. ambas a y b
4. ¿Verdadero o falso? Los potenciales de acción varían en su tamaño.
5. Los neurotransmisores son liberados por _____.
a. las terminales del axón c. las dendritas
b. el cuerpo celular d. las vainas de mielina
6. ¿Qué químico es liberado por las terminales del axón de una neurona motora en una unión neuromuscular?
a. ACh b. serotonina c. dopamina d. epinefrina
7. ¿Qué neurotransmisor es importante para el aprendizaje basado en recompensas y la adicción a las drogas?
a. ACh b. serotonina c. dopamina d. epinefrina
8. Los músculos esqueléticos son controlados por _____.
a. señales simpáticas c. nervios somáticos
b. señales parasimpáticas d. ambas a y b
9. Cuando te sientas tranquilamente a leer en tu sillón favorito, prevalece la información de las neuronas _____.
a. simpáticas b. parasimpáticas
10. Los cuerpos celulares de las neuronas sensoriales que transfieren señales a la médula espinal están en la _____.
a. materia blanca b. materia gris c. los ganglios de la raíz dorsal
11. ¿Cuál de los siguientes no pertenece al cerebro?
a. células de Schwann b. astrocitos c. microglia

12. ¿Cierto o falso? Las neuronas no se dividen en los adultos.
13. Relaciona cada cosa con su descripción.

_____ huso del músculo	a. inicios del cerebro, médula espinal
_____ neurotransmisor	b. conecta los hemisferios
_____ sistema límbico	c. protege al cerebro y a la médula espinal de algunas toxinas
_____ cuerpo calloso	d. tipo de molécula señal
_____ corteza cerebral	e. equipo de soporte para las neuronas
_____ tubo neural	f. receptor sensible al estiramiento
_____ neuroglia	g. funciona en la emoción y en la memoria
_____ materia blanca	h. integración más compleja
_____ barrera hematoencefálica	i. axones de neuronas mielinizados

■ Visita **CengageNOW** para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. En los humanos, los axones de algunas neuronas motoras se extienden más allá de un metro, desde la base de la médula espinal hasta el dedo gordo del pie. ¿Cuáles son algunos de los retos funcionales involucrados en el desarrollo y mantenimiento de tan espectaculares extensiones celulares?
2. Algunos sobrevivientes de eventos desastrosos desarrollan desórdenes de estrés postraumático (PTSD). Los síntomas incluyen pesadillas acerca de la experiencia vivida y sentimientos repentinos de que el evento estuviera ocurriendo de nuevo. Los estudios de imagen del cerebro de personas con PTSD demostraron que su hipocampo estaba contraído y su amígdala estaba anormalmente activa. Dados estos cambios, ¿qué otras funciones del cerebro podrían ser perturbadas en el PTSD?
3. En los niños recién nacidos, especialmente los prematuros, la barrera sanguínea del cerebro aún no está totalmente desarrollada. ¿Por qué es ésta una razón para poner una atención cuidadosa a la dieta de los infantes?

Percepción sensorial

IMPACTOS Y PROBLEMAS

El dilema de la ballena

Imagínate en el mundo sensorial de una ballena; a 200 metros (650 pies) debajo de la superficie del océano, en donde la luz solar casi no llega. Las ballenas se ven muy poco al viajar por el agua, pero muchos peces detectan el movimiento con un sistema de línea lateral, el cual responde a diferencias en la presión del agua. Los peces, al igual que las ballenas, usan a los químicos disueltos en el agua como guías durante su navegación. Sin embargo, una ballena no tiene línea lateral y además tiene un sentido del olfato muy pobre; ¿cómo logra la ballena orientarse?

Todas las ballenas usan sonidos; guías acústicas. El agua es el medio ideal para transmitir las ondas del sonido, ya que éstas viajan cinco minutos más rápido en el agua que en el aire. A diferencia de los humanos, las ballenas no tienen el pabellón auditivo que les ayuda a recolectar los sonidos. Incluso, algunas especies no tienen un canal conductor con los componentes del oído en el interior de su cabeza. Otras, tienen los canales del oído llenos de cera; entonces, ¿cómo oyen las ballenas? Sus mandíbulas colectan las vibraciones que viajan a través del agua y éstas, a su vez, transmiten vibraciones que atraviesan la capa de grasa hacia un par de oídos medios y sensibles a la presión.

Las ballenas usan sonidos para comunicarse, para localizar alimento y para establecer su ruta en las profundidades del mar. Las ballenas asesinas y algunas otras especies de ballenas con dientes, usan la ecolocación. La ballena emite sonidos de ultra frecuencia y luego escucha el rebote del eco en los objetos, inclu-

yendo a las presas. Sus oídos son especialmente sensibles a los tonos altos. Las ballenas Baleen, como la ballena jorobada, emiten sonidos de muy baja frecuencia que pueden viajar a través de todo el océano. Sus oídos están adaptados para detectar dicha frecuencia.

Los océanos cada vez son más ruidosos y ponen en riesgo las adaptaciones acústicas de las ballenas. Por ejemplo, en 2001 algunas ballenas encallaron en la playa cerca del área en donde la fuerza naval de Estados Unidos realizaba pruebas de su sistema de sonar (figura 34.1). Este sistema emite sonidos de baja frecuencia y usa sus ecos para localizar submarinos. Los humanos no pueden oír el sonar, pero las ballenas sí.

Las autopsias revelaron más tarde que las ballenas que habían encallado tenían sangre en sus oídos y en la grasa acústica. Aparentemente los intensos sonidos emitidos por el sonar les hicieron apresurarse hacia la superficie totalmente atemorizadas. El cambio rápido de la presión dañó sus tejidos internos.

Las pruebas de sonar continúan ya que la amenaza de submarinos “stealth” contra Estados Unidos es real. También, el ruido de las embarcaciones comerciales podría ser un problema aún peor para las ballenas. Los gigantescos buques tanque generan sonidos de baja frecuencia que espantan a las ballenas o bloquean las guías acústicas. Ciertamente, la transportación global de petróleo y otros recursos que los países industriales requieren no se detendrá. Pero, si la investigación muestra que las ballenas están en riesgo, ¿esos mismos países tendrían la voluntad de construir tanques más modernos y más silenciosos?

En este capítulo, revisaremos una vez más los sistemas sensoriales, los cuales son usados por los animales para detectar los estímulos que provienen del interior y del exterior de sus cuerpos, para tomar conciencia del tacto, de los sonidos, de la vista, de los olores y para otras sensaciones. Como aprenderás, los animales difieren en el tipo y cantidad de receptores sensoriales que monitorean el entorno, y de este modo, difieren en su percepción del ambiente.

¡Mira el video! **Figura 34.1** Algunos niños acercándose a una de las ballenas que encallaron durante pruebas militares de un nuevo sistema de sonar. De 16 ballenas, seis murieron en la playa. Los voluntarios empujaron las otras al mar, se desconoce su suerte.

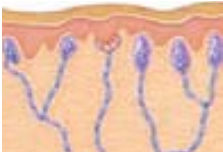


Conceptos básicos



Cómo funcionan las vías sensoriales

Los receptores sensoriales detectan estímulos específicos. Distintos animales tienen receptores diferentes a los estímulos. La información de los receptores sensoriales, llega a ser codificada en la cantidad y frecuencia de los potenciales de acción enviados al cerebro a lo largo de vías nerviosas particulares. [Sección 34.1](#)



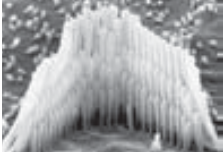
Sentidos somáticos y viscerales

Las sensaciones somáticas, como el tacto, son fácilmente localizadas y surgen de los receptores de la piel, los músculos, o cerca de las articulaciones. Las sensaciones de las vísceras, como el sentimiento de satisfacción de tu estómago, surgen de los receptores que se encuentran en las paredes de los órganos internos, aunque éstas son menos fáciles de precisar. [Sección 34.2](#)



Sentidos químicos

Los sentidos del olfato y del gusto requieren de quimiorreceptores que ligan moléculas de sustancias específicas disueltas en los líquidos que las lubrican. [Sección 34.3](#)



Equilibrio y oído

Los órganos del oído funcionan para el equilibrio y el oído. Los aparatos vestibulares del oído interno detectan la posición y el movimiento. Los oídos medio e interno colectan y amplifican las ondas del sonido. Los mecanorreceptores del oído interno envían señales de sonido hacia el cerebro. [Secciones 34.4-34.6](#)



Visión

La mayoría de los organismos tienen pigmentos sensibles a la luz, pero la visión requiere de los ojos. Los vertebrados tenemos un ojo que funciona a manera de cámara: su retina, la cual contiene los fotorreceptores, es análoga a la película. Una vía sensorial inicia en la retina y termina en la corteza visual. [Secciones 34.7-34.10](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Este capítulo se basa principalmente en el capítulo previo. Verás ejemplos de los potenciales de acción (33.3), y aprenderás más acerca de los neuromoduladores (33.6), del reflejo de elongación (33.9), y del sistema límbico y la corteza cerebral (33.11).
- Nuestras discusiones acerca de la evolución de los órganos sensoriales, nos remitirán a las secciones previas acerca de la convergencia morfológica (19.2), la evolución de los vertebrados (26.2) y de la evolución de los primates (26.13) en particular.
- Al discutir la visión, revisaremos el tema de los pigmentos (7.1), y los efectos de la deficiencia de la vitamina A (introducción del capítulo 16).
- Aprenderás cómo las amibas patogénicas (22.11) y los nemátodos (25.11) pueden dañar la visión.

¿Por qué opción votarías? Las actividades como el transporte marítimo generan mucho ruido en el agua; ¿estarías a favor de prohibir actividades que generan ruido excesivo en las aguas territoriales estadounidense y de otros países? Consulta CengageNOW para ver los detalles y luego vota en línea. Sólo disponible en inglés.

34.1 Revisión de los sistemas sensoriales

- Los receptores sensoriales de los animales determinan qué características del ambiente pueden detectar y responder.
- Conexiones con Potenciales de acción 33.3, Reflejo de estiramiento 33.9.

Como se explicó en el capítulo previo, las neuronas sensoriales detectan estímulos específicos, o formas de energía, en el ambiente interno y externo. La estimulación en las terminales de los receptores de una neurona sensorial, genera potenciales de acción que viajan a lo largo de la membrana plasmática.

Diversidad de los receptores sensoriales

Todos los animales que tienen neuronas, tienen neuronas sensoriales. Sin embargo, los tipos de estímulos que

dichas neuronas detectan varían entre grupos de animales. Podemos clasificar a las neuronas sensoriales con base en las clases de estímulos a los que responden.

Mecanorreceptores; son terminaciones sensoriales que responden a la energía mecánica. Algunos detectan posiciones corporales o la aceleración. Por ejemplo, una medusa puede saber que se encuentra en posición horizontal debido a que sus células poseen estatolitos. Un estatolito es un objeto denso que cambia de posición cuando una orientación celular cambia, estos cambios disparan potenciales de acción.

Otros mecanorreceptores encienden los potenciales de acción en respuesta al tacto o al estiramiento de una parte del cuerpo. Los husos musculares que participan en el reflejo de estiramiento del humano (sección 33.9) son un tipo de mecanorreceptores.

Otros mecanorreceptores responden a las vibraciones causadas por las ondas de presión. La acción de oír, involucra este tipo de receptor. Como se expuso en la introducción del capítulo: distintos animales detectan las ondas del sonido de diferentes frecuencias. Las ballenas detectan frecuencias ultra-bajas que los humanos no podemos oír. Los murciélagos emiten y responden a sonidos demasiado altos que tampoco son percibidos por los humanos (figura 34.2a).

Receptores del dolor, también llamados nociceptores, detectan el daño al tejido. Tienen una función protectora y frecuentemente participan en los reflejos que minimizan un mayor peligro.

Algunos **termorreceptores** responden a una temperatura específica; otros se encienden en respuesta a un cambio de temperatura. Los pitones (boas) y algunas otras serpientes tienen termorreceptores concentrados en los nostrilos de sus cabezas (figura 34.2b). Estos receptores ayudan a una serpiente a detectar presas de sangre caliente.

Los **quimiorreceptores** detectan solutos específicos disueltos en un líquido. Casi todos los animales tienen quimiorreceptores que les ayudan a localizar los nutrientes químicos y a evitar las sustancias venenosas. Los quimiorreceptores también funcionan en la detección del olor.

Los **osmorreceptores** detectan un cambio en las concentraciones de solutos en los líquidos corporales, como los de la sangre.



Figura 34.2 Ejemplos de receptores sensoriales. (a) Los mecanorreceptores del oído interno de los murciélagos les permiten detectar ondas de presión de alta frecuencia o ultrasónicas. (b) Los termorreceptores en las fosas de arriba y abajo de la boca de una boa le permiten detectar el calor del cuerpo, o energía infrarroja, de una presa cercana.

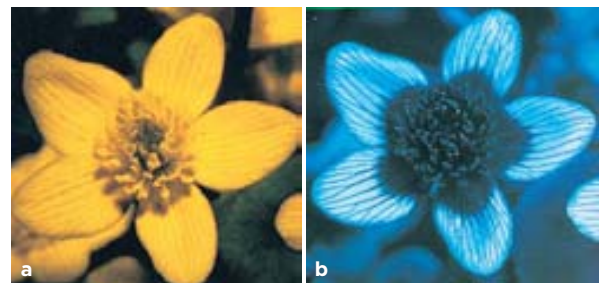


Figura 34.3 Una flor de ranúnculo se ve amarilla al ojo humano (a), pero su fotografía con un film sensible a UV revela un área oscura alrededor de las partes reproductivas (b). Este patrón es causado por el pigmento que absorbe UV y es visible a los insectos polinizadores.

Los **fotorreceptores** detectan la energía luminosa. Los humanos únicamente detectan la luz visible, pero los insectos y algunos otros animales, incluyendo los roedores, responden a la luz ultravioleta. Las flores frecuentemente tienen pigmentos que absorben la luz UV, organizados en patrones que son invisibles para nosotros, pero que son obvios para sus insectos polinizadores (figura 34.3).

De los sentidos, a la sensación

En los animales que poseen cerebro, el procesamiento de las señales da origen a la sensación: la conciencia de un estímulo. La sensación es distinta a la percepción, la cual se refiere a la comprensión del significado de una sensación.

Los receptores sensoriales de la piel, los músculos esqueléticos, o cerca de las articulaciones, dan lugar a las sensaciones somáticas; las sensaciones del tacto y de lo cálido son ejemplos de ellas. Las sensaciones viscerales, como el sentimiento de que la vejiga o el estómago están llenos, surgen de los receptores que se encuentran en los órganos internos. Los receptores sensoriales restringidos a órganos sensoriales específicos, como a los ojos o los oídos, funcionan en sentidos especiales; la visión, el olfato, el equilibrio, el oído y el gusto.

Por ejemplo, los receptores de estiramiento en los músculos de brazos y piernas de un gimnasta mantienen al cerebro informado acerca de los cambios en la longitud de sus músculos (figura 34a). El cerebro del gimnasta integra la información sensorial con las señales de los ojos y los órganos del equilibrio en el oído interno, luego emite órdenes para que los músculos ajusten su longitud y ayuden a mantener el equilibrio y la postura.

La estimulación de un receptor sensorial produce potenciales de acción que, recuerda, son siempre del mismo tamaño (sección 33.3). El cerebro obtiene información adicional acerca de los estímulos al detectar las vías nerviosas que conducen los potenciales de acción, la frecuencia de los potenciales de acción que viajan en cada axón de la vía y el número de axones involucrados en el estímulo.

En primer lugar, el cerebro de un animal está genéticamente programado para interceptar a los potenciales de acción de ciertas vías. Ésta es la razón por la que “se ven estrellitas” después de que un ojo es frotado, aun en un cuarto oscuro. Los fotorreceptores en el ojo que son perturbados mecánicamente envían señales a través del nervio óptico hacia el cerebro. El cerebro interpreta todas las señales provenientes del nervio óptico como “luz”.

Segundo, una señal fuerte hace que los receptores enciendan potenciales de acción de manera más frecuente y más prolongada que una señal débil; los mismos receptores son estimulados por un susurro que por un grito. Tu cerebro interpreta la diferencia debido a las variaciones en la frecuencia de las señales (figura 34.4b).

Tercero, un estímulo más fuerte recluta más receptores sensoriales en comparación con uno débil; un golpecito suave en el brazo activa menor cantidad de receptores que una bofetada.

La duración del estímulo también afecta la respuesta. En la **adaptación sensorial**, las neuronas sensoriales cesan

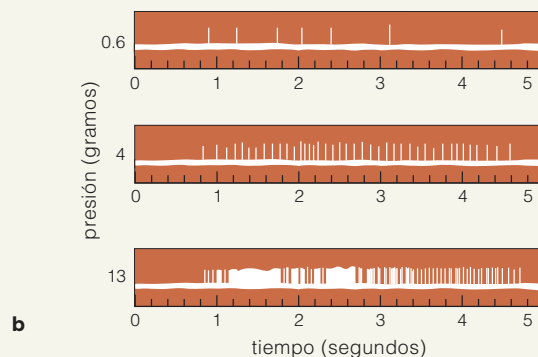


Figura 34.4 Animada (a) Un joven gimnasta obtiene beneficio de la información que fluye de sus husos musculares y otros receptores sensoriales al cerebro.

(b) Registros de los potenciales de acción a partir de un receptor de presión con terminaciones en la mano de una persona. La gráfica muestra las variaciones en la intensidad del estímulo. Una varilla delgada se presionó contra la piel variando las intensidades de la presión. Las barras verticales arriba de cada línea gruesa horizontal registran los potenciales de acción individuales. La frecuencia de los potenciales de acción se eleva conforme se aumenta la intensidad del estímulo.

de estimularse a pesar de la presencia continua de un estímulo. Cuando te pones un calcetín lo sientes por un instante contra tu piel, pero rápidamente pierdes la conciencia de éste. Los mecanorreceptores de la piel se adaptan a este estímulo, permitiéndote concentrarte en otras cosas.

Para repasar en casa

¿Cómo hacen los animales para detectar y procesar estímulos sensoriales?

- Las neuronas sensoriales generan potenciales de acción en respuesta a estímulos específicos. Diferentes tipos de receptores sensoriales responden a diferentes tipos de estímulos.
- En los animales que tienen un cerebro, la información de las neuronas sensoriales puede originar sensaciones.
- Los potenciales de acción son todos de la misma intensidad, pero qué axones son los que responden, cuántos responden y la frecuencia de los potenciales de acción, son los que dan al cerebro la información acerca de la localización e intensidad del estímulo.

34.2 Sensaciones somáticas y viscerales

■ Las señales de los receptores de la piel, las articulaciones, músculos y órganos internos fluyen hacia el cerebro a través de la médula espinal.

■ Conexiones con Neuromoduladores 33.6, Corteza cerebral 33.11.

Las neuronas sensoriales, responsables de sentir las sensaciones somáticas, se localizan en la piel, el músculo, los tendones y las articulaciones. Las **sensaciones somáticas** son fácilmente relacionadas a una parte del cuerpo. Por el contrario, las **sensaciones viscerales**, que provienen de las neuronas que están en las paredes de los órganos blandos internos, no siempre son fáciles de precisar. Es fácil determinar exactamente en qué parte de tu cuerpo te tocan, pero es difícil decir exactamente en dónde sientes un dolor de estómago.

La corteza somatosensorial

Las señales de las neuronas sensoriales que participan en la sensación somática viajan a través de los axones de la médula espinal, luego lo hacen por los conductos de la médula hasta alcanzar el cerebro. Las señales finalizan en la **corteza somatosensorial**, una parte de la corteza cerebral. Al igual que la corteza motora (sección 33.11), la corteza somatosensorial tiene neuronas organizadas como un mapa corporal (figura 34.5). Las partes del cuerpo que se muestran desproporcionadamente grandes en el “cuerpo” mapeado sobre este cerebro corresponden a las regiones del cuerpo en donde se encuentra la mayoría de los receptores sensoriales, tales como las puntas de los dedos, la cara y los labios. Las partes del cuerpo como las piernas, que tienen relativamente menor cantidad de neuronas sensoriales, aparecen desproporcionadamente pequeñas.

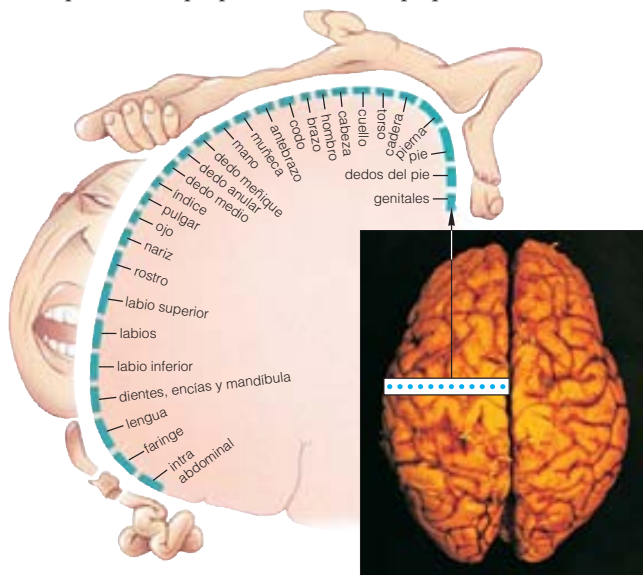


Figura 34.5 Un mapa que muestra en donde están representadas las diferentes regiones del cuerpo en la corteza somatosensorial primaria del humano. Esta región es una banda estrecha de la corteza cerebral que se extiende desde la parte superior de la cabeza hasta justo arriba de cada uno de los oídos. Compárala con la figura 33.21.

Los receptores cercanos a la superficie corporal

Como un ejemplo de los tipos de receptores que responden a la corteza somatosensorial, considera los de la piel humana (figura 34.6). Las terminaciones nerviosas libres que se enrollan alrededor de las raíces de los pelos en la dermis son capaces de detectar aun la más ligera presión. Otras terminales nerviosas libres, detectan cambios de temperatura o el daño al tejido. Las terminaciones nerviosas libres también están presentes en los músculos esqueléticos, tendones, articulaciones y paredes de órganos internos. Aquí, ellos dan lugar a sensaciones que varían desde la comezón, al dolor tenue y el dolor agudo.

Otros receptores de la piel están rodeados por una cápsula y son nombrados en honor a los científicos que los describieron por primera vez: los corpúsculos de Meissner y de Pacini, que son los principales receptores que detectan el tacto y la presión en las regiones de piel desnuda como las puntas de los dedos, las palmas de las manos y las plantas de los pies. Pequeños corpúsculos de Meissner se encuentran en la dermis superior y detectan el toque suave de la piel. Los corpúsculos de Pacini son más grandes y responden a presión más fuerte. Éstos se localizan en las capas más profundas de la dermis y también cerca de las articulaciones y en la pared de algunos órganos. Sus terminaciones nerviosas están envueltas por capas concéntricas de tejido conectivo.

Cualquiera de ambas, presión o temperatura específica, pueden causar que respondan otros receptores encapsulados. Las terminaciones de Ruffini se adaptan más lentamente que los corpúsculos de Meissner y de Pacini. Si sostienes una piedra en la mano, las terminaciones de Ruffini le informan a tu cerebro que la piedra sigue allí, aun después de que otros receptores se hubieran adaptado y hubieran dejado de responder. Las terminaciones de Ruffini también se encienden cuando la temperatura excede los 45 °C (113 °F). El bulbo de Krause también es un receptor encapsulado, el cual responde al tacto y al frío. Se encuentra en la piel y en ciertas membranas mucosas.

El sentido del músculo

¿Te acuerdas de los receptores de estiramiento en las fibras del huso muscular (sección 33.9)? Entre más se estira un músculo, más se encienden los receptores de estiramiento; junto con los receptores de los tendones, y los que están cerca de las articulaciones, informan al cerebro acerca de las posiciones de las extremidades del cuerpo.

El sentido del dolor

El **dolor** es la percepción de que un tejido está sufriendo un daño. El dolor somático es una respuesta a las señales que envían los receptores de la piel, los músculos esqueléticos, las articulaciones y los tendones. El dolor visceral está asociado con los órganos internos de las cavidades del cuerpo. Este dolor ocurre como una respuesta a un espasmo del músculo liso, al flujo sanguíneo inadecuado hacia un órgano interno, el sobre estiramiento de un órgano vacío, y otras condiciones anormales.

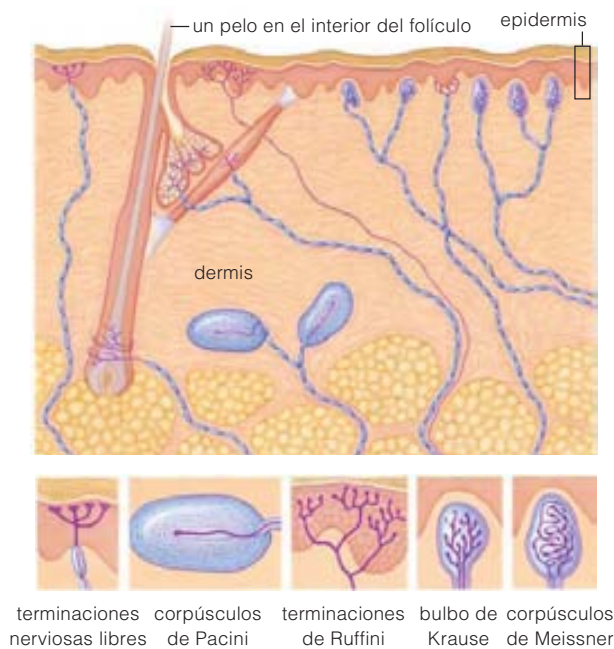


Figura 34.6 Animada Receptores sensoriales en la piel del humano.

Las células del cuerpo dañadas o adoloridas secretan químicos que estimulan a los receptores de dolor más cercanos. Luego, las señales de los receptores del dolor viajan a lo largo de los axones de las neuronas sensoriales de la médula espinal. Aquí, los axones sensoriales hacen sinapsis con las interneuronas espinales que transmiten las señales de dolor hacia el cerebro. Las señales en el cerebro continúan hasta llegar a la corteza cerebral, en donde son evaluadas para que las respuestas apropiadas entren en acción.

Muchas son las sustancias que afectan la transmisión de las señales en la sinapsis entre una neurona sensorial que detecta el dolor y una interneurona espinal. Por ejemplo, la sustancia P (un neuromodulador) hace que las interneuronas envíen más señales a la corteza cerebral. De manera opuesta, los opiáceos naturales, endorfinas y encefalinas (sección 33.6), obstruyen el flujo de señales en la vía del dolor.

Las sustancias que alivian el dolor, o analgésicos, interfieren en los pasos de la vía del dolor. Por ejemplo, la aspirina reduce el dolor bajando la producción de prostaglandinas. Estas moléculas señalan o señalizadoras locales, que son liberadas por los tejidos dañados, aumentan la sensibilidad de los receptores del dolor a la estimulación. En un segundo ejemplo, los opiáceos sintéticos, como las morfinas, imitan la actividad de las endorfinas.

La droga ziconotide es un químico que fue inicialmente descubierto en el veneno de un caracol cónico (introducción del capítulo 24). Cuando se inyecta en la médula espinal, el ziconotide bloquea los canales de calcio de las terminales de los axones de las neuronas receptoras del dolor. Debido a que se necesita de un influjo de iones calcio para que se liberen los neurotransmisores (sección 33.5), su bloqueo

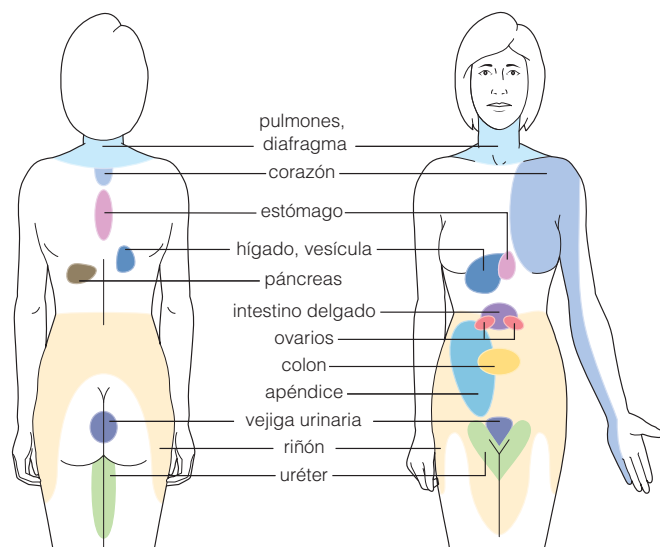


Figura 34.7 Animada Sitios de detección del dolor. Las regiones en color indican el área que el cerebro interpreta como afectada cuando los órganos internos específicos están bajo el estrés del dolor.

detiene a las señales de tal forma que no llegan a las interneuronas espinales que normalmente comunican las señales de dolor al cerebro.

Algunas veces, el cerebro interpreta equivocadamente las señales en relación con un problema en las vísceras como si las señales provinieran de la piel o de las articulaciones. El resultado es llamado **dolor diferido**. El ejemplo clásico de este dolor es el que irradia desde el pecho al hombro y hacia abajo del brazo izquierdo durante un infarto (figura 34.7). El tejido del corazón, y no el brazo, es el que está siendo afectado, entonces, ¿por qué duele el brazo?

Se debe a la constitución del sistema nervioso; cada nivel de la médula espinal recibe la entrada de información sensorial de la piel así como la de los órganos. La piel detecta más estímulos dolorosos que los órganos, de modo que son sus señales las que fluyen de manera más frecuente a través de la vía del dolor hacia el cerebro. El cerebro algunas veces atribuye estas señales, que llegan a lo largo de una vía, a su fuente de origen más común: la piel, a pesar de que se originaron en cualquier otra parte.

Para repasar en casa

¿Cómo surgen las sensaciones somáticas y viscerales?

- Las sensaciones somáticas son señales de receptores sensoriales en la piel, del músculo esquelético y de las articulaciones. Éstas viajan por los axones de neuronas sensoriales hacia la médula espinal y luego a la corteza somatosensorial.
- Las sensaciones viscerales comienzan con la estimulación de las neuronas sensoriales en las paredes de los órganos en el interior del cuerpo. Estas señales se transmiten a la médula espinal y de allí, al cerebro.
- El dolor es una sensación asociada con el daño al tejido. Debido a que las señales del dolor se originan con mayor frecuencia en una fuente somática, el cerebro en ocasiones malinterpreta el dolor visceral como si fuera causa de algún problema en la piel o en una articulación.

34.3 Una mirada al mundo químico

■ Tanto el olfato como el gusto comienzan con los quimiorreceptores.

■ Conexión con Sistema límbico 33.11.

El sentido del olfato

El **sentido del olfato** comienza con los quimiorreceptores que ligan sustancias específicas. Un estímulo puede disparar potenciales de acción que transmiten los nervios olfatorios a la corteza cerebral. Los mensajes también viajan al sistema límbico, el cual los integra con el estado emocional y los recuerdos almacenados (sección 33.11).

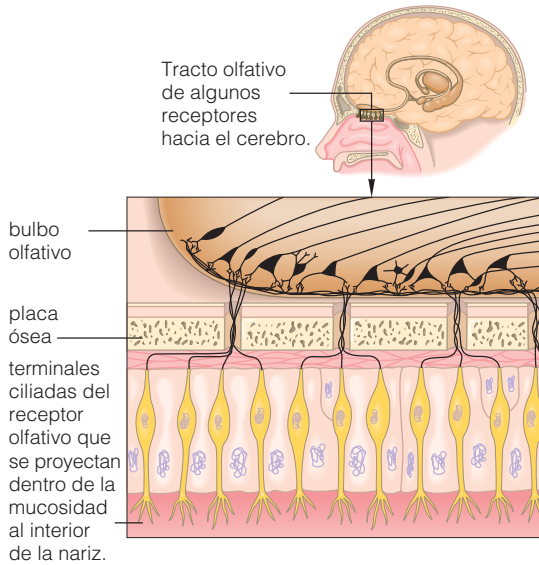


Figura 34.8 Se muestra la vía de las terminaciones sensoriales de los receptores olfativos presentes en la nariz del humano hasta la corteza cerebral y el sistema límbico. Los axones de estos receptores sensoriales pasan a través de orificios ubicados en una placa ósea entre el recubrimiento de las cavidades nasales y el cerebro.

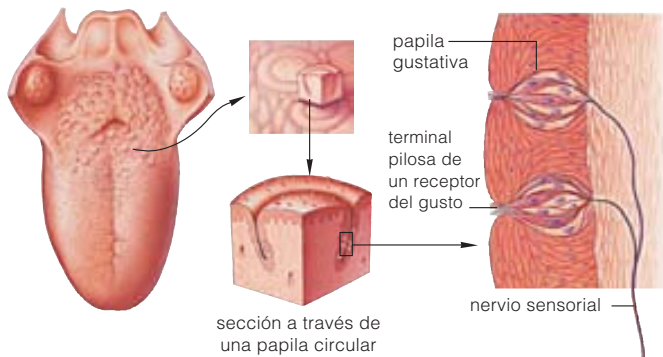


Figura 34.9 Los receptores del gusto en la lengua del humano. Las papilas gustativas son agrupaciones de las células receptoras y células de soporte que se localizan en el interior de papilas epiteliales especiales, de las cuales se muestra una papila circular. La lengua tiene alrededor de 5,000 papilas gustativas, y cada una tiene alrededor de 150 células receptoras.

Los **receptores olfativos** detectan químicos volátiles (fácilmente evaporados) o solubles en agua. La nariz del humano tiene alrededor de 5 millones de receptores olfativos; la nariz de un sabueso tiene 200 millones. Los axones de los receptores envían potenciales de acción a dos bulbos olfatorios. Estas pequeñas estructuras en el cerebro clasifican los componentes de un aroma, luego envían la señal al cerebro para su procesamiento (figura 34.8).

Muchos animales usan información olfativa para localizar su alimento y para comunicarse socialmente. Una **feromona** es un tipo de molécula señal que es secretada por un individuo y que afecta el comportamiento de los otros miembros de su especie. Por ejemplo, la hembra de la polilla del gusano de la seda secreta una feromona sexual. El macho tiene antenas con receptores olfatorios que le ayudan a detectar la feromona secretada por una hembra, localizada a más de un kilómetro a favor del viento.

Los reptiles, y la mayoría de los animales, tienen un **órgano vomeronasal**, una colección de neuronas en la cavidad nasal que es sensible a las feromonas. Los humanos y nuestros parientes más cercanos, los primates, tienen una versión reducida de este órgano. Si los humanos secretan y responden a feromonas es todavía tema de debate. Discutiremos la función de las feromonas con más detalle en el capítulo 44.

El sentido del gusto

Los **receptores del gusto** son también quimiorreceptores que detectan químicos disueltos en líquidos, pero tienen una estructura y una localización distintas a las de los receptores olfatorios. Los receptores del gusto ayudan a los mamíferos a localizar el alimento y a evitar ingerir venenos. Un pulpo “saborea” con los receptores que tienen en las ventosas de sus tentáculos; una mosca “prueba” con los receptores que tiene en sus antenas y en las patas. En humanos, muchas terminaciones del gusto están embebidas en la superficie superior de la lengua (figura 34.9). Estos órganos sensoriales están localizados en estructuras epiteliales especializadas, o papilas, que parecen ámpulas o puntos rojos en la superficie de la lengua.

Tu percibes muchos sabores, pero todos son una combinación de cinco sensaciones principales: *dulce* (producido por la glucosa y otros azúcares simples), *ácido* (ácidos), *salado* (por el cloruro de sodio u otras sales), *amargo* (por toxinas vegetales, incluyendo a los alcaloides), y *umami* (producido por aminoácidos como el glutamato el cual tiene un sabor parecido al queso añejo y la carne seca). El conservador de alimentos MSG (glutamato monosódico) puede intensificar el sabor estimulando los receptores del gusto que contribuyen a dar la sensación de umami.

Para repasar en casa

¿Cómo es que los sentidos del gusto y del olfato son similares?

■ El olfato y el gusto son estimulados por quimiorreceptores que se ligan a moléculas disueltas específicas.

34.4 Sentido del equilibrio

- Los órganos que se encuentran en el interior de tu oído interno son esenciales para ayudarte a mantener la postura y el sentido del equilibrio.
- Los receptores somáticos sensoriales también contribuyen al equilibrio.

Los **órganos del equilibrio** son partes de los sistemas sensoriales que registran las posiciones y los movimientos corporales. Cada oído de los vertebrados tiene este tipo de órganos dentro de una estructura sensorial llena de líquido, llamada el **aparato vestibular**. Los órganos están localizados en tres canales semicirculares, en dos sacos, el sáculo y el utrículo (figura 34.10a).

Los tres canales semicirculares tienen **células ciliadas**, un tipo de mecanorreceptor con cilios modificados en un extremo. La presión del líquido en el interior de los canales y sacos provoca que los cilios se doblen. La energía mecánica de este doblamiento deforma la membrana plasmática de las células ciliadas, lo suficiente como para que los iones atraviesen la membrana y estimulen la producción de un potencial de acción. Un nervio vestibular transporta la entrada sensorial al cerebro. Como verás, otras células ciliadas funcionan para oír.

Los tres canales semicirculares están orientados en ángulos rectos entre sí, de tal forma que la rotación de la cabeza en cualquier combinación de direcciones (frente/atrás, arriba/abajo, o izquierda/derecha) mueve el líquido que está en su interior. El órgano del equilibrio descansa en la base abultada de cada canal. Los cilios de sus células están embebidos en una masa gelatinosa (figura 34.10b). Cuando el líquido se mueve en el canal, empuja esta masa y genera la presión requerida para iniciar potenciales de acción.

El cerebro recibe señales de los canales semicirculares en ambos lados de la cabeza. El cerebro detecta el equilibrio dinámico, comparando el número y frecuencia de los potenciales de acción que vienen de cada lado de la cabeza: el movimiento angular y la rotación de la cabeza. Entre otras cosas, este sentido te permite mantener tus ojos fijos en un objeto aun cuando giras o asientas con tu cabeza.

Los órganos en el sáculo y en el utrículo actúan en el sentido del equilibrio estático. Estos órganos ayudan al cerebro a registrar la posición de la cabeza y a saber que tan rápido se mueve en línea recta.

También ayudan a mantener la cabeza erguida y a mantener la postura.

En el interior del sáculo y del utrículo se encuentra una masa gelatinosa pesada con estatolitos de calcita. Esta masa se encuentra en la parte superior de los mecanorreceptores (células ciliadas). Cuando inclinas la cabeza, cuando comienzas a moverte, o te detienes la masa pesada

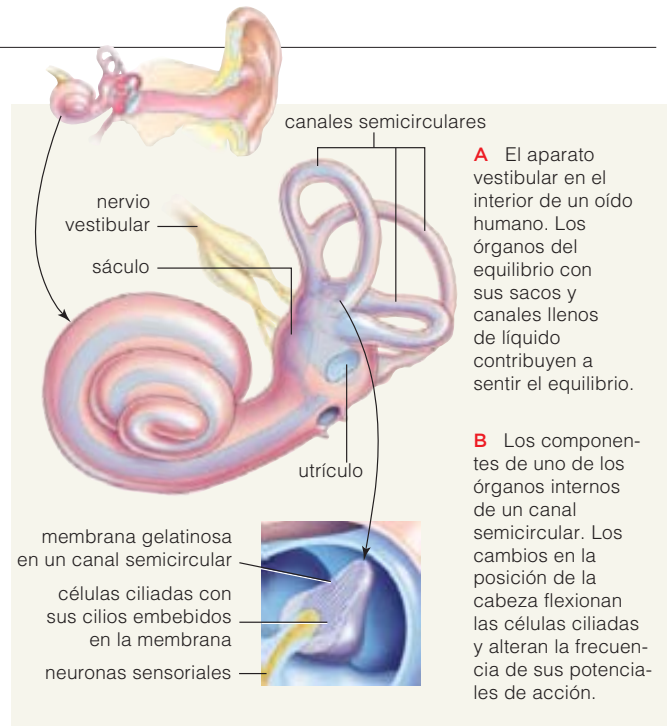


Figura 34.10 Animada Los órganos del equilibrio en el oído interno.

cambia, doblando las células ciliadas y alterando la tasa de sus potenciales de acción.

El cerebro también toma en cuenta la información de los ojos y de los receptores de la piel, de los músculos y de las articulaciones. La integración de las señales proporciona al cuerpo conciencia de la posición del cuerpo y del movimiento en el espacio, como se muestra en la figura de la patinadora Sarah Hughes a la izquierda.

Un golpe, una infección en el oído medio, o partículas sueltas en los canales semicirculares pueden causar vértigo, una sensación de que el mundo se mueve o gira alrededor de nosotros. El vértigo también surge cuando la información sensorial entra en conflicto, como cuando te paras en lo alto y miras hacia abajo. El aparato vestibular reporta que estás sin movimiento, pero tus ojos reportan que tu cuerpo está flotando en el espacio.

Las señales no coincidentes pueden causar mareo. En un camino curvado, los pasajeros que van en un auto experimentan cambios en la aceleración y en la dirección que gritan “movimiento” a sus aparatos vestibulares. Pero al mismo tiempo, las señales que provienen de los ojos acerca de los objetos que están en el interior del automóvil le dicen al cerebro que el cuerpo está en reposo, por esto, ir conduciendo puede minimizar la sensación de mareo porque el conductor concentra su vista en el paisaje que atraviesa, de modo que las señales visuales coinciden con las señales vestibulares.

Para repasar en casa

¿Qué nos hace tener sentido del equilibrio?

- Los mecanorreceptores, que se localizan en el aparato vestibular lleno de líquido en el oído interno, son los que detectan la posición del cuerpo en el espacio, y detectan cuando nos movemos o dejamos de movernos.

34.5 El sentido del oído

- Tus oídos colectan, amplifican y clasifican las ondas del sonido, las cuales son ondas de presión que viajan en el aire.
- Conexión con Evolución de los vertebrados 26.2.

Propiedades del sonido

El hecho de oír, es la percepción del sonido, la cual es una forma de energía mecánica. Un sonido surge cuando la vibración de un objeto causa variaciones en la presión del aire, el agua o algún otro medio. Podemos representar la presión de las variaciones en forma de ondas. La amplitud del sonido, la magnitud de sus ondas de presión, determina su intensidad o altitud. La frecuencia de un sonido, el número de ciclos de ondas por segundo, determinan el tono (figura 34.11). Entre más ciclos de onda por segundo, más alta es la frecuencia. Los sonidos también difieren en su timbre o calidad. Las diferencias en el timbre pueden ayudarte a reconocer a las personas por su voz, o discernir la diferencia entre los sonidos de una flauta y de una trompeta, aun cuando ambas interpreten la misma nota al mismo volumen.

El oído de los vertebrados

El agua transfiere fácilmente las vibraciones a los tejidos del cuerpo, por esta razón los peces no requieren de oídos para detectar los sonidos. Cuando los vertebrados dejaron el agua por el ambiente terrestre, su capacidad para colectar y amplificar las vibraciones evolucionó en respuesta a los nuevos retos ambientales: la transferencia de las ondas del sonido del aire a los tejidos del cuerpo es ineficiente. La estructura del oído de los humanos ayuda a maximizar la eficiencia de esta transferencia.

Como lo indica la figura 34.2a, el **oído externo** de los humanos, y de la mayoría de los mamíferos, está adaptado para colectar los sonidos del aire. La pina o pabellón de la oreja es un cartílago cubierto de piel que se proyecta a los lados de la cabeza, colecta las ondas del sonido y las dirige hacia el interior del canal auditivo. El canal comunica los sonidos al oído medio.

El **oído medio** amplifica y transmite las ondas del aire al oído interno. El **tímpano** o la membrana timpánica, evolucionaron por primera vez en los reptiles como una depresión superficial en ambos lados de la cabeza. Las ondas de presión hacen que dicha membrana vibre. Detrás del tímpano se encuentra una cavidad llena de aire y tres huesecillos conocidos como el martillo, el yunque y el estribo (figura 34.12b). Estos huesos transmiten la fuerza de las ondas del sonido desde el tímpano hasta la superficie más pequeña de la ventana oval. Esta membrana flexible está en el límite entre el oído medio y el oído interno.



Figura 34.11 Animada Propiedades ondulares del sonido.

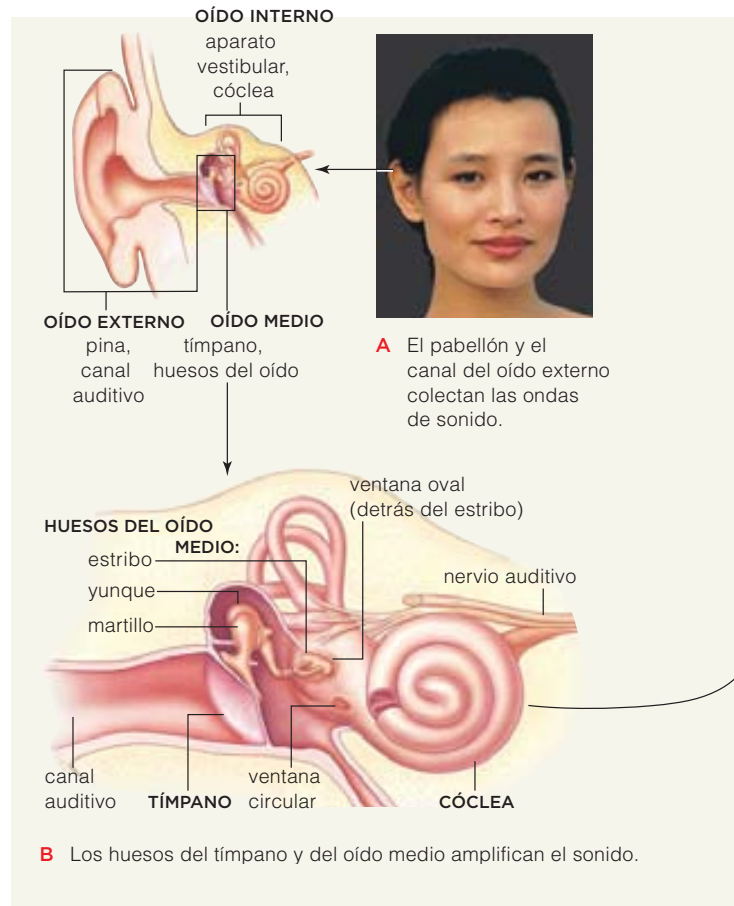


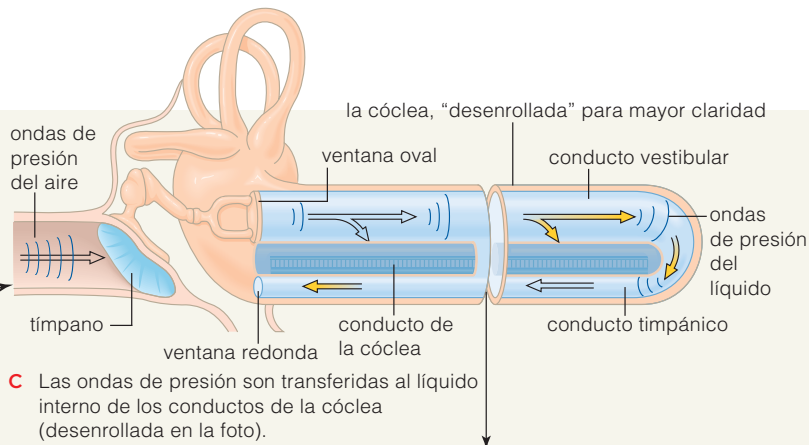
Figura 34.12 Animada Como oyen los humanos.

Recuerda que el **oído interno** tiene un aparato vestibular que funciona con el sentido del equilibrio (sección 34.4). También tiene una **cóclea**, la cual en los humanos es una estructura del tamaño de un chicharo llena de líquido que se asemeja al caparazón en espiral de un caracol (del griego *kokliás* que significa caracol).

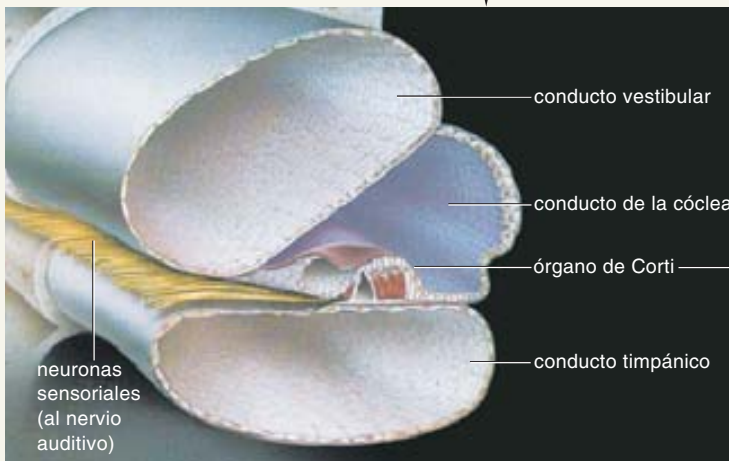
Si pudieras poner la cóclea recta y mirar en su interior, notarías dos compartimentos llenos de líquido (figura 34.12c): un compartimento se dobla en forma de “u”, sus dos brazos se conocen como el ducto vestibular y el ducto timpánico; el otro compartimento, el ducto coclear, se encuentra entre los brazos de la “u”.

Cuando las ondas del sonido hacen que los tres huesecillos del oído medio vibren, el estribo se empuja contra la ventana oval. La ventana oval se arquea hacia el interior, creando una onda de presión líquida. La onda viaja a través del líquido de los ductos timpánico y vestibular, hasta que alcanza la ventana redonda la que, en respuesta, se arquea hacia fuera.

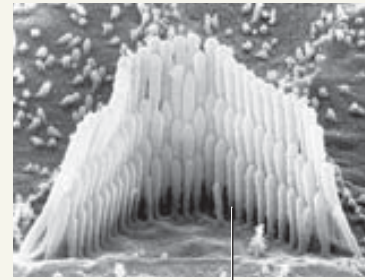
A medida que el líquido se mueve de atrás para adelante entre la ventana circular y la ventana oval, las ondas de



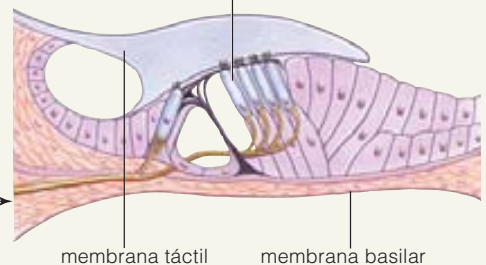
C Las ondas de presión son transferidas al líquido interno de los conductos de la cóclea (desenrollada en la foto).



D Las ondas de presión son detectadas por el órgano de Corti en el conducto de la cóclea.



células ciliadas del órgano de Corti



E Movimiento de la membrana basilar (el piso del conducto coclear) hace que las células ciliadas se flexionen contra el órgano de la membrana táctil de Corti. Esta flexión causa que las células ciliadas se enciendan. Los potenciales de acción viajan a lo largo del nervio auditivo al cerebro.

presión causan que la pared más baja del ducto coclear comience a vibrar hacia arriba y hacia abajo. Dicha pared es la membrana basilar (figura 34.12d,e). Ubicado en la parte superior de la membrana se encuentra el **órgano de Corti**, un órgano acústico con arreglos de células ciliadas. Una célula ciliada es un mecanorreceptor con un mechón de cilios modificados en un extremo. Los cilios se proyectan dentro de una membrana tectorial que los cubre. El movimiento de la membrana basilar empuja los cilios contra la membrana tectorial. Cuando los cilios se doblan, las células ciliadas producen potenciales de acción, los cuales luego viajan a lo largo de un nervio auditivo hacia el cerebro.

El número de las células ciliadas que se encienden y la frecuencia de sus señales informan al cerebro qué tan alto es un sonido. Entre más alto es un sonido, más potenciales de acción fluyen a lo largo del nervio auditivo hasta el cerebro.

El cerebro puede determinar el tono de un sonido mediante la evaluación de la parte de la membrana basilar que más vibra. La membrana basilar no es uniforme en toda su longitud. Es rígida y estrecha cerca de la ventana oval, y más ancha y flexible en las profundidades del espiral. Los sonidos de tonos altos hacen que la parte rígida,

estrecha, y próxima de la membrana basilar vibre más. Los sonidos de bajos tonos producen vibraciones en la parte más ancha y flexible cercana a la punta de la membrana. Entre mayor sea el número de vibraciones más células ciliadas se encienden en esa región.

La pérdida de la capacidad auditiva, puede ocurrir porque las ondas del sonido no llegan al oído interno, como cuando un tímpano se rompe o los huesecillos del oído no se mueven de manera apropiada. También puede ocurrir debido a un daño en el nervio auditivo o por la pérdida de células ciliadas. Algunos antibióticos pueden matar a las células ciliadas. Así como los fluidos fuertes, un nuevo tema que revisaremos en la siguiente sección.

Para repasar en casa

¿Cómo oyen los vertebrados?

■ Los oídos del humano colectan ondas de presión de las proximidades y las convierten en ondas de presión en el líquido interior dentro del oído interno. Las ondas de presión en este líquido estimulan a las células ciliadas, las cuales son receptores auditivos que envían potenciales de acción a lo largo de los nervios auditivos, hacia el cerebro.

34.6 La contaminación acústica

- El ruido excesivo, producto de la actividad humana, es una amenaza para los humanos y los animales.

Como se ha detallado en la introducción de este capítulo, las actividades humanas han convertido a los océanos del mundo en un lugar muy ruidoso. Este ruido altera al mundo sensorial que moviliza a las especies del mundo marino; alterando su comportamiento y poniendo en peligro su salud.

El espacio terrestre no es más silencioso. La intensidad del sonido se puede medir en decibeles. Un aumento de 10 en esta escala significa 10 veces el aumento en la intensidad del ruido. Una conversación normal tiene cerca de 60 decibeles, una licuadora que funciona a alta velocidad produce 90 decibeles y una sierra alrededor de 100 decibeles. La música de un concierto de rock produce cerca de 120 decibeles, igual que el sonido, en su máxima capacidad, escuchado a través de los audífonos de un iPod o un equipo similar.

El ruido por arriba de los 90 decibeles daña las células ciliadas de la cóclea (figura 34.13). Los humanos cuando nacen tienen cerca de 30,000 de estas células, el número disminuye con la edad. La exposición al ruido fuerte acelera la pérdida de las células ciliadas y por lo tanto la capacidad de oír.

En humanos, un ruido ambiental muy fuerte también daña la concentración e interfiere con los patrones del sueño. Aumentan la ansiedad y el riesgo de problemas de hipertensión y otros trastornos cardiovasculares.

Los animales terrestres también son afectados por el aumento en el ruido ambiental. Los sonidos altos pueden asustarlos alejándolos de la comida o de las crías. También los puede distraer haciéndolos vulnerables a los depredadores. En las aves, que dependen bastante de las señales auditivas durante el cortejo, el ruido hecho por el hombre puede interferir con la capacidad de encontrar y asegurar una pareja. Investigadores canadienses recientemente reportaron los efectos causados por los ruidosos compresores para extraer petróleo y gas sobre algunas aves canoras. Las aves, que comparten su hábitat con la ruidosa maquinaria, tienen 15% menos descendencia que aquellas que viven en un hábitat más silencioso, como en ciertos lugares del bosque.

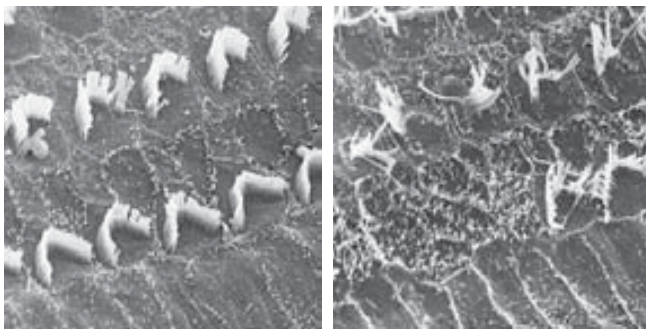


Figura 34.13 Los resultados de un experimento sobre el efecto del sonido intenso ejercido en el oído interno. *Izquierda*, una oreja de cobayo, dos filas de células de cilios que normalmente se proyectan en la membrana táctil en el órgano de Corti. *Derecha*, Las células ciliadas en el interior del mismo órgano después de 24 horas de exposición a niveles de ruido comparables a música extremadamente alta.

34.7 El sentido de la vista

- Muchos organismos son sensibles a la luz, pero únicamente aquellos que poseen ojos de cámara ven una imagen como la ves tú.
- Conexiones con Convergencias morfológicas 19.2, Primates 26.13.

Los requerimientos de la visión

La **visión** es la detección de la luz de tal manera que proporciona una imagen mental de los objetos. Para que la visión funcione adecuadamente son necesarios un par de ojos y un cerebro con la capacidad para interpretar los estímulos visuales. La percepción de la imagen se crea cuando el cerebro integra las señales con las formas, los brillos, las posiciones y el movimiento de los estímulos visuales.

Los **ojos** son órganos sensoriales que contienen fotorreceptores. Las moléculas de pigmento que se encuentran en el interior de los fotorreceptores absorben la energía luminosa. Esta energía es convertida a la energía de excitación de los potenciales de acción que son enviados al cerebro.

Ciertos invertebrados, como las lombrices de tierra, no tienen ojos, pero tienen fotorreceptores que se encuentran dispersos debajo de la epidermis o agrupados en partes de ella. Las lombrices usan la luz como información para orientar el cuerpo, detectar las sombras o ajustar los relojes biológicos; aunque no tienen un verdadero sentido de la vista. Los detalles de la detección visual necesitan de muchos fotorreceptores y muchos de los ojos de los invertebrados no tienen tantos receptores.

La calidad de la imagen formada por un ojo mejora con el **lente (cristalino)**, un cuerpo transparente que desvía los

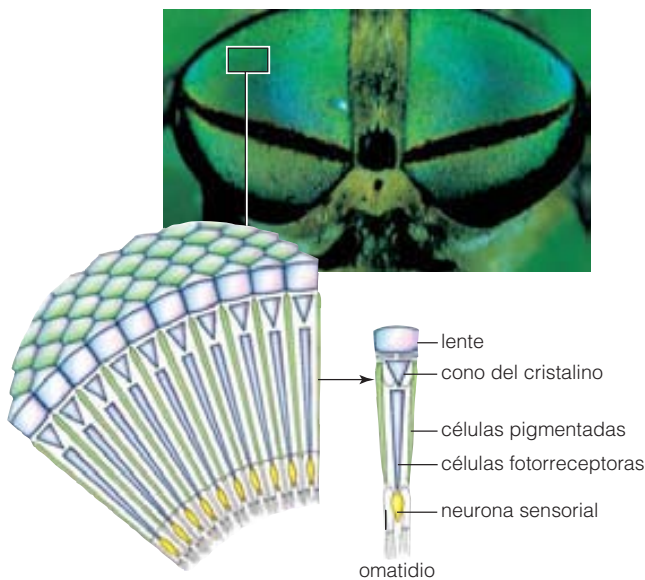


Figura 34.14 El ojo compuesto de una mosca del venado (tábano), con muchas unidades idénticas, densamente empaquetadas, llamadas omatidios. Cada unidad tiene una lente que enfoca la luz en las células fotorreceptoras. Aunque la imagen en mosaico que es producida por este tipo de ojo es borrosa, este ojo es muy bueno para detectar el movimiento.

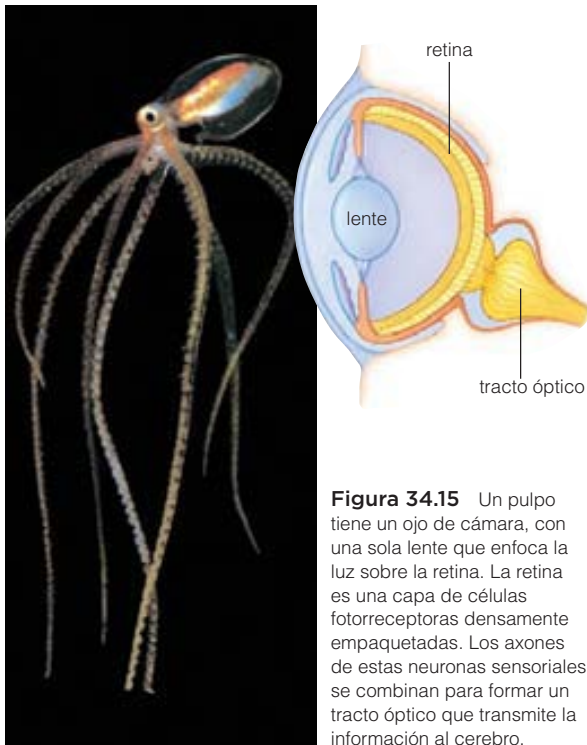


Figura 34.15 Un pulpo tiene un ojo de cámara, con una sola lente que enfoca la luz sobre la retina. La retina es una capa de células fotorreceptoras densamente empaquetadas. Los axones de estas neuronas sensoriales se combinan para formar un tracto óptico que transmite la información al cerebro.

rayos luminosos desde cualquier punto del campo visual de tal manera que converjan en los fotorreceptores. Los rayos de luz se difractan al pasar entre los límites de las sustancias de diferentes densidades.

Los insectos tienen **ojos compuestos** con muchas lentes, cada una constituye una unidad separada conocida como omatidio (figura 34.14). El cerebro construye imágenes basadas en las intensidades de la luz detectadas por las diferentes unidades. Los ojos compuestos no proporcionan la visión más clara, pero son muy sensibles al movimiento.

Los moluscos cefalópodos, como los calamares y los pulpos, tienen los ojos más complejos de los invertebrados (figura 34.15); sus **ojos de cámara** tienen una abertura ajustable que permite que la luz entre a una cámara oscura, el cristalino de cada ojo enfoca la luz incidente en una **retina**, un tejido densamente empaquetado con fotorreceptores. La retina de un ojo de cámara es parecida a la de una película sensible a la luz utilizada en una cámara fotográfica tradicional; las señales de los fotorreceptores en cada ojo viajan a lo largo de uno de los dos tractos ópticos hacia el cerebro, en comparación con los ojos compuestos, los ojos de cámara producen una imagen más definida y detallada.

Los vertebrados también tienen ojos de cámara, se cree que, al ser parientes distantes de los moluscos cefalópodos, los ojos de cámara surgieron evolutivamente de manera independiente en los dos linajes. Éste es un ejemplo de convergencia morfológica (sección 19.2).

Muchos animales tienen los ojos en ambos lados de la cabeza, lo cual maximiza el área visible. Los depredadores,



Figura 34.16 En los búhos, los ojos miran hacia el frente y sus fotorreceptores están concentrados cerca de la parte superior del glóbulo ocular. Estas aves buscan a su presa principalmente mirando hacia abajo. Cuando están en el suelo, deben voltear sus cabezas totalmente hacia abajo para ver lo que está arriba de las mismas.

incluyendo los búhos, tienden a tener los ojos al frente de la cara (figura 34.16). El hecho de tener dos ojos que escudriñen la misma área, proporcionando información traslapada al cerebro, magnifica la profundidad de la percepción. El cerebro puede comparar la información de los dos ojos para determinar la distancia de los objetos.

Los primates tienen una buena percepción de la profundidad. Como fue explicado en la sección 26.13, los primates evolucionaron a partir de un ancestro que tenía los ojos a los lados de su cabeza. Sin embargo, la percepción de la profundidad producida por los ojos que miran de frente, pudo haber sido ventajosa para los primeros primates cuando comenzaron a vivir en las ramas de los árboles.

Para repasar en casa

¿Cómo difieren los sistemas visuales de los animales?

- Algunos animales, como las lombrices de tierra, tienen fotorreceptores que detectan la luz, pero no forman ningún tipo de imagen.
- Otros, incluyendo a los insectos, tienen ojos compuestos, conformados por muchas unidades individuales, cada una con su propio lente produce una imagen de mosaico que es borrosa, pero altamente sensible al movimiento.
- Un ojo de cámara, con una abertura ajustable, un lente o cristalino que enfoca la luz en una retina rica en fotorreceptores, proporciona una imagen ricamente detallada. Los ojos de cámara evolucionaron de manera independiente en los moluscos cefalópodos y en los vertebrados.

34.8 Una mirada profunda al ojo humano

■ El ojo humano es una estructura constituida de múltiples capas con una córnea que difracta la luz, un cristalino que la enfoca y una retina rica en fotorreceptores. El ojo está cubierto por estructuras protectoras.

Anatomía del ojo

Cada globo ocular del humano está ubicado en una cavidad ósea protectora en forma de taza. Los músculos esqueléticos que corren desde la parte de atrás del ojo hasta los huesos de la órbita mueven el globo ocular en distintas direcciones.

Los párpados, las pestañas y las lágrimas ayudan a proteger los delicados tejidos del ojo. El parpadeo periódico es un reflejo que extiende una película de lágrimas sobre la superficie expuesta del globo ocular. Las lágrimas son secretadas por glándulas de los párpados y consisten de agua, lípidos, sales y proteínas. Entre las proteínas están enzimas que degradan la pared de células bacterianas y así ayudan a prevenir infecciones en el ojo.

Una membrana mucosa protectora, la **conjuntiva**, recubre la superficie interna de los párpados y se pliega para cubrir la mayor parte de la superficie externa del ojo. La conjuntivitis, comúnmente llamada ojos rojos, es la inflamación de dicha membrana. Puede ser causada por una infección viral o bacteriana.

El globo ocular es esférico y tiene una estructura formada por tres capas (figura 34.17). La porción frontal de cada ojo está cubierta por una **córnea**, formada por proteínas cristalinas transparentes, el resto de la superficie

del ojo está cubierta de una **escleroides** densa, blanca y fibrosa.

La capa media del ojo incluye la coroides, el iris y el cuerpo ciliar. La **coroides**, rica en vasos sanguíneos, es oscurecida por el pigmento de color marrón llamado melanina. Esta capa oscura evita que se refleje la luz dentro del globo ocular. Adherido a la coroides y suspendido detrás de la córnea, se encuentra un **iris** muscular en forma de dona. Contiene gran cantidad de melanina. El color de tus ojos depende de la cantidad de melanina en tu iris.

La luz penetra los ojos a través de la **pupila**, una abertura en el centro del iris. Los músculos del iris pueden ajustar el diámetro de la pupila en respuesta a las condiciones de luz. La luz brillante causa que el músculo del iris contraiga la pupila. Cuando la luz es tenue, el músculo radial se contrae y la pupila se dilata (se abre).

Un cuerpo ciliar de músculo, fibra y células secretorias se une a la coroides. El cuerpo ciliar mantiene al lente en su propio lugar, justo detrás de la pupila. La lente transparente y ajustable es de apenas un centímetro (1/2 pulgada) de diámetro y se proyecta hacia fuera en ambos lados.

El ojo tiene dos cámaras internas. El cuerpo ciliar produce el líquido que llena la cámara anterior. Este líquido es llamado el humor acuoso y lubrica el iris y la lente. Un cuerpo vítreo gelatinoso llena la cámara más grande detrás de la lente. La capa interna del ojo, la retina, está en la parte posterior a dicha cámara. La retina contiene fotorreceptores que detectan la luz.

La córnea y el cristalino difractan la luz incidente de modo que los rayos convergen en la parte de atrás del ojo,

Pared del globo ocular (tres capas)

Capa externa	<i>Esclera</i> o esclerótica. Protege el globo ocular
	<i>Córnea</i> . Enfoca la luz
Capa media	<i>Pupila</i> . Sirve como entrada para la luz
	<i>Iris</i> . Ajusta el diámetro de la pupila
	<i>Cuerpo ciliar</i> . Sus músculos controlan la forma de la lente; sus fibras finas mantienen a la Lente en su posición.
	<i>Coroides</i> . Sus vasos sanguíneos soportan nutritivamente a las células de la pared; sus pigmentos evitan que la luz se difunda
	<i>Inicio del nervio óptico</i> . Lleva las señales al cerebro
Capa interna	<i>Retina</i> . Absorbe y transduce la energía luminosa

Globo ocular interior

Lente	Enfoca la luz en los fotorreceptores
Humor acuoso	Transmite la luz, mantiene presión del líquido
Humor vítreo	Transmite la luz, da soporte a la lente y al globo ocular.

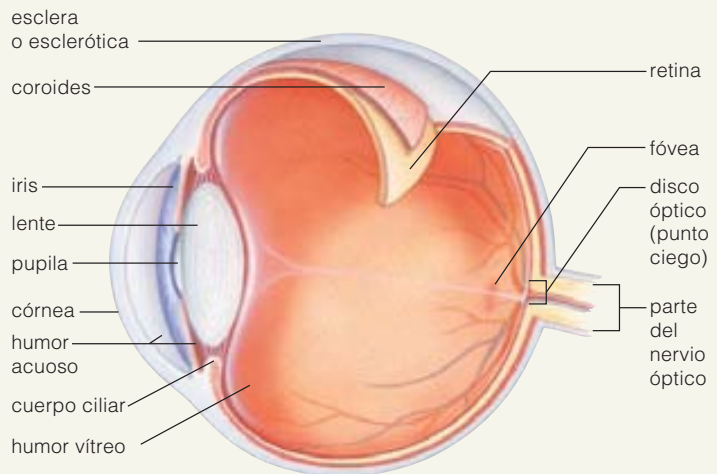
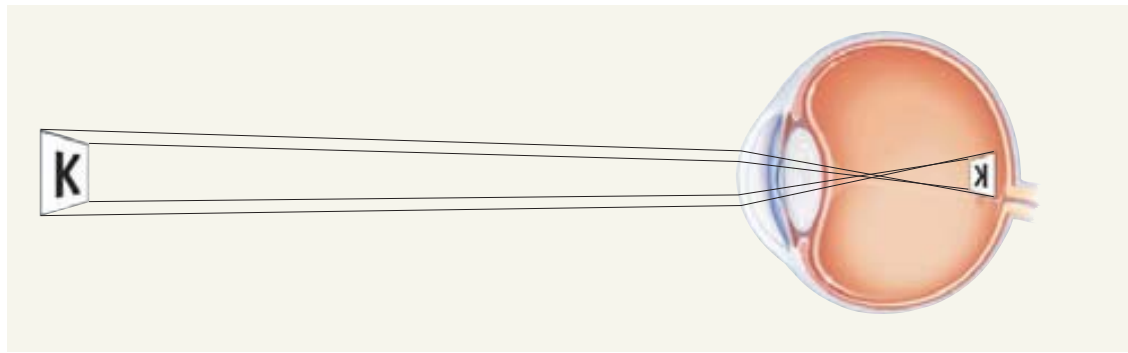


Figura 34.17 Animada Los componentes y la estructura del ojo humano.

Figura 34.18

Animada Patrón de estimulación retinal en el ojo humano. La córnea curva, transparente, cambia la trayectoria de los rayos de luz que entran al ojo. Como consecuencia, los rayos de luz que pegan en la retina producen un patrón “de cabeza” e invertido de izquierda a derecha.



sobre la retina. La imagen formada en la retina está hacia abajo (“de cabeza”) y refleja, como un espejo, el mundo real (figura 34.18). El cerebro hace los ajustes necesarios para que te orientes al ver cierto objeto.

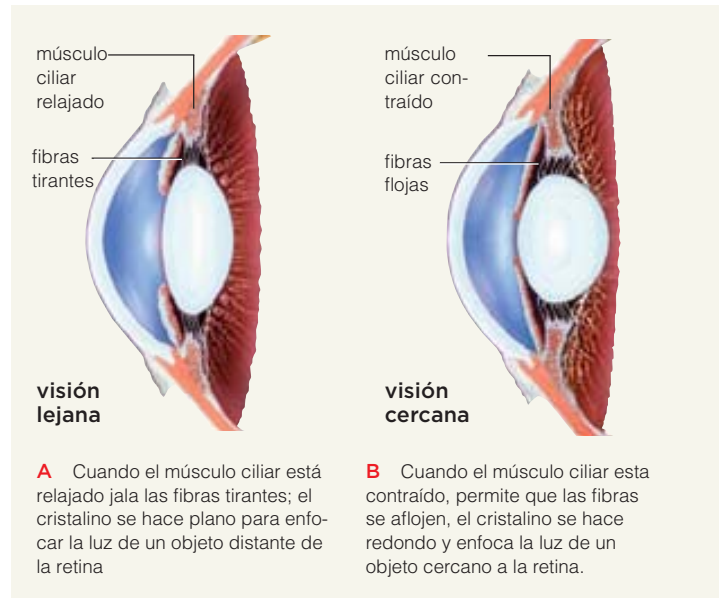
Mecanismos del enfoque

Con el **acomodo visual**, la forma o la posición de una lente se ajusta de tal manera que los rayos de luz que inciden en el ojo se dirigen hacia la retina, ni en frente ni atrás de ella. Sin estos ajustes, solamente los objetos que están a una distancia fija deberían estimular a los fotorreceptores retinales a lograr un patrón enfocado. Los objetos más cercanos o lejanos deberían parecer borrosos.

Los ojos de los peces y los reptiles tienen cristalino que puede ser cambiado hacia atrás o hacia delante, pero su forma es constante. Extendiendo o disminuyendo la distancia entre el cristalino y la retina se logra mantener a la luz enfocada sobre la retina.

En las aves y en los mamíferos, el cristalino es elástico; al jalarlo se cambia la forma. Un **músculo ciliar** en forma de anillo (parte del cuerpo ciliar) que rodea el cristalino, lo une a él mediante fibras cortas. La contracción de este músculo ajusta la forma del lente. Cuando el músculo ciliar se relaja, las fibras se tensan y por lo tanto el cristalino se presiona y aplana (figura 34.19a). Cuando el músculo ciliar se contrae, las fibras unidas al lente se aflojan permitiendo que el índice se extienda y redondee.

La curvatura de la lente determina la cantidad de difracción y la dirección de los rayos de luz, y por lo tanto el lugar en donde caerán dentro del ojo. Un cristalino plano enfocará la luz desde un objeto distante en la retina. Sin embargo, el cristalino debe estar redondeado para enfocar la luz que proviene de los objetos cercanos. Cuando lees un libro, el músculo ciliar se contrae y las fibras que conectan a este músculo con el cristalino se relajan. La baja tensión sobre éste le permite tomar una forma redonda suficiente para enfocar la luz de las páginas hacia tu retina. Al escudriñar en la distancia, el músculo ciliar alrededor del cristalino se relaja, permitiendo que se aplane. La vista continua sobre un objeto cercano, como en la pantalla de una computadora o en un libro, mantiene al músculo contraído. Para reducir el cansancio del ojo, toma descansos y enfoca objetos más distantes.



A Cuando el músculo ciliar está relajado jala las fibras tirantes; el cristalino se hace plano para enfocar la luz de un objeto distante de la retina

B Cuando el músculo ciliar está contraído, permite que las fibras se aflojen, el cristalino se hace redondo y enfoca la luz de un objeto cercano a la retina.

Figura 34.19 Animada Como el ojo varía el enfoque. La lente está rodeada por el músculo ciliar. Las fibras elásticas mantienen unido el músculo a la lente. La forma de la lente se ajusta contrayendo o relajando el músculo ciliar, aumentando o disminuyendo la tensión de las fibras y de este modo cambiando la forma de la lente.

Investiga: Entre más gruesa es una lente, más desvía la luz. ¿Las lentes desvían más luz en la visión a distancia o en la visión cercana?

Respuesta: Visión cercana.

Para repasar en casa

¿Cómo está relacionada la estructura del ojo humano con su función?

- El ojo está constituido de tejidos delicados rodeados por una órbita ósea que es bañada constantemente por lágrimas que combaten infecciones.
- La córnea al frente del ojo desvía los rayos de luz, los cuales penetran al ojo por la pupila. El diámetro de la pupila puede ser regulado dependiendo de la cantidad de luz disponible.
- Detrás de la pupila, la lente enfoca la luz sobre la retina, la capa más interna del ojo, que contiene los fotorreceptores. Las contracciones musculares alteran la forma de la lente para enfocar la luz que proviene de objetos cercanos o lejanos.

34.9 Desde la retina hasta la corteza visual

- El procesamiento de las señales visuales comienza en la retina y continúa a lo largo de la vía hasta llegar al cerebro.
- Conexión con Pigmentos 7.1.

La estructura de la retina

Como se ha explicado en la sección previa, la córnea y la lente difractan los rayos de la luz para que caigan en la retina. La figura 34.20 muestra lo que un médico ve cuando usa un instrumento magnificador con luz para examinar la retina del interior del glóbulo ocular. La **fóvea**, el área de la retina más rica en fotorreceptores, aparece como una mancha rojiza en un área relativamente libre de vasos sanguíneos. En la visión normal, la mayoría de los rayos de luz son enfocados sobre la fóvea. En la foto también podemos apreciar el inicio del nervio óptico.

La retina está constituida por múltiples capas celulares. Dentro de las más próximas a la fuente de luz se encuentran varias capas de interneuronas como las células de la amacrina, las células horizontales y las bipolares (figura 34.21). Éstas participan en el procesamiento de las señales visuales. Los dos tipos de fotorreceptores, bastones y conos, se encuentran en la capa más profunda de la retina, la más cercana a la coroides.

Los **bastones** son fotorreceptores que detectan la luz tenue. En ellos se basa la percepción del movimiento no fino y la visión periférica. Los bastones son los más abundantes fuera de la fóvea. Los **conos** detectan la luz brillante y son la base de la visión aguda y de la percepción del color. La fóvea tiene la mayor densidad de conos.

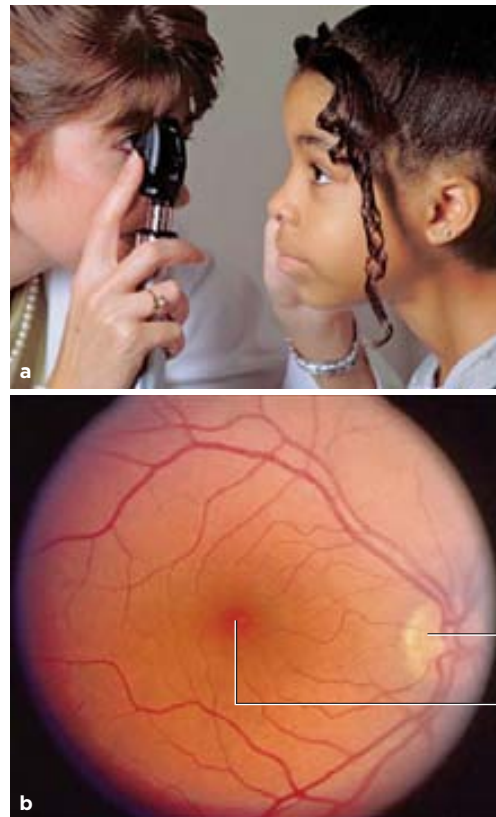


Figura 34.20 (a) Examen de la retina. (b) Vista de la retina que muestra la fóvea y el inicio del nervio óptico.

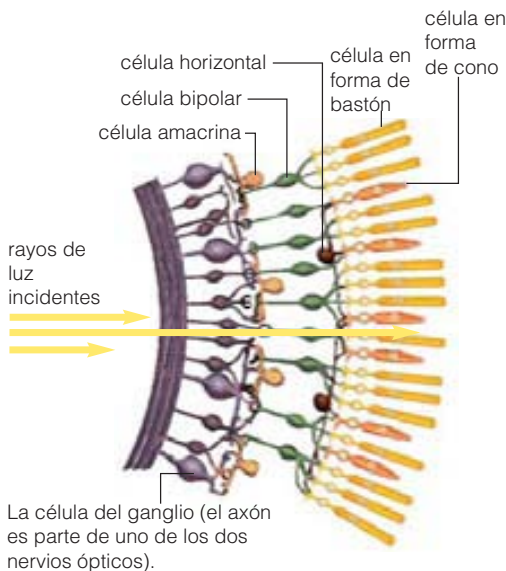


Figura 34.21 Animada La organización de la retina. Los bastones y conos sensibles a la luz se encuentran debajo y envían señales a las interneuronas que participan en el procesamiento visual.

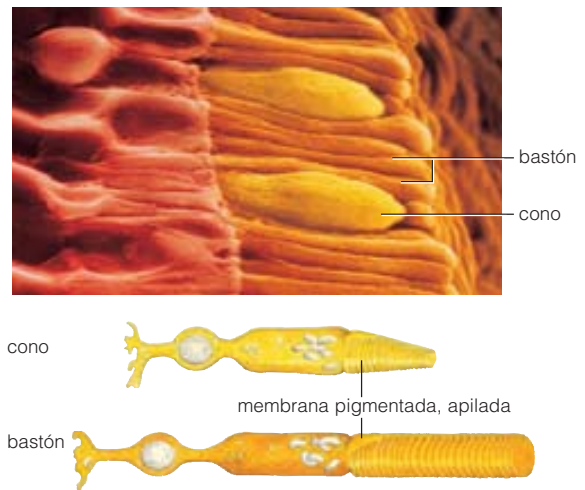
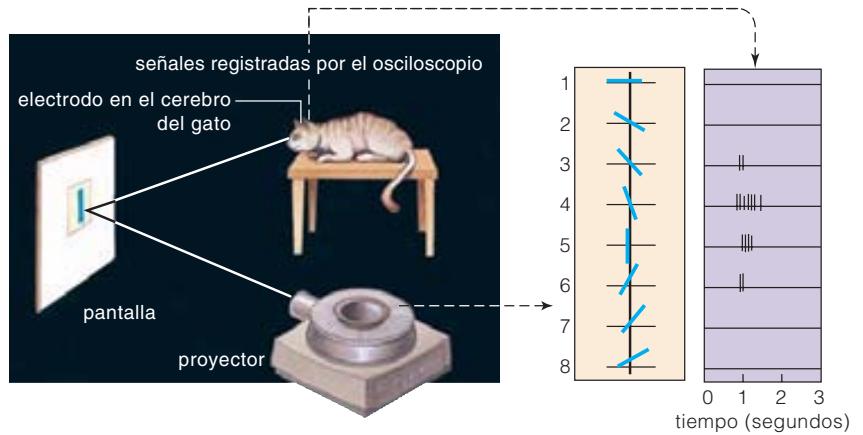


Figura 34.22 Una micrografía del microscopio electrónico de barrido y diagramas de los bastones y conos. Hay tres tipos de conos. Cada uno responde a diferente longitud de onda de la luz.

Figura 34.23 Animada Un experimento de la respuesta de las células de la corteza visual. David Hubel y Torsten Wiesel implantaron un electrodo en el cerebro de un gato. Ellos colocaron el gato en frente de una pantalla sobre la cual eran proyectados diferentes patrones de luz, la barra azul en la figura. Las señales de luz o de sombra que pegaban en parte de la pantalla excitaron o inhibieron las señales enviadas a una sola neurona en la corteza visual. La inclinación de la barra en diferentes ángulos, como se muestra en la caja *café*, produjo cambios en la actividad de la neurona, los cuales se muestran en la caja *púrpura*. Una imagen con una barra vertical produjo la señal más fuerte (*número cinco del esquema*). Cuando la imagen de la barra se inclinó ligeramente, las señales fueron menos frecuentes. Cuando la barra se inclinó más allá de cierto ángulo, no hubieron señales.



Cómo funcionan los fotorreceptores

Apilamientos de discos membranosos rellenan la mayor parte de lo que es el interior de una célula de bastón (figura 34.22). Cada disco membranoso contiene moléculas de rodopsina. La rodopsina consiste de una proteína (opsina) y de un pigmento retinal que absorbe la luz sintetizada a partir de la vitamina A.

Tan pronto como las células de los bastones detectan la oscuridad, producen potenciales de acción y liberan un neurotransmisor inhibitorio en su sinapsis con las células bipolares. La exposición a la luz verde-azul causa que la rodopsina cambie de forma y libere el efecto del neurotransmisor inhibitorio. Al levantarse esta inhibición, las células bipolares están libres para enviar señales a otras interneuronas de la retina. Eventualmente, esta señalización genera potenciales de acción que viajan a lo largo del nervio óptico hacia el cerebro.

Los humanos tienen tres tipos de células del cono, rojas, verdes y azules, cada una con un tipo de opsina ligeramente diferente. Las diferencias en la opsina afectan el tipo de longitud de onda de la luz que absorben los conos. Como ocurre con los bastones, la absorción de fotones por los conos conduce indirectamente a la producción de potenciales de acción en otras células.

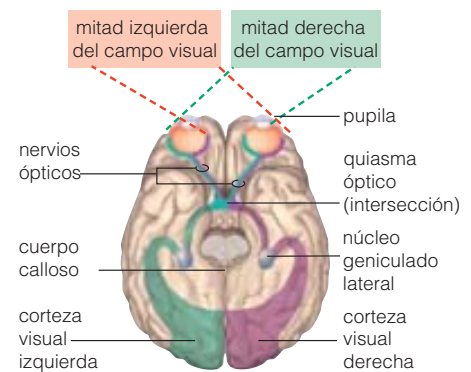
Procesamiento visual

Las interneuronas que conectan a los fotorreceptores reciben, procesan y comienzan a integrar las señales visuales. La información de cientos de bastones y conos convergen en cada célula bipolar. La información también fluye lateralmente entre las células amacrinas y las células horizontales de la retina. Eventualmente, todas las señales convergen en casi un millón de células de ganglios, conocidas como neuronas de salida; sus axones son el comienzo de un nervio óptico.

La región en donde el nervio óptico sale del ojo es conocida como el **punto ciego** debido a que no tiene fotorreceptores. Normalmente no puedes notar tu punto ciego porque los campos visuales de tus ojos se traslapan. La porción del campo visual de un ojo que es perdida por causa del punto ciego, es vista por el otro.

Figura 34.24

Se muestra el flujo de la información desde la retina hacia los centros de procesamiento en el cerebro. Las señales de ambos ojos llegan a los dos hemisferios cerebrales. Las señales de la mitad izquierda del campo visual terminan en la corteza visual del hemisferio derecho. Las señales de la mitad derecha del campo visual terminan en la corteza visual izquierda.



Diferentes neuronas en el interior de la corteza visual del cerebro responden a diferentes patrones visuales. La figura 34.23 muestra un experimento que demostró este mecanismo.

Las señales del campo visual derecho de cada ojo viajan hacia el hemisferio izquierdo. Mientras que las señales del campo visual izquierdo van hacia el hemisferio derecho (figura 34.24). Cada nervio óptico termina en una región del cerebro (el núcleo geniculado lateral) que procesa las señales. A partir de allí, las señales viajan a la corteza visual en donde el proceso de integración final produce las sensaciones visuales.

Para repasar en casa

¿Cómo funciona la retina?

- La capa profunda de la retina, la más cercana a la coroides, contiene fotorreceptores: los bastones que funcionan en luz tenue y los conos que permiten la visión de color agudo.
- Las interneuronas que rodean los fotorreceptores reciben señales de ellos.
- El procesamiento de las señales inicia en el cerebro y termina en la corteza visual.

34.10 Desórdenes visuales

■ Las condiciones genéticas, los cambios relacionados con la edad, el déficit nutricional, y los agentes infecciosos pueden dañar la visión.

■ Conexiones con Herencia ligada a X 12.4, Deficiencia de la vitamina A introducción al capítulo 16, Amibas 22.11, Nematodos 25.11.

Daltonismo Surge cuando varios tipos de conos no se desarrollan o no funcionan adecuadamente. En el caso más común, una persona afectada tiene problemas para distinguir el rojo del verde. Este rasgo recesivo ligado al cromosoma X afecta aproximadamente al 7% de los hombres en Estados Unidos. De la misma manera que otros casos de rasgos ligados al cromosoma X, exhibe una predominancia en los hombres (sección 12.4). Únicamente 0.4% de las mujeres son afectadas.

Falta de enfoque Cerca de 150 millones de estadounidenses tienen desórdenes relacionados con la mala captación de los rayos de la luz. El astigmatismo se debe a que la córnea no se curva de manera pareja, lo que le impide enfocar correctamente a la luz que incide sobre la lente.

La miopía sucede cuando la distancia de la frente a la parte de atrás del ojo es más larga que lo normal o cuando el músculo ciliar se contrae con mucha fuerza. Con cualquier desorden, las imágenes de los objetos distantes se enfocan al frente de la retina en vez de hacerlo sobre ella (figura 34.25a).

En la hipermetropía, la distancia del frente a la parte de atrás del ojo es inusualmente corta o los músculos ciliares son demasiado débiles. En cualquier caso, los rayos de luz de los objetos cercanos se enfocan detrás de la retina (figura 34.25b). También, el cristalino pierde su flexibilidad con la edad de las personas. A esto se debe que la mayoría de la gente con más de 40 años tiene la visión cercana relativamente dañada.

Los anteojos, los lentes de contacto o la cirugía pueden corregir algunos problemas de enfoque. Cerca de 1.5 millones de estadounidenses se someten a cirugía láser (LASIK) cada año. Típicamente, la cirugía LASIK elimina la necesidad de usar lentes durante la mayor parte de las actividades, aunque los adultos mayores continúan requiriendo el uso de anteojos.

Degeneración macular En Estados Unidos se ha estimado que 13 millones de personas tienen degeneración macular relacionada con la edad (AMD). La mácula es la región rica en conos que rodea e incluye a la fovea. La destrucción de los fotorreceptores en la mácula nubla el centro del campo visual más que el de la periferia (figura 34.6b).

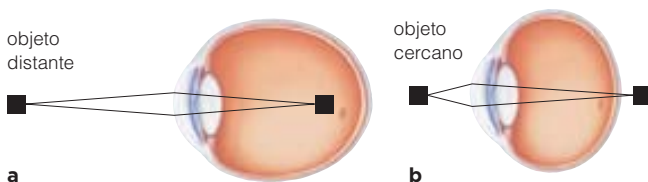


Figura 34.25 Enfocando problemas. (a) En la vista cercana, los rayos de luz de los objetos distantes convergen al frente de la retina. (b) En la vista lejana, los rayos de luz de los objetos cercanos convergen detrás de la retina.

Las mutaciones en ciertos genes, así como fumar, la obesidad y la hipertensión pueden incrementar el riesgo de AMD. Una dieta rica en vegetales protege contra ello. El daño causado por AMD generalmente no puede ser revertido, pero el tratamiento con fármacos y la terapia láser puede retrasar su progreso.

Glaucoma El glaucoma ocurre cuando se acumula demasiado humor acuoso en el globo ocular. El aumento en la presión causada por la acumulación de líquido daña los vasos sanguíneos y las células del ganglio. También puede interferir con la visión periférica y con el procesamiento visual. Aunque nosotros frecuentemente asociamos el glaucoma crónico con la edad avanzada, las condiciones que dan origen a este desorden comienzan a desarrollarse antes de que se presenten los síntomas. Cuando los médicos detectan el aumento en la presión del líquido antes de que el daño sea severo, pueden manejarlo con medicamentos, cirugía o ambas opciones.

Cataratas Una catarata es la presencia de nubosidad sobre el cristalino. Casi siempre se desarrolla lentamente. La nube en el cristalino reduce la cantidad y el enfoque de la luz que llega a la retina. Los síntomas tempranos son una pobre visión de noche y visión borrosa (figura 34.26c). La visión termina después de que el cristalino llega a quedar totalmente opaco. La exposición excesiva a radiaciones ultravioleta, uso de esteroides, y algunas enfermedades como la diabetes pueden promover la aparición y el desarrollo de las cataratas. Un implante artificial puede sustituir un cristalino bastante nublado. Cada año millones de personas en los países en desarrollo son operadas de las cataratas. A nivel mundial cerca de 16 millones de personas en países en desarrollo están actualmente ciegas por causa de las cataratas.

Ceguera nutricional Cada año, casi medio millón de niños de todo el mundo se quedan ciegos debido a la insuficiencia de vitamina A en su dieta. Entre otras cosas, el cuerpo necesita de la vitamina A para elaborar el pigmento de la retina tanto para los bastones como para los conos. En la introducción del capítulo 16 se describieron los esfuerzos para modificar genéticamente el contenido de vitamina A del arroz, como una solución parcial a la falta de vitamina A. Esta vitamina puede obtenerse normalmente con una dieta balanceada que incluya carne, huevos, vegetales amarillos y naranjas.

Agentes infecciosos La bacteria *Chlamydia trachomatis* causa la enfermedad conocida como tracoma. Esta bacteria infecta la conjuntiva, la membrana que recubre los párpados y cubre la escleroides (la parte blanca del ojo). Las infecciones repetidas causan el desgaste de la córnea y conducen a la ceguera. Cerca de 6 millones de personas han quedado ciegas a causa del tracoma en África, Asia, Medio Oriente, América Latina y las islas del Pacífico. Es la causa líder en las cegueras infecciosas.

Los nemátodos (sección 25.11) causan oncocercosis, el segundo tipo más común de ceguera infecciosa. Es también llamada la "ceguera del río" ya que las moscas que la transmiten son comunes en las cercanías de los ríos de África.

Otras enfermedades bacterianas y virales, incluyendo la sífilis, pueden causar ceguera. Asimismo, también ocasionan ceguera las infecciones originadas por ciertas clases de amibas (sección 22.11). Estas amibas han aparecido en ciertos lotes de soluciones para lentes de contacto, como también un hongo que puede dañar el ojo.



a visión normal



b visión con degeneración de la mácula



c visión con cataratas

Figura 34.26 Estas fotografías invitan a comparar la visión normal (a) con la visión de una persona con degeneración de la mácula debida a la edad (b) o a cataratas (c). La degeneración de la mácula oscurece el centro del campo visual. Las cataratas disminuyen la cantidad de luz que llega a la retina y la dispersan de tal manera que vuelven borrosa la imagen.

Resumen

Sección 34.1 Los tipos de receptores sensoriales que un animal tiene determinan los tipos de estímulos que éste puede detectar y a los que puede responder. La estimulación de un receptor sensorial genera potenciales de acción. Los **mecanorreceptores** responden a la energía mecánica como el tacto. Los **receptores del dolor** responden al daño del tejido. Los **termorreceptores** son sensibles a la temperatura. Los **quimiorreceptores** se encienden en respuesta a los químicos disueltos. Los **osmorreceptores** detectan y responde a la concentración del agua. Los **fotorreceptores** responden a la luz.

El cerebro evalúa los potenciales de acción que provienen de los receptores sensoriales y los distribuye a los nervios del cuerpo con base en su frecuencia y la cantidad de axones encendidos en cualquier intervalo dado. La estimulación continua de un receptor podría conducir a una respuesta disminuida (**adaptación sensorial**).

Las **sensaciones somáticas** surgen de los receptores sensoriales localizados en la piel, o cerca de los músculos y de las articulaciones. Las **sensaciones viscerales** provienen de los receptores que se encuentran cerca de los órganos que están en las cavidades del cuerpo. Los receptores para los sentidos especiales, gusto, olfato, oído, equilibrio y visión, están en órganos sensoriales específicos.

- Usa la animación en CengageNOW para ver cómo la intensidad de los estímulos afecta la frecuencia de los potenciales de acción.

Sección 34.2 Las señales de las terminaciones nerviosas libres, los receptores encapsulados y los receptores de estiramiento de la piel, músculos esqueléticos y articulaciones, llegan a la **corteza somatosensorial**. Las interneuronas en esta parte de la corteza cerebral están dispuestas como en un mapa de la superficie del cuerpo.

El **dolor** es la percepción del daño al tejido. En los vertebrados, diversos neuromoduladores intensifican o atenúan las señales del dolor. Con el **dolor diferido**, el cerebro atribuye equivocadamente a la piel, o los músculos, las señales que vienen de un órgano interno.

- Usa la animación en CengageNOW para aprender acerca de los receptores sensoriales en la piel de los humanos y el dolor diferido.

Sección 34.3 Dentro de los sentidos del gusto y del **olfato** se incluyen los quimiorreceptores y las rutas hacia la corteza cerebral y el sistema límbico. En los humanos, los **receptores del gusto** están concentrados en las papilas gustativas de la lengua y en las paredes de la boca. Los **receptores olfatorios** forran ciertos conductos nasales en el humano. Las **feromonas** son señales químicas que actúan como información social entre muchos animales. Un órgano **vomeronasal** en muchos de los vertebrados funciona en la detección de las feromonas.

Sección 34.4 Los **órganos del equilibrio** detectan la gravedad, la aceleración y otras fuerzas que afectan las posiciones del cuerpo y los movimientos. El **aparato vestibular** es un sistema de sacos y canales llenos de líquido en el oído interno. El sentido del equilibrio dinámico surge cuando los movimientos del cuerpo producen cambios en el líquido, lo cual causa que los cilios de las **células ciliadas** se doblen. El equilibrio estático depende de las señales que envían las células ciliadas que se encuentran debajo de una masa pesada y gelatinosa. Un cambio en la posición de la cabeza o una parada súbita cambia la masa, dobla las células ciliadas y hace que éstas se enciendan.

- Usa la animación en CengageNOW para explorar el equilibrio estático y el dinámico.

El sistema sensorial de los animales evolucionó sobre incontables generaciones en un mundo sin actividad humana. Actualmente, hemos alterado dramáticamente el panorama sensorial de muchos animales. El mundo ha llegado a ser muy estruendoso y brillante. Nuestros sistemas de comunicación llenan el aire con ondas de radio. ¿Cómo estos cambios afectan las especies con las cuales compartimos el planeta? ¿Cuánto daño causan estos cambios? Aún no tenemos las respuestas a estas preguntas.

¿Por qué opción votarías?

El ruido excesivo puede dañar a los organismos marinos. ¿Deberíamos regular el máximo nivel de ruido permisible debajo del agua? Visita CengageNOW para ver detalles y votar en línea.



Secciones 34.5, 34.6 La acción de oír es la percepción del sonido, que es una forma de energía mecánica. Las ondas del sonido son ondas de presión. Nosotros percibimos las variaciones en la amplitud de las ondas como una diferencia en la intensidad del sonido. Mientras que las variaciones en la frecuencia de las ondas las percibimos como diferencias en el tono.

El oído de los humanos tiene tres regiones funcionales. La piel, el pabellón de la oreja del **oído externo** (oreja), recoge las ondas del sonido. El **oído medio** contiene el **tímpano** y un grupo de huesecillos que amplifican las ondas del sonido y las transmiten hacia el oído interno. El **oído interno** es en donde las ondas de presión inducen los potenciales de acción dentro de una **cóclea**. Esta estructura espiralada con ductos llenos de líquido contiene a los receptores responsables de oír en su **órgano de Corti**.

Las ondas de presión que viajan a través del líquido del interior de la cóclea doblan a las células ciliadas del órgano de Corti. El cerebro pulsa la intensidad de los sonidos por el número de señales que el sonido induce. También determina el tono del sonido al cual llegan parte de las señales emitidas por la cóclea.

La pérdida del oído podría ser causada por problemas nerviosos, daño a las células ciliadas, o a la falla de las señales que llegan al oído interno. La exposición al sonido estruendoso puede dañar las células ciliadas. El ruido también perturba la salud de los humanos y la conducta de los animales.

■ Usa la animación en CengageNOW para aprender acerca de las propiedades del sonido y del sentido del oído en los humanos.

Sección 34.7 La mayoría de los organismos puede responder a la luz, pero la visión requiere de ojos y de centros en el cerebro capaces de procesar la información visual. Un **ojo** es un órgano sensorial que contiene un arreglo denso de fotorreceptores.

Los insectos poseen un **ojo compuesto**, con muchas unidades individuales. Cada unidad tiene una **lente**, una estructura que desvía los rayos de la luz para que caigan en los fotorreceptores. Al igual que los calamares y los pulpos, los humanos tienen **ojos de cámara**, con una abertura ajustable que permite la entrada de luz, y un único lente que enfoca la luz en una **retina** rica en fotorreceptores.

En los animales con ojos frontales en la cara, el cerebro obtiene información que se traslapa acerca del área visual. Esto permite mayor precisión en la percepción.

Secciones 34.8-34.10 El ojo del humano está protegido por párpados recubiertos por la **conjuntiva**. Esta membrana también cubre la **escleroides**, o lo blanco del ojo. La córnea transparente y curvada al frente del ojo desvía la luz incidente. La luz entra al interior del ojo a través de la **pupila**, una abertura ajustable en el centro del **iris** muscular en forma de dona. La luz que entra al ojo se dirige a la retina. La retina descansa en

una **coroides** pigmentada que absorbe la luz para que no sea reflejada al interior del ojo.

Cuando sucede la **acomodación visual**, el **músculo ciliar** ajusta la forma de la lente para que la luz de un objeto cercano o lejano se dirija hacia los fotorreceptores de la retina. Los humanos tienen dos tipos de fotorreceptores en la retina. Los **bastones** detectan la luz tenue y son importantes en la visión gruesa y la visión periférica. Los **conos** detectan los colores y la luz brillante; proporcionan una imagen aguda. La mayor concentración de conos se encuentra en la porción de la retina llamada **fóvea**. Los bastones y los conos interactúan con otras células de la retina que comienzan a procesar la información visual antes de ser enviada al cerebro. Las señales visuales viajan hacia la corteza cerebral a lo largo de los nervios ópticos. No hay fotorreceptores en el **punto ciego**, el área en donde surgen los nervios ópticos.

Las anomalías en la forma del ojo, en la lente y en las células de la retina, pueden dañar la visión.

■ Usa la animación en CengageNOW para investigar la estructura, la función y la organización del ojo y de la retina.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Un estímulo es una forma específica de energía en el ambiente externo que es detectado por _____.
 - una neurona sensorial
 - una interneurona
 - una neurona motora
 - todas las anteriores
- _____ es definida como una disminución en la respuesta a un estímulo continuo.
 - Percepción
 - Acomodación visual
 - Adaptaciones sensoriales
 - Sensación somática
- ¿Qué es una sensación somática?
 - gusto
 - olfato
 - tacto
 - oído
 - Todas hasta la c
 - todas las anteriores
- Los quimiorreceptores funcionan en el sentido de _____.
 - gusto
 - olfato
 - tacto
 - oído
 - ambas a y b
 - todas las anteriores
- En la _____, las interneuronas están organizadas como mapas que corresponden a diferentes partes de la superficie del cuerpo.
 - corteza somatosensorial
 - retina
 - membrana basilar
 - todas las anteriores
- Los mecanorreceptores en _____ envían señales al cerebro acerca de la posición del cuerpo relativa a la gravedad.
 - ojos
 - oídos
 - lengua
 - nariz
- El oído medio funcional en _____.
 - la detección de cambios en la posición del cuerpo
 - la amplificación y transmisión de ondas sonoras
 - la clasificación de las ondas sonoras en base a su frecuencia

Ejercicio de análisis de datos

La exposición frecuente al ruido de un tono particular puede causar la pérdida de las células ciliadas en la parte espiral de la cóclea que responde a ese tono. Muchos obreros están en riesgo de perder el oído por esa frecuencia específica. El tomar precauciones como usar tapones para los oídos que reduzcan la exposición al sonido es importante. La pérdida de la capacidad auditiva provocada por el ruido puede prevenirse, pero una vez que ha ocurrido, es irreversible. Las células ciliares muertas o dañadas no son reemplazadas.

La figura 34.27 muestra el umbral de los niveles de decibelios a los cuales los sonidos de diferentes frecuencias pueden ser detectados por un carpintero de 25 años, un carpintero de 50 años y una persona de 50 años que nunca ha sido expuesta al ruido de una fábrica. Las frecuencias de sonido se dan en hertz (ciclos por segundo). Entre más ciclos por segundo, mayor es el tono.

1. ¿Cuál frecuencia de sonido fue más fácilmente detectada por los tres?
2. ¿Qué tan alto tuvo que ser un sonido de 1,000 hertz para que el carpintero de 50 años de edad lo detectara?
3. ¿Quién de estas tres personas tuvo el mejor oído en el rango de 4,000 a 6,000 hertz? ¿Quién fue el peor?
4. Basado en estos datos, ¿concluirías que la declinación de la capacidad auditiva en el carpintero de 50 años de edad fue causada por la edad o por la exposición al ruido relacionada a su trabajo?

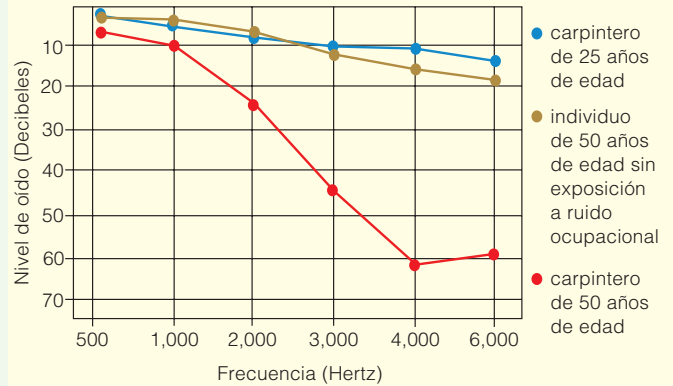
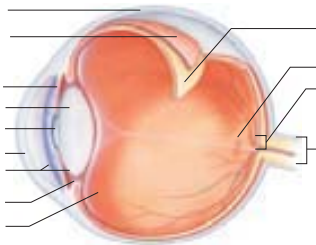


Figura 34.27 Los efectos de la edad y la exposición al ruido ocupacional. La gráfica muestra el umbral de las capacidades auditivas (en decibelios) para sonidos de diferentes frecuencias (dadas en Hertz) de un carpintero de 25 años de edad (azul), de uno de 50 años (rojo) y de una persona de 50 años que nunca estuvo expuesta a ningún tipo de ruido en su trabajo (café).

8. El órgano de Corti responde a _____.
a. el sonido b. la luz c. el calor d. las feromonas
9. La visión del color comienza con señales que vienen de _____.
a. bastones b. conos c. células ciliadas d. el punto ciego
10. Cuando ves un objeto cercano, tu lente se hace _____.
a. más redonda c. más aplanada
b. más nublada d. más transparente
11. La luz muy intensa causa que _____ se contraiga.
a. la lente b. la pupila c. la fovea d. el punto ciego
12. Señala las partes del ojo humano en el siguiente diagrama:



13. Relaciona cada estructura con su descripción.

- | | |
|-------------------------------|--|
| _____ fovea | a. vibraciones sensitivas |
| _____ cóclea | b. funciones de equilibrio |
| _____ lente | c. tipo de célula fotorreceptora |
| _____ célula ciliada | d. posee la mayoría de los conos |
| _____ papila gustativa | e. contiene quimiorreceptores |
| _____ aparato vestibular | f. enfoca los rayos luminosos |
| _____ terminal nerviosa libre | g. clasifica las ondas del sonido |
| | h. ayuda al cerebro a interpretar las señales de calor, presión, dolor |

■ Visita [CengageNOW](https://www.cengage.com) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. A Laura le encanta comer brócoli y coles de bruselas, pero Leonel no las puede ni ver. Los dos tienen los mismos cinco tipos de receptores del gusto. ¿Por qué sucede esto? ¿Es porque Leonel es un melindroso? Quizás no. La cantidad y la distribución de los receptores que responden a las sustancias amargas varía entre los diferentes individuos de una población, y los estudios indican que algunas de estas variaciones son hereditarias.

Para las personas que poseen mayor número de receptores de sustancias amargas muchas de las frutas y verduras son bastante desagradables. Estos supercatadores constituyen algo así como el 25% de la población en general. Estas personas tienden a ser más esbeltas que el promedio pero muy probablemente desarrollan más pólipos en el colon y tienen el riesgo de contraer cáncer de colon. ¿Qué tanto las papilas gustativas de Leonel le causaran un mayor riesgo de contraer cáncer de colon?

2. ¿Los órganos del equilibrio dinámico, el estático o de ambos, son activados durante el viaje por una montaña rusa?

3. La intensidad del campo magnético de la Tierra y su ángulo relativo a la superficie varían con la latitud. Diversas especies detectan estas diferencias y las usan como pistas para evaluar su posición y la dirección de su movimiento. Experimentos sobre la conducta han demostrado que las tortugas marinas, las salamandras, y las langostas espinosas usan la información del campo magnético de la tierra durante sus migraciones. Las ballenas y algunos roedores de madriguera también parecen tener un sentido magnético. En el caso de los humanos la evidencia es contradictoria. Sugiere un experimento para probar si los humanos pueden detectar un campo magnético.

4. Después de la lesión en una pierna, el dolor hace que una persona evite recargarse demasiado sobre la pierna afectada. En un caso similar, un insecto no muestra esta respuesta de protección y no producen químicos que le alivien el dolor. ¿Sería ésta, evidencia suficiente para concluir que los insectos no tienen sentido del dolor?

Control endocrino

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Hormonas en el equilibrio

La atrazina ha sido ampliamente utilizada como un herbicida por más de 40 años. Cada año en Estados Unidos, cerca de 34 millones de kilogramos (76 millones de libras) de cultivos de maíz son asperjados con el fin de eliminar las malezas. Sin embargo, las moléculas de atrazina, penetran el suelo y al agua y tardan un año en degradarse; mientras tanto permanecen en charcas, drenes y en el subsuelo y son arrastradas por el agua de la lluvia. ¿Tiene malos efectos la atrazina? Tyrone Hayes, biólogo de la Universidad de California piensa que sí. Sus datos sugieren que la atrazina interrumpe el sistema endocrino ya que es un compuesto sintético que altera la acción de las hormonas naturales, y afecta la salud y el desarrollo (figura 35.1).

Hayes estudió los efectos de la atrazina en las ranas de garras africanas (*Xenopus laevis*) y en las ranas leopardo (*Rana pipiens*). Encontró que la exposición de los renacuajos machos a la atrazina en el laboratorio, causó que algunos desarrollaran tanto el órgano reproductivo femenino como el masculino.

¿Tiene la atrazina efectos similares en el campo? Para descubrirlo, Hayes colectó ranas leopardo de las charcas y diques del oeste medio de Estados Unidos. Las ranas macho de cada charca contaminada tuvieron órganos sexuales anormales. En la charca con la mayor concentración de atrazina, el 92% de los machos tuvieron desarrollo de tejido de ovario.

Otros científicos también han reportado que la atrazina causa o contribuye a las deformidades en las ranas. La Agencia para la Protección Ambiental consideró que los datos eran intrigantes. Entre otras tareas, esta agencia regula las aplicaciones de qui-

micos en la agricultura, y dispuso que se realizaran más estudios sobre los efectos de la atrazina en los anfibios; mientras tanto, sugirió a los campesinos que minimizaran el escurrimiento de la atrazina de sus campos de cultivo.

Muchas sustancias que interfieren con la acción de las hormonas se infiltran en los hábitats acuáticos. Por ejemplo, los estrógenos en las píldoras para el control natal son excretadas en la orina y no pueden removerse por tratamientos estándar de aguas residuales. En los arroyos o ríos, el agua contaminada con estrógenos causa que los peces macho desarrollen características femeninas.

Un exceso de químicos análogos a los estrógenos podría disminuir la cantidad de esperma. El estrógeno es una hormona sexual. Tanto hombres como mujeres producen esta hormona y tienen receptores para ella, aunque las hembras producen mayor cantidad. En los machos el estrógeno se ancla a los receptores de sus células blanco en los órganos reproductivos y ayuda a que el esperma madure. Los químicos sintéticos como la Kepona y el DDT se ligan a los receptores de estrógenos, bloqueando la acción de éstos y su función en la maduración del esperma. El uso de ambos químicos actualmente está prohibido en Estados Unidos.

Este capítulo se enfoca en las hormonas, sus fuentes, objetivos, efectos e interacciones. Todos los vertebrados tienen glándulas y sistemas secretores de hormonas similares. Mantén este dato en mente cuando pienses acerca de los disruptores endocrinos. Lo que aprendas en este capítulo te ayudará a evaluar los costos y los beneficios de los químicos sintéticos que afectan la acción de las hormonas.



¡Mira el video! **Figura 35.1** Los costos y beneficios de la aplicación de los herbicidas. A la *izquierda*, la atrazina puede mantener los campos de maíz libres de malezas; no se necesita la limpieza constante que causa la erosión del suelo. Tyrone Hayes (*derecha*) sospecha que los químicos interfieren con las señales hormonales de los anfibios.

Conceptos básicos



Mecanismos de señalización

Las hormonas y otras moléculas de señalización, funcionan en la comunicación entre las células del cuerpo. Una hormona viaja a través de la sangre y actúa en cualquier célula que tenga receptores para ella. El receptor podría estar en una célula blanco, en su superficie o en el interior. [Secciones 35.1, 35.2](#)



Un centro maestro de integración

En los vertebrados, el hipotálamo y la glándula pituitaria están conectados estructural y funcionalmente. En conjunto, coordinan actividades de muchas otras glándulas. Las hormonas pituitarias afectan el crecimiento, las funciones reproductivas y la composición del fluido extracelular. [Secciones 35.3, 35.4](#)



Otras fuentes hormonales

Mecanismos de retroalimentación negativa hacia el hipotálamo y la glándula pituitaria controlan las secreciones de muchas glándulas. Las señales del sistema nervioso y las concentraciones de solutos internos también influyen la secreción hormonal. [Secciones 35.5-35.12](#)



Hormonas de invertebrados

Las hormonas controlan el proceso de la muda (ecdísis) y otros eventos en el ciclo de vida de los invertebrados. Las hormonas de los vertebrados y sus receptores evolucionaron a partir de linajes de invertebrados. [Sección 35.13.](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Este capítulo continúa la historia de la señalización celular que comenzó en la sección 27.6. Verás muchos ejemplos sobre los mecanismos de retroalimentación (27.3). También revisaremos las uniones gap (32.1) y el epitelio glandular (32.2).
- El conocer las propiedades de los esteroides (3.4), de las proteínas (3.5) y de la función de la membrana plasmática (5.4) te ayudará a entender de qué manera los diferentes tipos de hormonas interactúan con las células.
- El sistema nervioso y endocrino trabajan juntos. Volverás a ver los potenciales de acción (33.3), la sinapsis (33.5), las neuronas (33.8), la anatomía del cerebro (33.10) y el procesamiento visual (34.9).
- Verás cómo las hormonas afectan el metabolismo de la glucosa (8.7), la formación de los gametos (10.5) y la muda (25.11).
- Los conceptos genéticos relevantes a este capítulo comprenden la duplicación de genes (12.5), la expresión de los genes (14.1), la función de los promotores (14.2), los intrones (14.3) y las técnicas de ingeniería genética (16.6).

¿Por qué opción votarías? Algunos químicos ampliamente usados en la agricultura podrían perturbar la acción de las hormonas en diferentes especies. ¿Deberían ser eliminados del mercado los químicos potencialmente dañinos mientras los científicos los investigan? Visita CengageNOW para ver detalles y votar en línea. Sólo disponible en inglés.

- Las células animales se comunican entre sí por medio de una variedad de señales químicas de corto y de largo alcance.
- Conexiones con Las uniones gap 32.1, Epitelio glandular 32.2, Sinapsis 33.5.

Señalización intercelular en los animales

En todos los animales, las células se comunican entre sí de manera constante a través de señales que emiten en respuesta a cambios en los ambientes interno y externo. La recepción de estas señales puede inducir la actividad metabólica de las células, la división celular o la expresión genética.

Las uniones gap facilitan el movimiento de las señales entre citoplasmas de células adyacentes de manera directa (sección 32.1) Otro tipo de comunicación célula-célula involucra moléculas de señalización que son secretadas al líquido intersticial (el líquido entre células). Estas moléculas ejercen efectos solamente cuando se ligan a un receptor que está en la superficie o dentro de otra célula. Nos referimos a una célula que tiene receptores que se ligan y responden a una molécula señalizadora específica, como el “blanco” de esa molécula.

Algunas moléculas señal secretadas se difunden a una distancia corta, a través del líquido intersticial y se ligan a las células cercanas. Por ejemplo, las neuronas secretan **neurotransmisores** en el espacio sináptico que las separa de una célula blanco. El neurotransmisor se difunde a una distancia corta a través del espacio sináptico y se liga inmediatamente a su célula blanco (sección 33.5).

Las neuronas son las únicas que secretan los neurotransmisores, pero muchas células secretan **moléculas de señalización local**, es decir, afectan únicamente a las células vecinas. Las prostaglandinas son un tipo de señal local. Cuando son liberadas por células dañadas, activan los receptores del dolor y aumentan el flujo sanguíneo local. El incremento en el flujo sanguíneo envía más proteínas que actúan contra la infección y más glóbulos blancos, a la región que está siendo dañada.

Las **hormonas animales** son moléculas de comunicación de largo alcance. Después de ser secretadas en el líquido intersticial, entran a los capilares y se distribuyen a todo el cuerpo. En comparación con los neurotransmisores o las moléculas de señalización local, las hormonas son de acción más prolongada, viajan a mayor distancia y ejercen sus efectos en un mayor número de células.

Algunos animales producen señales de comunicación intercelular llamadas **feromonas**, que se difunden a través del agua o del viento y se ligan a células blanco en otros individuos. Las feromonas ayudan a integrar señales de comportamiento social. Las discutiremos en el capítulo 44, en el contexto de la conducta social. El resto de este capítulo, lo enfocaremos sobre las hormonas.

Revisión general del sistema endocrino

La palabra “hormona” data desde los años 1900. Los fisiólogos W. Bayliss y E. Starling estaban tratando de determinar qué era lo que disparaba la secreción de los jugos pancreá-

ticos cuando el alimento viajaba a través del intestino de un perro. Como ellos ya sabían, los ácidos se mezclan con el alimento en el estómago. Al llegar la mezcla ácida al intestino delgado, se inducen las secreciones pancreáticas que reducen la acidez. ¿Era el sistema nervioso el que iniciaba esta respuesta pancreática, o era algún otro mecanismo de señalización el que entraba en función?

Para encontrar la respuesta, Bayliss y Starling bloquearon los nervios, pero no los vasos sanguíneos, que van hacia el intestino delgado de un animal de laboratorio. El páncreas aún respondía cuando el alimento ácido del estómago entraba al intestino delgado. El páncreas también respondió a extractos de células de la pared del intestino, el cual es un epitelio glandular (sección 32.2). Aparentemente, alguna sustancia producida por células glandulares enviaba señales al páncreas para que éste comenzara las secreciones.

Esta sustancia ahora se conoce como secretina. La identificación de su modo de acción apoyaba la hipótesis propuesta desde siglos atrás. La sangre transporta las secreciones internas que inducen las actividades de los órganos del cuerpo.

Starling acuñó el término “hormona” para las secreciones glandulares (del griego *hormon* que significa poner en movimiento). Más tarde, los investigadores identificaron muchas otras hormonas, así como sus lugares de origen. Las glándulas y otras fuentes hormonales se conocen colectivamente como el **sistema endocrino**. La figura 35.2 reseña las principales fuentes de hormonas en el sistema endocrino del humano.

Interacciones del sistema nervioso y el endocrino

Los sistemas nervioso y endocrino están estrechamente ligados. Tanto las neuronas como las células endocrinas se derivan de la capa ectodérmica del embrión. Ambas responden al hipotálamo, un comando central localizado en el prosencéfalo (sección 33.10). La mayoría de los órganos reciben y responden, tanto a señales del sistema nervioso como a las hormonas.

Las hormonas inducen el desarrollo del cerebro, antes y después de nacer. Las hormonas también pueden afectar los procesos nerviosos como los ciclos de sueño/vigilia, las emociones, el humor y la memoria. Contrariamente, el sistema nervioso afecta la secreción hormonal. Por ejemplo, en una situación de estrés, las señales del sistema nervioso inducen un aumento en la secreción de algunas hormonas y disminuyen la secreción de otras.

Para repasar en casa

¿Cómo se comunican las células del cuerpo animal entre sí?

- Las células animales se comunican a través de uniones gap y liberan moléculas que se ligan a receptores que se encuentran en el interior o en la membrana de otras células.
- Los neurotransmisores y las moléculas de señalización local se dispersan por difusión y afectan únicamente a las células más cercanas. Las hormonas entran al torrente sanguíneo y son distribuidas a todo el cuerpo, de tal manera que ellas tienen un efecto más amplio.

acercamiento
del hipotálamo
y la pituitaria



Hipotálamo

Sintetiza y secreta hormonas liberadoras e inhibidoras, que actúan en el lóbulo anterior de la pituitaria.

También sintetiza la hormona antidiurética y la oxitocina, las cuales son almacenadas en y por el lóbulo posterior de la pituitaria.

Glándula pituitaria

El lóbulo anterior elabora y secreta la ACTH, TSH, LH, FSH (estimula la secreción en otras glándulas endocrinas), prolactina (actúa en las glándulas mamarias) y la hormona del crecimiento (afecta el crecimiento general).

El lóbulo posterior secreta la hormona antidiurética (actúa en los riñones) y la oxitocina (actúa en el útero y en las glándulas mamarias). Ambas son sintetizadas en el hipotálamo.

Glándulas adrenales (un par)

La corteza adrenal hace y secreta el cortisol (afecta el metabolismo, la respuesta inmune), la aldosterona (actúa en los riñones) y pequeñas cantidades de hormonas sexuales.

La médula adrenal hace y secreta la norepinefrina y la epinefrina, las cuales preparan al cuerpo para situaciones de emoción o de peligro.

Ovarios (un par de gónadas femeninas)

Elaboran y secretan la progesterona y los estrógenos (afectan los órganos sexuales primarios e influyen en los caracteres sexuales secundarios).

Testículos (un par de gónadas masculinas)

Hacen y secretan la testosterona y otros andrógenos (afectan los órganos sexuales primarios e influyen en los caracteres sexuales secundarios).

Glándula pineal

Sintetiza y secreta la melatonina (afecta los ciclos de sueño/vigilia, el establecimiento de la pubertad).

Glándula tiroides

Hace y secreta la hormona tiroides (efectos sobre el metabolismo y el desarrollo) y calcitonina (baja el calcio en la sangre).

Glándulas paratiroides (cuatro)

Elaboran y secretan la hormona paratiroides (eleva el nivel de calcio en la sangre).

Glándula del timo

Hace y secreta las timosinas (actúan en la maduración de las células T, un tipo de glóbulos blancos).

Páncreas

Sintetiza y secreta la insulina (baja el nivel de glucosa en sangre) y el glucagón (eleva el nivel de glucosa en sangre).

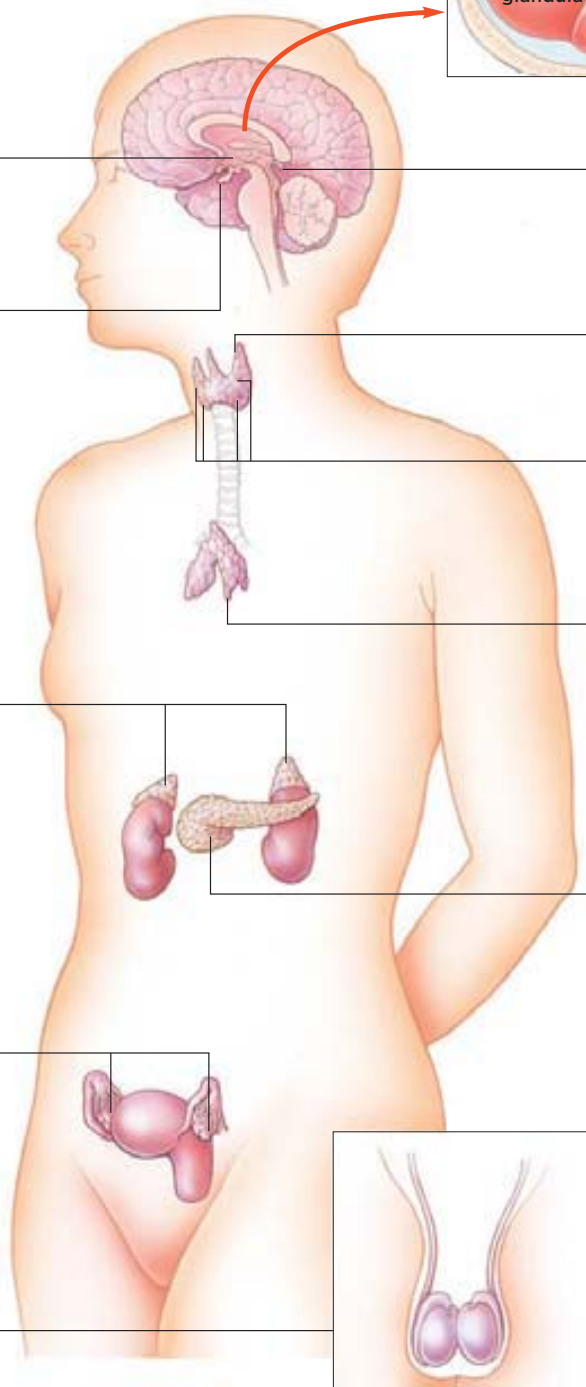


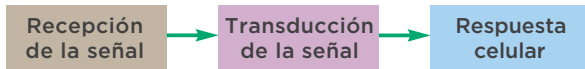
Figura 35.2 Animada Los componentes principales del sistema endocrino y los efectos de sus secreciones. Las células que secretan hormonas también están presentes en el epitelio glandular del estómago, intestino delgado, hígado, corazón, riñones, tejido adiposo, piel, placenta y otros órganos.

35.2 La naturaleza de la acción hormonal

- Para que una hormona desarrolle su efecto, debe ligarse a receptores que se encuentran en la superficie o en el interior de una célula blanco.
- Conexiones con Esteroides 3.4, Proteínas 3.5, Membranas celulares 5.4, Determinación sexual 12.1, Promotores 14.2, Señalización celular 27.6.

De la recepción de la señal a la respuesta

La comunicación celular incluye tres pasos (sección 27.6). Una señal activa un receptor en una célula blanco, la señal es transducida (cambiada a la forma que afecta el comportamiento de la célula blanco) y la célula elabora una respuesta:



Las enzimas elaboran hormonas a partir de una variedad de fuentes. Las hormonas esteroides son derivadas del colesterol. Las hormonas aminas son aminoácidos modificados. Las hormonas peptídicas son cadenas cortas de aminoácidos; las hormonas proteicas son cadenas más largas. La tabla 35.1 enlista algunos ejemplos de cada tipo.

Las hormonas inician las respuestas en diferentes maneras. En todos los casos, el ligamiento a un receptor es reversible y el efecto de la hormona declina con el tiempo. La declinación ocurre conforme el cuerpo degrada la hormona de tal forma que ya no pueda ligarse a los receptores e inducir una respuesta.

Receptores intracelulares Las hormonas esteroides están compuestas de colesterol y, al igual que otros lípidos, se difunden fácilmente a través de la membrana plasmática. Una vez dentro de la célula, los esteroides se ligan a un receptor para formar un complejo hormona-receptor en el citoplasma o en el núcleo. Usualmente este complejo hormona-receptor se une y activa un promotor (sección 14.2). La activación del promotor permite la unión de la ARN polimerasa, la cual transcribe un gen o genes adyacentes. La transcripción y la traducción producen una proteína, que puede ser una enzima, que efectúa la respuesta de la célula blanco al recibir la señal. La figura 35.3a es una sencilla ilustración de este tipo de acción esteroide.

Tabla 35.1 Categorías y ejemplos de hormonas

Esteroides	Testosterona y otros andrógenos, estrógenos, progesterona, aldosterona, cortisona
Aminas	Melatonina, epinefrina, hormona tiroidea
Péptidos	Glucagon, oxitocina, hormona antidiurética, calcitonina, hormona paratiroidea
Proteínas	Hormona del crecimiento, insulina, prolactina, hormona foliculo estimulante, hormona luteinizante

Receptores en la membrana plasmática La mayoría de las hormonas amino, y todas las hormonas peptídicas y protéicas, son muy grandes y polares como para difundirse a través de la membrana plasmática. Éstas se ligan a los receptores que atraviesan toda la membrana plasmática de la célula blanco. Frecuentemente, este ligamiento activa una enzima que convierte ATP a AMPc (adenosin monofosfato cíclico). El AMP cíclico funciona como un segundo mensajero: una molécula que se forma dentro de la célula como una respuesta a una señal externa y afecta la actividad celular.

Por ejemplo, cuando hay demasiada glucosa en la sangre, ciertas células del páncreas secretan la hormona peptídica glucagon. Cuando el glucagon se liga a los receptores en la membrana plasmática de las células blanco, causa la formación de AMP cíclico en su interior (figura 35.3b). El AMPc activa una enzima que a su vez activa diferentes enzimas poniendo en movimiento una cascada de reacciones. La última de las enzimas que es activada cataliza la degradación del glucógeno a glucosa y, por lo tanto, se eleva el nivel de glucosa en la sangre.

Algunas células tienen receptores para las hormonas esteroides en su membrana plasmática. La unión de las hormonas esteroides a su receptor no influye sobre la expresión genética. En vez de ello, dispara una respuesta más rápida por la vía de un segundo mensajero o afectando a la membrana. Por ejemplo, cuando el esteroide aldosterona se liga a los receptores en la superficie de las células del riñón, la membrana de estas células llega a ser más permeable a los iones sodio.

Función receptora y diversidad

Una célula puede responder a una hormona para la cual tiene receptores apropiados y funcionales. Todos los receptores de hormonas son proteínas y las mutaciones en los genes de estas proteínas pueden hacerlas menos eficientes o no funcionales. En este caso, incluso aunque la hormona se acople a un receptor mutado que está presente en cantidades normales, la hormona tendrá menos o ningún efecto.

Por ejemplo, normalmente los genitales masculinos no se formarán en un embrión XY sin testosterona, una de las hormonas esteroides (sección 12.1). Los individuos XY, que tienen el síndrome de insensibilidad a andrógenos, secretan testosterona pero una mutación ha alterado sus receptores. Sin receptores funcionales pareciera que la testosterona no estuviera presente. Como consecuencia, el embrión forma testículos, pero no descienden al escroto y los genitales parecen femeninos. Estos individuos llegan a ser criados como mujeres, lo que es discutido con más detalle en el capítulo 42.

Las variaciones en la estructura de los receptores también afectan las respuestas a las hormonas. Diferentes tejidos frecuentemente tienen receptores protéicos que responden en diferentes vías a la unión de la misma hormona. Por ejemplo, en el capítulo 41, aprenderás cómo la ADH (hormona antidiurética) del lóbulo posterior de la glándula pituitaria actúa sobre las células del riñón y les ayuda a mantener las concentraciones de solutos en el ambiente

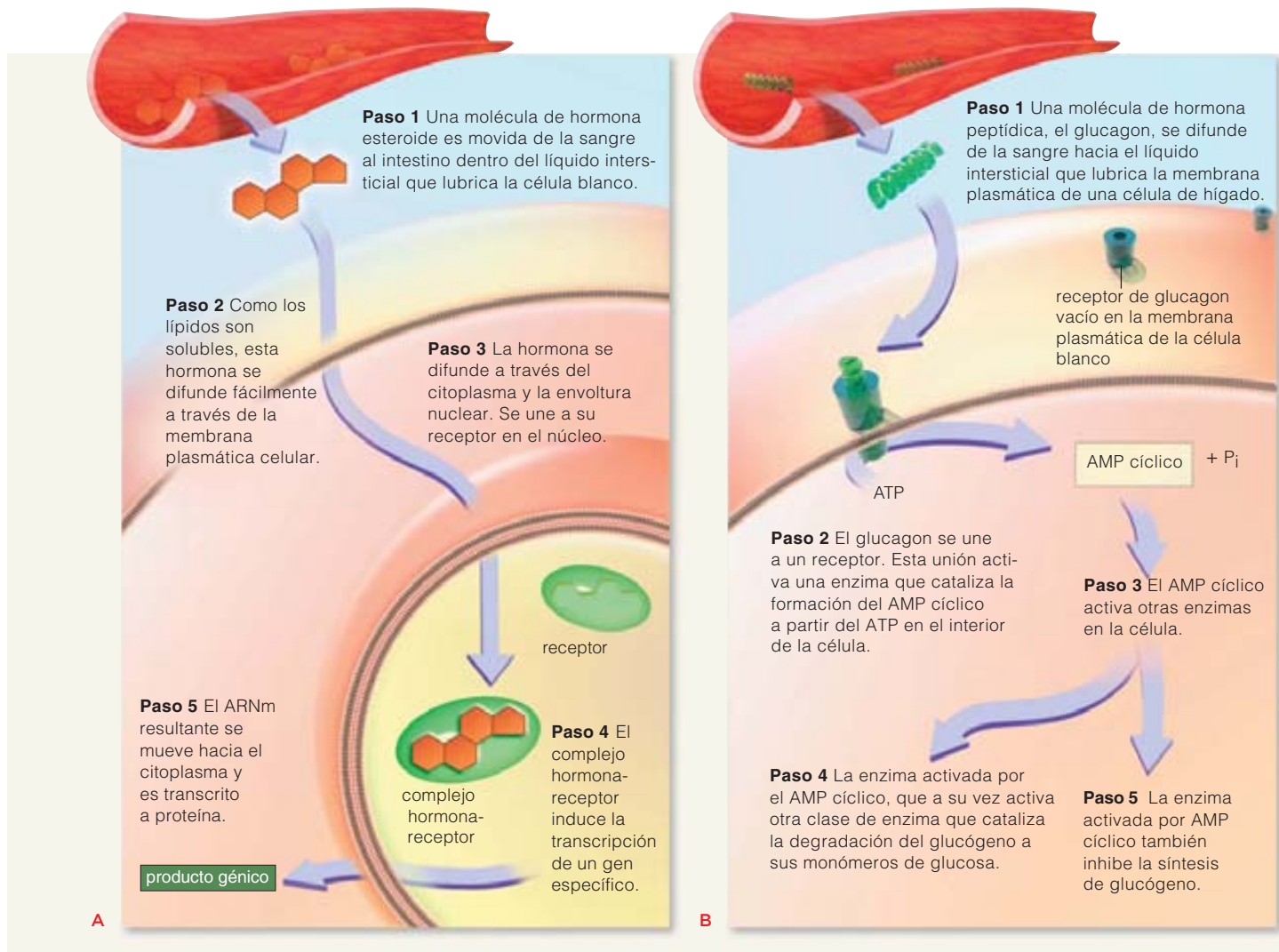


Figura Animada 35.3 (a) La acción típica de una hormona esteroide dentro de una célula blanco. (b) La acción típica de una hormona peptídica en la membrana plasmática. El AMP cíclico, que sirve como un segundo mensajero, transmite una señal de la membrana plasmática al receptor de la célula.

Investiga: En dónde se forma un segundo mensajero después de que el glucagon se une a la célula? *Respuesta: En el citoplasma*

interno. La ADH es referida algunas veces como vasopresina, debido a que también se une a receptores de la pared de los vasos sanguíneos y causa que se reduzca la luz de los vasos sanguíneos. En muchos mamíferos, la ADH ayuda a mantener la presión sanguínea. Cuando se liga a las células del cerebro, la ADH actúa sobre el comportamiento sexual y social como lo discutiremos en la sección 44.1 Esta diversidad de respuestas a una sola hormona es un resultado de las variaciones en los receptores a la ADH. En cada tipo celular, un diferente tipo de receptor ordena una respuesta celular distinta.

Para repasar en casa

¿Cómo las hormonas ejercen su efecto en las células blanco?

- Las hormonas ejercen sus efectos uniéndose a receptores protéicos localizados en el interior de la célula o en la membrana plasmática.
- La mayoría de las hormonas esteroideas se ligan a un promotor en el interior del núcleo y alteran la expresión de genes específicos.
- Las hormonas peptídicas y protéicas se ligan a un receptor en la membrana plasmática. Allí, disparan la formación de un segundo mensajero, una molécula que transmite una señal al interior celular.
- Las variaciones en la estructura del receptor determinan la respuesta de la célula a una misma hormona.

- El hipotálamo y la glándula pituitaria que se localizan muy profundamente en el cerebro, interactúan como un comando de órdenes centrales.
- Conexiones con Controles de retroalimentación 27.3, Potenciales de acción 33.3, Cerebro humano 33.10, Glándulas exocrinas 32.2.

El **hipotálamo** es el centro de control principal del cerebro para el control del ambiente interno. Se ubica en lo más profundo del prosencéfalo y está conectado estructural y funcionalmente con la **glándula pituitaria** (figura 35.4). En los humanos, esta glándula no es más grande que un chícharo. Su lóbulo posterior secreta las hormonas sintetizadas en el hipotálamo. Su lóbulo anterior sintetiza sus propias hormonas. La tabla 35.2 resume las hormonas liberadas de la glándula pituitaria.

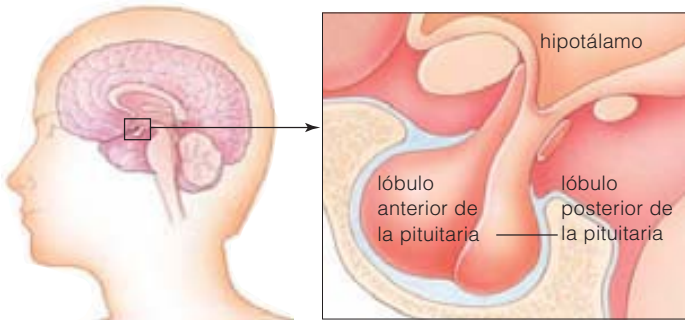


Figura 35.4 Localización del hipotálamo y de la glándula pituitaria. Los dos lóbulos de la pituitaria (anterior y posterior) secretan diferentes hormonas.

El hipotálamo envía señales a la glándula pituitaria a través de neuronas secretoras que producen hormonas, más que neurotransmisores. Estas neuronas tienen su cuerpo celular en el hipotálamo. Los axones de algunas de estas neuronas se extienden dentro del lóbulo posterior de la glándula pituitaria. Los axones de otras terminan en el lóbulo que se encuentra justo arriba de la glándula pituitaria.

Función de la glándula pituitaria posterior

La hormona antidiurética y la oxitocina son hormonas producidas en los cuerpos celulares de las neuronas secretoras del hipotálamo (figura 35.5a). Estas hormonas se mueven a lo largo de los axones hasta llegar a las terminales de los mismos, las cuales se encuentran dentro de la glándula pituitaria posterior (figura 35.5b). El arribo de un potencial de acción (figura 33.3) a las terminales del axón provoca que estas terminales secreten hormonas. La hormona se difunde hacia los capilares (vasos sanguíneos pequeños) que están en el interior de la glándula pituitaria posterior (figura 35.5c). De allí, la sangre distribuye la hormona hacia todo el cuerpo, en donde ejerce su efecto en las células blanco (figura 35.5d).

La **hormona antidiurética (ADH)** afecta ciertas células del riñón. Provocando que reabsorban más agua, por lo que hacen que la orina sea más concentrada.

La **oxitocina (OT)** induce las contracciones musculares durante el parto. También hace que la leche se mueva dentro de los conductos de las glándulas mamarias cuando una madre está nutriendo a su bebé, y afecta el comportamiento social de algunas especies.

Tabla 35.2 Acciones primarias de las hormonas liberadas de la glándula pituitaria humana

Lóbulo primario	Secreciones	Designación	Blancos principales	Acciones primarias
Posterior Tejido nervioso (extensión del hipotálamo)	Hormona antidiurética (vasopresina)	ADH	Riñones	Induce la conservación del agua requerida para mantener el volumen del líquido extracelular y las concentraciones de los solutos
	Oxitocina	OT	Glándulas mamarias Útero	Induce el movimiento de la leche hacia los conductos secretorios Induce las contracciones uterinas durante el parto
Anterior Tejido glandular, principalmente	Hormona adrenocorticotrópica	ACTH	Glándulas adrenales	Estimula la liberación de cortisona, una hormona esteroide adrenal
	Hormona estimulante de la tiroides	TSH	Glándula tiroides	Estimula la liberación de la hormona tiroides
	Hormona folículo estimulante	FSH	Ovarios, testículos	En mujeres, estimula la secreción de estrógeno, la maduración del óvulo; en hombres ayuda a estimular la formación del esperma
	Hormona luteinizante	LH	Ovarios, testículos	En las mujeres, estimula la secreción de progesterona, la ovulación, la formación del cuerpo lúteo; en hombres, estimula la secreción de testosterona, la secreción del esperma
	Prolactina	PRL	Glándulas mamarias	Estimula y sostiene la producción de leche
	Hormona del crecimiento (somatotropina)	GH	La mayoría de las células	Promueve el crecimiento de los infantes, induce la síntesis de proteínas, la división celular; en el metabolismo de la glucosa y de proteínas en el adulto

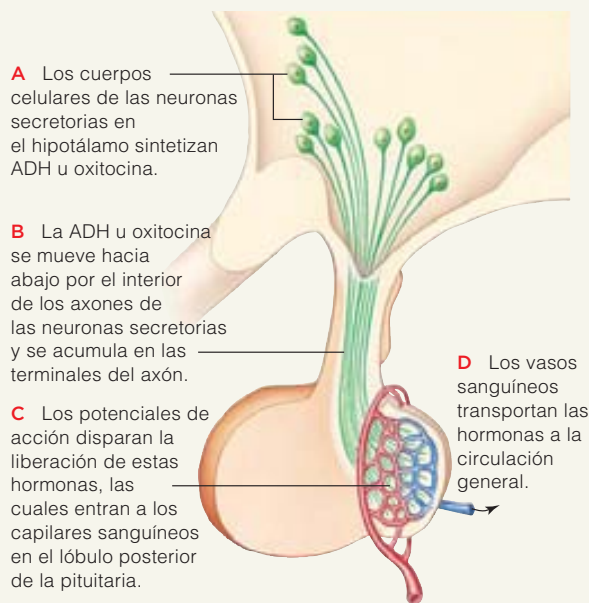


Figura 35.5 Animada Interacciones entre el lóbulo posterior de la glándula pituitaria y el hipotálamo.

Función de la glándula pituitaria anterior

La glándula pituitaria anterior produce hormonas propias, pero las hormonas del hipotálamo controlan su secreción. La mayoría de las hormonas hipotalámicas que actúan en la glándula pituitaria anterior son **liberadoras**; ellas inducen la secreción de hormonas en las células blanco. Los **inhibidores** hipotalámicos por el contrario, reducen las secreciones de las células blanco.

Los liberadores y los inhibidores hipotalámicos son secretados en el tallo que conecta el hipotálamo a la glándula pituitaria (figura 35.6a). Ellos se difunden a la sangre y son transportados al lóbulo anterior de la pituitaria (figura 35.6b). Desde aquí, se difunden hacia los capilares y se ligan a las células blanco (figura 35.6c). Cuando son estimulados por un liberador, la célula blanco secreta una hormona de la glándula pituitaria anterior hacia la sangre (figura 35.6d). Las células blanco de algunas hormonas de la pituitaria anterior se encuentran en el interior de otras glándulas:

La **hormona adrenocorticotrópica (ACTH)** estimula la liberación de hormonas de las glándulas adrenales.

La **hormona estimuladora de la tiroides (TSH)** regula la secreción de la hormona tiroidea por la glándula tiroides.

La **hormona folículo estimulante (FSH)** y la **hormona luteinizante (LH)** afectan la secreción de hormonas sexuales y la producción de gametos por las gónadas, los testículos de los hombres o los ovarios de las mujeres.

La **prolactina (PRL)** estimula las glándulas mamarias, que son glándulas exocrinas (sección 32.2). Estimula y mantiene la producción de leche después del parto.

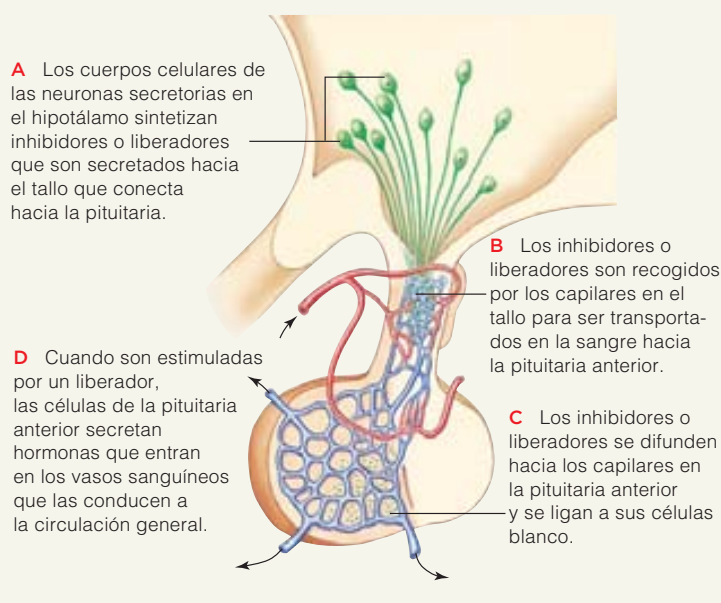


Figura 35.6 Animada Interacciones entre el lóbulo de la glándula pituitaria anterior y el hipotálamo.

La **hormona del crecimiento (GH)** tiene blancos en la mayoría de los tejidos. Induce la secreción de las señales que promueven el crecimiento del hueso y de los tejidos suaves en el infante. También incide en el metabolismo de los adultos.

Controles de retroalimentación de la secreción de hormonas

La glándula pituitaria y el hipotálamo están involucrados en muchos controles de retroalimentación. En el caso de los mecanismos de retroalimentación positiva, un estímulo causa una respuesta, tal como la secreción de las hormonas, las cuales magnifican la intensidad del estímulo. Por ejemplo, la sección 27.3 describió cómo el estiramiento de los músculos durante el parto causa la secreción de oxitocina, la cual induce más alargamiento, y así sucesivamente.

Los mecanismos de retroalimentación negativa son más comunes. En este caso, un estímulo induce una respuesta que disminuye el estímulo. Varios ejemplos de mecanismos de retroalimentación negativa en donde participan el hipotálamo y la glándula pituitaria, serán descritos más adelante en este capítulo.

Para repasar en casa

¿Cómo interactúan el hipotálamo y la glándula pituitaria?

■ Algunas neuronas secretoras del hipotálamo producen hormonas (ADH, OT) que se mueven a través de los axones hacia la pituitaria posterior, la cual las secreta.

■ Otras neuronas hipotalámicas producen liberadores e inhibidores que son transportados por la sangre hacia la pituitaria anterior. Estas hormonas regulan la secreción de las hormonas de la pituitaria anterior (ACTH, TSH, LH, FSH, PRL y GH).

■ Las perturbaciones de la producción o la función de la hormona del crecimiento pueden causar un crecimiento excesivo o reducido.

■ Conexión con La ingeniería genética 16.6.

La hormona del crecimiento (GH) secretada por la glándula pituitaria anterior afecta a células blanco de todo el cuerpo. Entre otros de sus efectos, la GH induce la producción de cartílago y hueso, y aumenta la masa muscular. Normalmente, la producción de GH comienza durante la adolescencia, causando un “estirón” del crecimiento. El nivel de la hormona luego declina con la edad.

La secreción excesiva de GH durante la niñez es causa de gigantismo. Las personas afectadas tienen un cuerpo proporcional, pero son inusualmente altas (figura 35.7a).

El exceso en la producción de GH durante la etapa adulta causa acromegalia. Los huesos no pueden alargarse más, pero en vez de ello se vuelven más gruesos y más anchos. Las huesos de las manos, los pies y de la cara son los más visiblemente afectados (figura 35.7b). La palabra griega *acro* significa extremidades, y *megas*, grande.

Tanto el gigantismo como la acromegalia generalmente se producen debido a la formación de un tumor benigno (no canceroso) en la glándula pituitaria.

El enanismo pituitario es causado porque el cuerpo produce muy poca GH o porque los receptores de GH no responden adecuadamente durante la niñez. Los individuos afectados son de baja estatura pero son proporcionalmente normales (figura 35.7c). El enanismo pituitario puede ser hereditario o puede ser causado por un tumor o por algún daño.

La hormona de crecimiento del humano actualmente puede ser producida por medio de ingeniería genética (sección 16.6). Las inyecciones de hormona de crecimiento recombinante (rhGH) aumenta la tasa de crecimiento de los niños que naturalmente tienen bajos niveles de GH. Sin embargo, este tratamiento resulta caro (\$10,000 a \$20,000 dólares al año) y es controversial. Algunas personas objetan que el enanismo deba tratarse como una enfermedad que tenga que ser curable.

Las inyecciones de rhGH también se usan para tratar adultos que presentan bajos niveles de GH debido a algún tumor o daño en la glándula pituitaria o en el hipotálamo. Las inyecciones restauran los niveles normales de GH, ayudando a las personas afectadas a mantener las masas muscular y ósea, mientras eliminan la grasa corporal. Estas inyecciones también han sido muy perseguidas por las personas, como una manera para reducir el envejecimiento normal o para reforzar el rendimiento atlético. Sin embargo, estos usos no están aprobados por las agencias de regulación, porque aún no han mostrado su efectividad en ensayos clínicos y pueden tener efectos secundarios negativos, incluyendo el incremento en el riesgo de hipertensión y diabetes.

Para repasar en casa

¿Cuáles son los efectos del exceso o la deficiencia de la hormona del crecimiento?

■ El exceso en la cantidad de la hormona de crecimiento causa que los huesos tengan un crecimiento más rápido de lo normal. Cuando este exceso se presenta durante la niñez, se produce el gigantismo. Cuando el exceso se presenta en la madurez, se produce acromegalia.

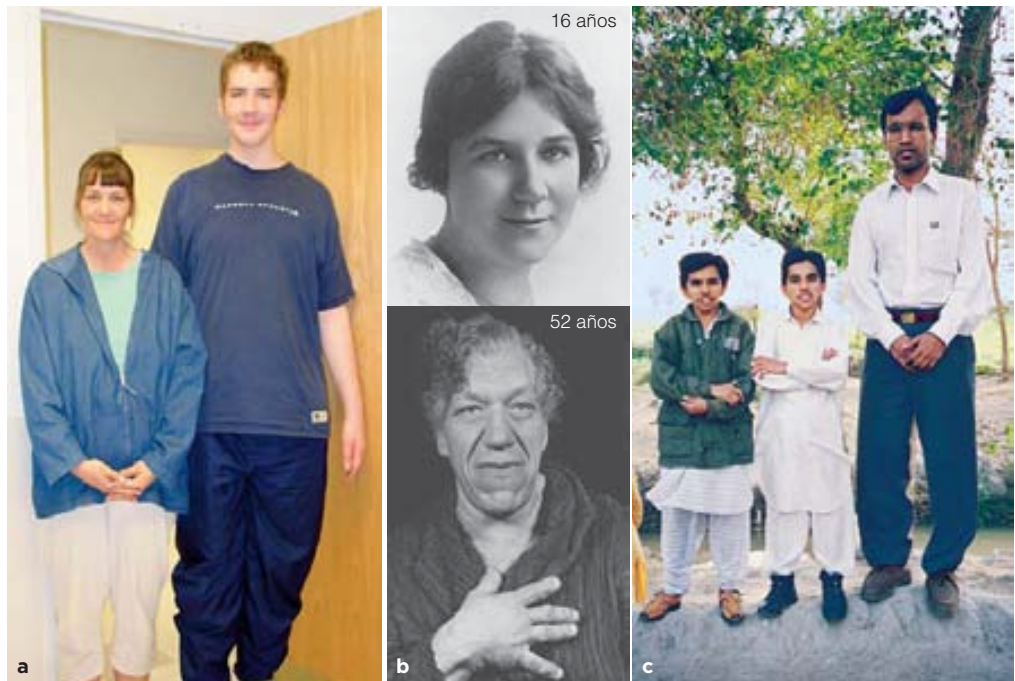
■ La deficiencia de GH durante la niñez puede causar enanismo.

Figura 35.7 Ejemplos de los efectos de la perturbación de la función de la hormona de crecimiento.

(a) Este niño que mide 1.96 m (6 pies 5 pulgadas) de alto presenta gigantismo pituitario y a sus 12 años es mucho más alto que su mamá.

(b) Una mujer antes y después de que llegara a estar afectada por acromegalia. Observa cómo se alargó su barbilla.

(c) El Dr. Hiralal Maheshwari, derecha, con dos hombres de un pueblo de Pakistán en donde una forma heredable de enanismo es común. Los hombres del pueblo promedian 1.30 m (poco más de 4 pies) de alto. El Dr. Maheshwari encontró que estos hombres sintetizan menos de la cantidad normal de GH debido a que su glándula pituitaria no responde al liberador hipotalámico que normalmente estimula la secreción de GH.



■ Una célula del cuerpo de un vertebrado es un blanco para una gran diversidad de hormonas secretadas por glándulas endocrinas y células secretoras.

En las secciones restantes de este capítulo se describen los efectos de las principales hormonas de los vertebrados que son liberadas por glándulas endocrinas distintas a la pituitaria. La tabla 35.3 provee un acercamiento a esta información.

Además de las principales glándulas endocrinas, los vertebrados también poseen células que secretan hormonas en algunos órganos. Como se explicó anteriormente, las células del intestino delgado producen la secretina, la cual actúa en el páncreas. Algunas partes del intestino también secretan otras hormonas que afectan el apetito y la digestión. Adicionalmente, el tejido adiposo (grasa) elabora leptina, una hormona que actúa en el cerebro y suprime el apetito.

Cuando bajan los niveles de oxígeno en la sangre, los riñones secretan la eritropoyetina, que es una hormona que estimula la maduración y la producción de eritrocitos que transportan el oxígeno. El corazón también sintetiza una hormona: el péptido natriurético auricular. Este péptido estimula la secreción de agua y sales de los riñones.

Conforme vayas aprendiendo acerca de los efectos de hormonas específicas, mantén en mente que las células de la mayoría de los tejidos poseen receptores para más de una hormona. La respuesta inducida por una hormona podría oponerse o reforzar la de otra. Por ejemplo, cada fibra del músculo esquelético tiene receptores para el glucagón, la insulina, el cortisol, la epinefrina, estrógeno, testosterona, hormona del crecimiento, somatostatina y la hormona tiroidea, además de otras. Por lo tanto, los niveles sanguíneos de todas estas hormonas afectan los músculos.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las fuentes y los efectos de las hormonas de los vertebrados?

■ Además de la glándula pituitaria y del hipotálamo, las glándulas endocrinas y las células endocrinas también secretan hormonas. El intestino, los riñones y el corazón se encuentran entre los órganos que no son considerados como glándulas, pero poseen células que secretan hormonas.

■ La mayoría de las células tienen receptores para múltiples hormonas, y el efecto de una hormona puede ser intensificado o disminuido por el de otra.

Tabla 35.3 Fuentes y acciones de las hormonas de los vertebrados discutidas en las secciones 35.6 a la 35.12

Fuente	Ejemplos de secreción(es)	Blancos principales	Acciones primarias
Tiroides	Hormona tiroidea	La mayoría de las células	Regula el metabolismo, tiene funciones en el crecimiento, en el desarrollo
	Calcitonina	Hueso	Baja el nivel del calcio en la sangre
Paratiroides	Hormona paratiroides	Hueso, riñón	Eleva los niveles de calcio en la sangre
Islas pancreáticas	Insulina	Hígado, músculo, tejido adiposo	Promueve la absorción de glucosa por las células; disminuye los niveles de glucosa en la sangre
	Glucagón	Hígado	Promueve la degradación del glucógeno; aumenta el nivel de glucosa en sangre
	Somatostatina	Células secretoras de insulina	Inhibe la digestión de los nutrientes y, por lo tanto, su absorción por el intestino
Corteza adrenal	Glucocorticoides (incluyendo cortisol)	La mayoría de las células	Promueve la degradación de glucógeno, grasas y proteínas como fuentes de energía; de esta manera ayuda a elevar el nivel de glucosa en sangre
	Mineralocorticoides (incluyendo aldosterona)	Riñón	Promueve la reabsorción (conservación del sodio); ayuda a controlar el balance sal-agua del cuerpo
Médula adrenal	Epinefrina (adrenalina)	Hígado, músculo, tejido adiposo	Eleva el nivel de azúcar en la sangre, ácidos grasos; aumenta la velocidad del corazón y la fuerza de contracción
	Norepinefrina	Músculo liso de los vasos sanguíneos	Promueve la constricción o dilatación de ciertos vasos sanguíneos; de este modo afecta la distribución del volumen sanguíneo hacia diferentes regiones del cuerpo
Gónadas			
Testículos (en hombres)	Andrógenos (incluyendo testosterona)	General	Requeridos para la formación del esperma; el desarrollo de los genitales; mantenimiento de caracteres sexuales; crecimiento, desarrollo
Ovarios (en mujeres)	Estrógenos	General	Requeridos para la maduración y liberación de los óvulos; preparación de la pared del útero para el embarazo y para su mantenimiento durante el mismo; desarrollo genital; mantenimiento de caracteres sexuales; crecimiento, desarrollo
	Progesterona	Útero, senos	Prepara y mantiene la pared del útero para el embarazo; estimula el desarrollo de los tejidos de los senos
Glándula pineal	Melatonina	Cerebro	Influencia el biorritmo diario, los periodos de actividad sexual
Timo	Timosina	Linfocitos	Efecto regulatorio sobre los linfocitos T, pero aún pobremente entendido

35.6 Glándulas tiroides y paratiroides

- La tiroides regula la tasa metabólica y la paratiroides adyacente regula los niveles de calcio.
- Conexión con Mecanismos de retroalimentación 27.3.

Glándula tiroides

La **glándula tiroides** del humano está en la base del cuello, adherida a la tráquea (figura 35.8). La glándula secreta dos moléculas que contienen yodo (la triyodotironina y la tiroxina) a las que nos referiremos colectivamente como **hormona tiroidea**. La hormona tiroidea aumenta la actividad metabólica de todos los tejidos del cuerpo. La glándula tiroides también secreta calcitonina, una hormona que deposita el calcio en los huesos de los niños en crecimiento. Los adultos normales producen poca calcitonina.

La glándula pituitaria anterior y el hipotálamo regulan la secreción de la hormona tiroides por un mecanismo de



Figura 35.8 Localización de las glándulas tiroides y paratiroides en el humano.

retroalimentación negativa. La figura 35.9 muestra lo que sucede cuando declina el nivel de la hormona tiroides en la sangre. En respuesta a esta disminución, el hipotálamo secreta la hormona liberadora (TRH) que actúa en el lóbulo anterior de la pituitaria. La hormona liberadora provoca que la pituitaria secrete la hormona estimulante de la tiroides (TSH). La TSH a su vez, induce que la glándula tiroides libere la hormona tiroidea. Como consecuencia final, el nivel en la sangre de la hormona tiroides regresa a su punto inicial. Una vez que este punto es alcanzado, disminuye la secreción de TRH y de TSH.

La hormona tiroidea incluye yodo, un nutriente que se obtiene de la comida. De este modo, una dieta con muy poca cantidad de yodo puede causar hipotiroidismo, un bajo nivel de la hormona tiroidea. El bocio, o crecimiento inusual de la glándula tiroides, es un síntoma de hipotiroidismo (figura 35.10a). La tiroides crece inusualmente debido a que el ciclo de retroalimentación ilustrado en la figura 35.9 es interrumpido y la glándula recibe una estimulación constante para incrementar su rendimiento. El uso de sal yodada es una manera fácil y barata de asegurar una adecuada ingesta de yodo, pero esta sal no siempre está disponible en cualquier lugar.

El hipotiroidismo puede causar problemas. Si una madre carece de yodo durante el embarazo, o un niño tiene un defecto genético que interfiere con la producción de tiroidea, su sistema nervioso podría no funcionar adecuadamente. Un bajo nivel de la hormona tiroidea durante la infancia o la etapa temprana de la niñez, también atrofia el crecimiento y daña las capacidades mentales.

El hipotiroidismo se llega a presentar en los adultos como consecuencia de un daño o de un desorden inmune que afecta la tiroides o la pituitaria. Sin importar cuál sea la causa, los síntomas de la deficiencia en la hormona tiroidea incluyen, ganancia en peso, lentitud, ser olvidadizo, depre-

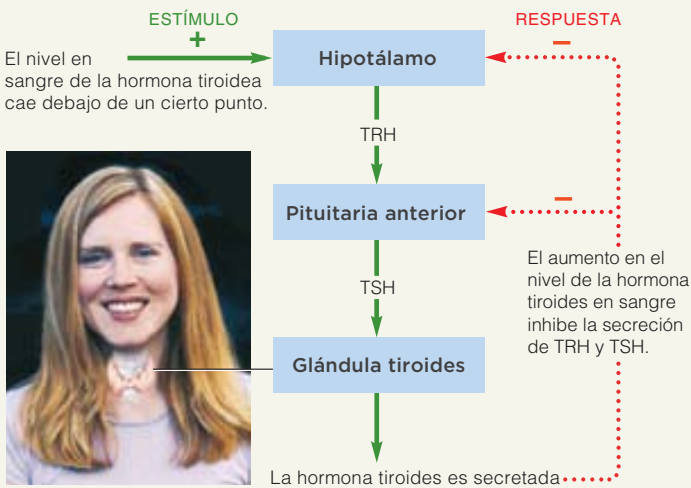


Figura 35.9 Un ciclo de retroalimentación negativa hacia el hipotálamo y el lóbulo de la pituitaria anterior que regula la secreción de la hormona tiroidea.



Figura 35.10 a) Un bocio causado por una dieta con deficiencia en yodo. b) Un niño con raquitismo causado por la falta de vitamina D, tiene las piernas en forma de arco (zambas).

sión, dolor en las articulaciones, debilidad y un incremento en la sensibilidad al frío. El uso de hormona tiroidea sintética puede eliminar estos síntomas, pero el tratamiento debe continuar durante toda la vida.

El bocio también puede ser un síntoma de la enfermedad de Grave. En este caso, un malfuncionamiento inmune causa que la tiroides produzca un exceso de la hormona tiroidea. El hipertiroidismo resultante puede causar ansiedad, insomnio, intolerancia al calor, ojos saltones, pérdida de peso y temblores. Se pueden emplear fármacos, cirugía o radiación para disminuir el nivel de la hormona tiroidea en la sangre.

Glándulas paratiroides

Las cuatro **glándulas paratiroides**, del tamaño de un grano de arroz, se localizan en la superficie posterior de la tiroides (figura 35.8). Las glándulas liberan la hormona paratiroides (PTH) en respuesta a una baja en el nivel de calcio en la sangre. Los iones calcio participan en la señalización de las neuronas, en la coagulación sanguínea, la contracción muscular y otros procesos fisiológicos esenciales.

La PTH estimula células óseas y del riñón. En los huesos, induce la secreción de enzimas digestivas del hueso que se encuentran en células especializadas llamadas osteoclastos. El calcio y otros minerales liberados de los huesos entran a la sangre. En los riñones, la PTH estimula que las células próximas a los túbulos reabsorban más calcio. También estimula la secreción de enzimas que activan la vitamina D, transformándola en calcitriol. El calcitriol es una hormona esteroide que estimula la absorción de calcio en las células de la pared intestinal.

El trastorno nutricional conocido como raquitismo se presenta en los niños que no obtienen suficiente vitamina D. Sin la cantidad adecuada de vitamina D, el niño no absorbe mucho calcio, por lo que la formación de nuevos huesos disminuye. Al mismo tiempo, bajos niveles de calcio en la sangre inducen la secreción de la PTH. A medida que se eleva el nivel de PTH, el cuerpo del niño degrada los huesos existentes. Los síntomas más comunes del raquitismo son las piernas arqueadas y deformidades de los huesos pélvicos (figura 35.10b).

Los tumores y otras condiciones que causan secreción excesiva de PTH también degradan al hueso, y aumentan el riesgo de formación de cálculos en el riñón debido a que el calcio liberado del hueso finaliza en el riñón. Los desórdenes que reducen el rendimiento de PTH bajan los niveles de calcio en la sangre. Las embolias y las implacables contracciones musculares pueden ser mortales.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las funciones de las glándulas tiroides y paratiroides?

- La tiroides funciona en la regulación del metabolismo y del desarrollo. El yodo es necesario para hacer la hormona tiroides.
- Las glándulas paratiroides son las principales reguladoras de los niveles de calcio en sangre.

- El daño a la función de la tiroides es otra indicación de que hay sustancias que interfieren con la acción de la hormona en el ambiente.

Un renacuajo es la larva acuática de una rana. Sufrir la autorremodelación de la forma de su cuerpo, una metamorfosis, cuando pasa de la etapa juvenil a la de adulto. Por ejemplo, le salen patas, los pulmones sustituyen a las agallas y su cola desaparece. Una oleada en la hormona tiroides dispara estos cambios. Un renacuajo seguirá creciendo si su tejido tiroideo es removido, pero nunca sufrirá metamorfosis o tomará la forma de un adulto.

Algunos contaminantes del agua podrían ser el equivalente químico de la remoción de la tiroides. En un experimento, los investigadores expusieron embriones de ranas africanas con garras (*X. laevis*) al agua tomada de los lagos Minnesota y Vermont, en Estados Unidos. La mitad de las muestras de agua provenía de lagos en donde las tasas de deformidad eran bajas. La otra mitad provenía de “puntos calientes”, lugares en donde el agua tiene como 20 tipos de pesticidas y en donde las tasas de deformidad eran altas.

Los embriones que crecieron en agua de “puntos calientes” por lo regular desarrollaron renacuajos que tuvieron la espina dorsal doblada y otras anomalías, como se ve en la figura 35.11. Algunos renacuajos nunca entraron en metamorfosis y, por lo tanto, nunca cambiaron a la forma adulta. Los embriones control mantenidos en agua de otros lagos se desarrollaron normalmente.

Para descubrir si algo en el agua estaba interfiriendo con la hormona tiroidea, los investigadores agregaron hormona tiroidea al agua de “puntos calientes”. Los embriones crecidos en esta mezcla desarrollaron renacuajos con menos deformidades o sin ninguna deformidad. Este resultado sugirió que algo en el agua dañaba la acción normal de la hormona tiroidea.

Las ranas son altamente sensibles a las perturbaciones de la función de la tiroides, y las interferencias de la tiroides son fáciles de detectar. A esto se debe que los toxicólogos usen ranas de laboratorio para probar si ciertos químicos interfieren con la tiroides. Estos científicos también usan ranas para determinar exactamente cómo ejercen sus efectos los químicos que afectan a la tiroides.

Entre los químicos bajo estudio están los percloratos, los cuales se encuentran ampliamente usados en los explosivos, en los propelentes y en las baterías. Los percloratos pueden interferir con el metabolismo del yodo. Tan poquito como 5 partes por billón en el agua podrían impedir el desarrollo de las extremidades de las ranas.

Figura 35.11 Evidencia de que los contaminantes afectan el desarrollo de las ranas. El renacuajo de *Xenopus laevis* en la parte superior de esta serie fotográfica, fue criado en el agua de un lago que contenía menos ranas deformadas. Los renacuajos de abajo se desarrollaron en el agua tomada de tres lagos de “puntos calientes”, con más altas concentraciones de compuestos químicos disueltos. Como lo demostraron las pruebas que se realizaron posteriormente, la adición de hormona tiroidea al agua contaminada pudo disminuir o eliminar las deformidades de los renacuajos de las zonas calientes.



35.8 Hormonas pancreáticas

- Dos hormonas pancreáticas con efectos opuestos funcionan juntas para regular el nivel de azúcar en la sangre.
- Conexión con Glándulas endocrinas y exocrinas 32.2.

El **páncreas** es un órgano que se encuentra en la cavidad abdominal, detrás del estómago (figura 35.12) y tiene funciones tanto endocrinas como exocrinas. Sus células exocrinas secretan enzimas digestivas al intestino delgado. Sus células endocrinas forman agrupaciones llamadas islas pancreáticas.

Las células alfa de las islas pancreáticas secretan la hormona **glucagon**. El glucagon se liga a células del hígado y promueve la activación de enzimas que degradan el glucógeno a subunidades de glucosa. Por su acción, el glucagon aumenta el nivel de glucosa en la sangre.

Las células beta de las islas secretan la hormona **insulina**. Su principal órgano blanco es el hígado, el tejido adiposo y las células del músculo esquelético. La insulina estimula que las células del músculo y del tejido adiposo capten glucosa. En todas sus células blanco, la insulina activa enzimas que funcionan en la síntesis de proteínas y de grasa e inhibe enzimas que catalizan la degradación de las proteínas y de las grasas. Como resultado de sus acciones, la insulina disminuye el nivel de glucosa en la sangre.

Como puedes ver el glucagon y la insulina tienen efectos opuestos sobre el nivel de la glucosa en la sangre. Su acción conjunta mantiene a la glucosa dentro de un rango de concentración que las células del cuerpo pueden tolerar. Cuando los niveles de glucosa en la sangre se elevan por encima de un determinado punto, las células alfa secretan menos glucagon y las beta secretan más insulina (figura 35.12a-c). A medida que la glucosa es absorbida y almacenada en el interior de las células, la glucosa de la sangre declina (figura 35.12d,e). Por el contrario, cualquier declinación en el nivel de glucosa de la sangre por debajo de cierta concentración, estimula la secreción de glucagon y disminuye la secreción de insulina (figura 35.12f-h). Cuando se libera glucosa del hígado, los niveles de glucosa aumentan en la sangre (figura 35.12i,d).

Para repasar en casa

¿Cómo las acciones de las hormonas pancreáticas ayudan a mantener el nivel de glucosa en la sangre dentro de un rango de concentración que las células puedan tolerar?

- La insulina es secretada en respuesta a altos niveles de glucosa en la sangre y aumenta la absorción y almacenamiento de glucosa por las células.
- El glucagon es secretado en respuesta a la baja concentración de glucosa en sangre y aumenta la degradación de glucógeno a glucosa.

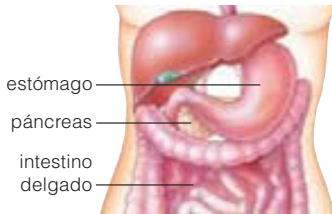
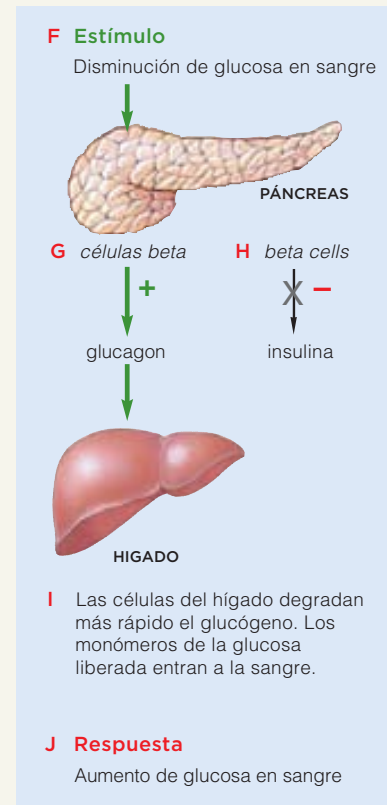
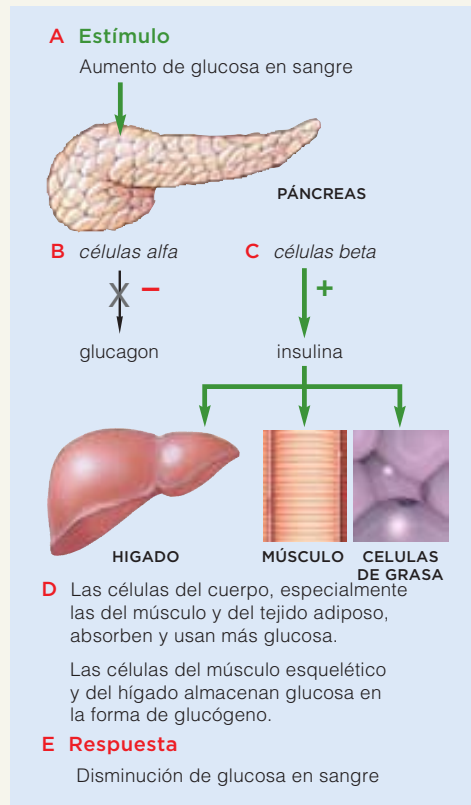


Figura 35.12 Animada Arriba, la localización del páncreas. A la derecha, cómo las células que secretan insulina y glucagon reaccionan a los cambios en el nivel de glucosa en sangre. La insulina y el glucagon funcionan de manera antagonista para regular el nivel de glucosa, un ejemplo de homeostasis.

(a) Después de una comida, la glucosa entra a la sangre más rápido que lo que las células pueden absorberla. Su nivel en la sangre aumenta. (b,c) En el páncreas, el aumento detiene la secreción de glucagon por las células alfa y estimula la secreción de insulina por las células beta. (d) En respuesta a la insulina, las células del músculo y del tejido adiposo absorben y almacenan la glucosa, y las del hígado sintetizan más glucógeno. (e) ¿El resultado? La insulina baja el nivel de glucosa en la sangre. (f) Entre comidas, el nivel de glucosa en la sangre declina. (g,h) Esto estimula que las células alfa secreten glucagon y las células beta detengan la secreción de insulina. (i) En el hígado, el glucagon causa que las células degraden el glucógeno a glucosa, la cual entra en la sangre. (j) ¿El resultado? El glucagon aumenta la cantidad de glucosa en la sangre.



35.9

Trastornos de la concentración de azúcar en la sangre

■ La glucosa es la principal fuente de energía para las células del cerebro y la única para los eritrocitos. El tener demasiada o muy poca glucosa en la sangre causa problemas a todo el cuerpo.

La diabetes mellitus es un trastorno metabólico en el cual las células no absorben glucosa como deberían. Como consecuencia de ello, el azúcar se acumula en la sangre y en la orina. Esto causa complicaciones a todo el cuerpo (tabla 35.4). El exceso de azúcar en la orina puede provocar infección por bacterias patogénicas y dañar los vasos sanguíneos pequeños de los riñones. La diabetes es la causa más común de la falla permanente de los riñones.

La diabetes no controlada causa daños a los vasos sanguíneos y a los nervios de cualquier parte del cuerpo, especialmente en los brazos, manos, piernas y pies. La diabetes es la causa de más del 60% de las amputaciones de las extremidades inferiores.

Diabetes tipo 1 Hay dos tipos principales de diabetes mellitus. La tipo 1, que se desarrolla después de que el cuerpo ha presentado una respuesta autoinmune contra sus células beta secretoras de insulina. Ciertos glóbulos blancos identifican de manera equivocada las células beta como células extrañas y las destruyen. Algunos factores ambientales se agregan a la predisposición genética a este desorden. Los síntomas generalmente comienzan aparecer durante la niñez y la adolescencia, por lo que este desorden metabólico es también conocido como diabetes juvenil. Las personas con diabetes del tipo 1 requieren de inyecciones de insulina, y deben “chechar” su nivel de azúcar en la sangre muy cuidadosamente (figura 35.13).

La diabetes de tipo 1 comprende entre el 5 y 10% de todos los casos reportados, pero es la más peligrosa en el corto plazo. La insulina disuade el metabolismo de las proteínas y de las grasas, y muy poca insulina causa excesiva degradación de las grasas y de las proteínas. Dos efectos secundarios son la pérdida de peso y acumulación de cetonas en la sangre y en la orina. Las cetonas son productos ácidos normales de la degradación de las grasas, pero cuando hay demasiada acu-

mulación se presenta una cetoacidosis. La acidez alterada y los niveles de solutos pueden interferir con la función del cerebro. Los casos extremos conducen al coma, o la muerte.

Diabetes tipo 2 La diabetes tipo 2 es por mucho la forma más común de este trastorno. Los niveles de insulina son normales o incluso altos. Sin embargo, las células blanco no responden a la hormona como deberían y el nivel de azúcar en la sangre permanece elevado. Los síntomas típicos comienzan a desarrollarse a mediana edad, cuando la producción de insulina declina. La genética también es un factor, pero la obesidad aumenta el riesgo.

La dieta, el ejercicio y la medicación oral controlan la mayoría de los casos de la diabetes tipo 2. Sin embargo, si los niveles de glucosa no disminuyen por estos métodos, las células pancreáticas beta reciben estimulación continua. Eventualmente ellas decaen y la producción de insulina declina. Cuando esto sucede el diabético tipo 2 podría requerir de inyecciones de insulina.

A nivel mundial, las tasas de diabetes tipo 2 están disparándose. Se calcula que alrededor de 150 millones de personas actualmente padecen diabetes. Las dietas occidentales y los estilos de vida sedentarios son factores que contribuyen a esta enfermedad. La prevención de la diabetes y sus complicaciones se encuentra entre las más altas prioridades de los sistemas de salud pública de los diferentes países.

Hipoglucemia En la hipoglucemia, el nivel de glucosa en la sangre decae lo suficiente para perturbar las funciones normales del cuerpo. Los tumores secretores de insulina rara vez pueden ser la causa, pero en la mayoría de los casos ocurren después de que una persona diabética dependiente de insulina, por equivocación, calcula mal las cantidades de insulina que se inyecta y se elevan los niveles de insulina por encima de los requeridos para balancear la ingesta de alimento. Esto resulta en un choque de insulina. El cerebro se descontrola conforme su fuente de combustible va menguando. Los síntomas comunes son el mareo, la confusión y la dificultad para hablar. El choque por insulina puede ser letal, pero una inyección de glucagon revierte rápidamente esta condición.

Tabla 35.4 Algunas complicaciones de la diabetes

Ojos	Cambios en la forma del cristalino y en la visión; daño a los vasos sanguíneos en la retina; ceguera
Piel	Aumento en la susceptibilidad a las infecciones bacterianas y fúngicas; parches de decoloración; engrosamiento de la piel en el dorso de las manos
Sistema digestivo	Enfermedad en las encías; retraso en el vaciado del estómago que causa acidez, náuseas y vómito
Riñones	Aumento del riesgo de enfermedades y fallas del riñón
Corazón y vasos sanguíneos	Aumento del riesgo de infartos, embolia, hipertensión y aterosclerosis
Manos y pies	Daño a las sensaciones del dolor; formación de callos, úlceras de pies; pobre circulación en los pies que en ocasiones conduce a la muerte del tejido y que únicamente puede ser tratada por amputación



Figura 35.13 Un diabético checa su nivel de glucosa en la sangre colocando una muestra de sangre en un glucómetro. En comparación con los caucásicos, los hispanos y los afroamericanos tienen casi 1.5 veces más posibilidad de ser diabéticos. Los nativos americanos y los asiáticos están aún entre los de mayor riesgo. Una dieta adecuada ayuda a controlar el azúcar en la sangre, aún en los diabéticos tipo 1.

35.10 Las glándulas adrenales

- Encima de cada riñón se localiza una glándula adrenal dividida en dos partes. Cada parte produce y libera hormonas diferentes.
- Conexiones con Fuentes de energía alternativas 8.7, Neuronas simpáticas 33.8.

Hay dos **glándulas adrenales**; cada una se localiza encima de cada riñón. (En latín *ad-* significa cerca y *renal* se refiere al riñón.) Cada glándula adrenal es como del tamaño de una uva grande. Su capa más externa es la **corteza adrenal** y su porción más interna es la **médula adrenal**. Las dos partes de la glándula están controladas por mecanismos distintos y secretan diferentes hormonas.

Control hormonal de la corteza adrenal

La corteza adrenal secreta tres hormonas esteroides. Una de estas, la **aldosterona**, controla la reabsorción de sodio y del agua en los riñones. El capítulo 41 explica su función en gran detalle. La corteza adrenal también produce y secreta pequeñas cantidades de hormonas sexuales masculinas y femeninas, las cuales se discutirán en la sección 35.12 y en el capítulo 42. Por ahora, nos enfocaremos sobre el cortisol y una hormona adrenal que tienen efectos de largo alcance sobre el metabolismo y la inmunidad.

Un mecanismo de retroalimentación negativa gobierna los niveles de cortisol en la sangre (figura 35.14). Una disminución en el cortisol dispara la secreción de CRH (hormona liberadora de la corticotropina) por el hipotálamo. La CRH entonces estimula la secreción de la ACTH (hormona adrenocorticotrópica). Esta hormona de la pituitaria anterior provoca que la corteza adrenal libere cortisol. El nivel de cortisol en la sangre continúa en aumento hasta que llega a cierto punto. Luego el hipotálamo y la pituitaria anterior bajan su liberación de CRH y ACTH, y la secreción de cortisol también disminuye.

El cortisol tiene muchos efectos. Induce a que las células del hígado degraden su reserva de glucógeno y suprime la absorción de glucosa por otras células. El cortisol también estimula que las células adiposas degraden grasas y que el músculo esquelético degrade proteínas. La degradación de los productos de las grasas y las proteínas funcionan como fuentes alternativas de energía (sección 8.7). El cortisol suprime las respuestas inmunes.

Cuando hay algún daño, enfermedad o ansiedad, el sistema nervioso hace caso omiso del mecanismo de retroalimentación y el cortisol en la sangre puede aumentar. En el corto plazo, esta respuesta ayuda a obtener suficiente glucosa para el cerebro cuando las reservas de alimentos son muy escasas. El cortisol también suprime las respuestas inflamatorias. Como se explica en la siguiente sección, el estrés prolongado y la elevación del nivel de cortisol pueden causar problemas de salud.

Control nervioso de la médula adrenal

La médula adrenal contiene neuronas especializadas de la división simpática (sección 33.8). Al igual que otras neuronas simpáticas, las de la médula adrenal liberan norepinefrina y epinefrina. Sin embargo, en este caso, la norepinefrina y la epinefrina entran a la sangre y funcionan como hormonas más que como neurotransmisores en una sinapsis. La epinefrina y la norepinefrina liberadas en el torrente sanguíneo tienen el mismo efecto sobre un órgano blanco que la estimulación directa por un nervio simpático.

Recuerda que la estimulación simpática desarrolla una función en la respuesta de “corre y pega”. La epinefrina y la norepinefrina dilatan las pupilas, aumentan la respiración y hacen que el corazón comience a latir rápidamente. Ellas preparan al cuerpo para reaccionar en una situación de emoción o de peligro.

Para repasar en casa

¿Cuál es la función de las glándulas adrenales?

- La corteza adrenal secreta aldosterona, cortisol y pequeñas cantidades de hormonas sexuales. La aldosterona afecta las concentraciones de orina y el cortisol afecta el metabolismo y la respuesta al estrés.
- La médula adrenal libera epinefrina y norepinefrina, las cuales preparan al cuerpo para las situaciones de emoción o de peligro.

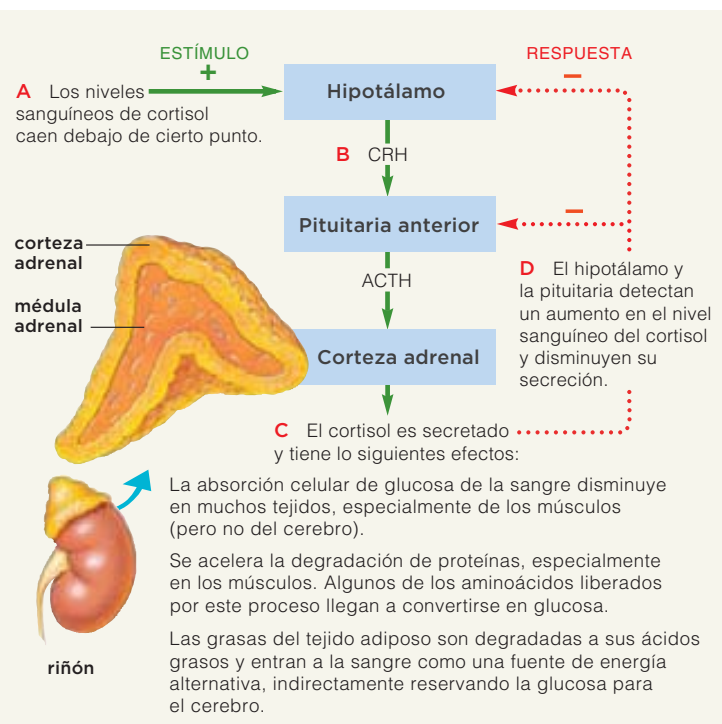


Figura 35.14 Animada Estructura de la glándula adrenal del humano. Una glándula adrenal descansa encima de cada riñón. El diagrama muestra un ciclo de retroalimentación negativa que regula la secreción de cortisol.

35.11 Demasiado o poquito cortisol

- Las respuestas a corto plazo al estrés, nos ayudan a funcionar en momentos difíciles, pero el estrés crónico no es saludable.
- Conexión con Memoria 33.11.

Estrés crónico y cortisol elevado

Cada verano, una manada de papiones olivo (*Papio anubis*) en las sabanas del Serengeti, al este de África, tiene algunos visitantes. Por más de 20 años, el neurobiólogo Robert Sapolsky y sus colegas kenianos han estado estudiando cómo estos papiones interactúan y cómo su posición social influye sus niveles hormonales y su salud.

Recuerda que cuando el cuerpo está estresado, las órdenes del sistema nervioso disparan la secreción de cortisol, epinefrina y norepinefrina. A medida que estas secreciones localizan sus blancos, ayudan al cuerpo a contender con la amenaza inmediata desviando los recursos hacia tareas de largo plazo. Esta respuesta al estrés es altamente adaptativa para una breve explosión de actividad, como cuando se desvía el flujo sanguíneo hacia los músculos de un animal que huye de un predador.

Algunas veces el estrés no finaliza. Los papiones viven en grandes tropas con una jerarquía de dominancia claramente definida. Los que tienen la categoría más alta dentro de la tropa, son los que obtienen primero el alimento, el acicalamiento y las parejas sexuales. Los de jerarquía más baja deben ceder los recursos a los papiones de mayor rango hasta que los confrontan (figura 35.15). No es sorprendente que los papiones de más baja categoría tiendan a tener niveles elevados de cortisol.

Las respuestas fisiológicas al estrés crónico interfieren con el crecimiento, el sistema inmune, la función sexual y la función cardiovascular. Niveles crónicos altamente elevados de cortisol pueden dañar las células del hipocampo, una región del cerebro central que interviene en la memoria y el aprendizaje (sección 33.11).

También veremos el impacto a largo plazo de los niveles elevados de cortisol en los humanos afectados por el síndrome de Cushing o hipercortisolismo. Este raro desorden metabólico podría ser disparado por un tumor en la glándula adrenal, la excesiva secreción de ACTH por la pituitaria anterior, o el constante uso de la droga cortisona. Los médicos frecuentemente prescriben cortisona para aliviar el dolor, la inflamación u otros problemas de salud. Sin embargo, el cuerpo la convierte en cortisol.

Los síntomas de hipercortisolismo incluyen una cara redonda e hinchada, como “cara de luna” y un aumento en la deposición de grasa en el torso. La presión sanguínea y la glucosa en sangre llegan a ser inusualmente altas. Los conteos de glóbulos blancos son tan bajos que las personas son más propensas a tener infecciones. La piel delgada, la disminución en la densidad del hueso y la pérdida de masa muscular son algunos de los síntomas comunes. Las heridas podrían sanar muy lentamente y el ciclo menstrual de las mujeres podría ser errático o inexistente. Los hombres podrían ser impotentes. Frecuentemente, el hipocampo se contrae y los pacientes con los más altos niveles de cortisol también presentan la mayor reducción del hipocampo, y la memoria más dañada.



Figura 35.15 Un papión dominante (*derecha*) elevando el nivel de estrés, y el nivel de cortisol, de un miembro menos dominante de su manada.

¿El estrés social relacionado al estatus puede afectar la salud humana? Las personas que tienen un bajo nivel socioeconómico tienden a tener más problemas de salud; obesidad, hipertensión y diabetes, que aquellas de mejor posición económica. Estas diferencias persisten aún después de que los investigadores excluyen las causas obvias, como las variaciones en la dieta y el acceso a los servicios de salud. Una hipótesis al respecto, es que los niveles aumentados del cortisol causados por un estatus social bajo, podrían ser un eslabón entre la pobreza y las pobres condiciones de salud.

Bajos niveles de cortisol

La tuberculosis y otras enfermedades infecciosas pueden dañar las glándulas adrenales, y disminuir o alterar las secreciones de cortisol. La consecuencia de esto es la enfermedad de Addison o hipocortisolismo. En los países desarrollados, este desorden hormonal por lo regular surge después de ataques autoinmunes a las glándulas adrenales. El presidente John F. Kennedy tuvo esta forma de desorden. Los síntomas frecuentemente incluyen fatiga, debilidad, depresión, pérdida de peso y oscurecimiento de la piel. Si los niveles de cortisol llegan a ser demasiado bajos, el azúcar en la sangre y la presión sanguínea pueden caer a niveles que ponen en peligro la vida. La enfermedad de Addison es tratada con una forma de cortisona sintética.

Para repasar en casa

¿Cuáles son los efectos que causan los niveles anormales de cortisol?

- Altos niveles de cortisol, producidos por estrés crónico o por desorden endocrino, dañan el crecimiento, aumentan el tiempo para sanar las heridas, alteran la función sexual y la memoria. La presión sanguínea y el nivel de azúcar en la sangre incrementan más de lo normal.
- Por el contrario, con bajos niveles de colesterol, bajan los niveles de azúcar en sangre y de la presión sanguínea. Si estos bajan demasiado, se corre el riesgo de perder la vida.

35.12 Otras glándulas endocrinas

- Las funciones de las gónadas, la glándula pineal y del timo, cambian conforme un individuo entra a la pubertad.
- Conexiones con La formación de gametos 10.5, Señales visuales 34.9.

Las gónadas

Las **gónadas**, u órganos primarios reproductivos producen gametos (óvulos o espermia), así como también las hormonas sexuales. La gónadas de los vertebrados machos son los testículos, y la principal hormona que secretan es la **testosterona**, la hormona sexual masculina. Las gónadas femeninas son los ovarios. Estos secretan principalmente **estrógenos** y **progesterona**, la hormonas sexuales femeninas. La figura 35.16 muestra la localización de las gónadas en el humano.

La **pubertad** es una etapa pos-embrionaria del desarrollo cuando maduran los órganos y estructuras reproductivas. Durante la pubertad, los ovarios de una hembra incrementan su producción de estrógenos, los cuales causan que se desarrollen los senos y otros caracteres sexuales secundarios femeninos. Los **estrógenos** y la **progesterona** controlan la formación del óvulo y preparan el útero para el embarazo. En los machos, un aumento en el nivel de testosterona dispara el establecimiento de la formación de espermia y el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios.

El hipotálamo y la pituitaria anterior controlan la secreción de las hormonas sexuales (figura 35.17). En machos y hembras, el hipotálamo produce GnRH (hormona liberadora de gonadotropina). Este liberador causa que la pituitaria anterior secrete las hormonas folículo estimulante (FSH) y luteinizante (LH). La FSH y la LH causan que las gónadas secreten hormonas sexuales.

Los testículos secretan la mayor parte de la testosterona, pero también hacen un poquito de estrógeno y de progesterona. El estrógeno es necesario para la formación del espermia. De igual manera, los ovarios de una hembra sintetizan estrógeno y progesterona en su mayor parte, pero también hacen un poquito de testosterona. La presencia de testosterona contribuye a la libido, el deseo sexual.

Discutiremos en detalle la función de las hormonas sexuales en la formación de los gametos, el ciclo menstrual, y el desarrollo, en el capítulo 42.

La **glándula pineal**

La glándula pineal

La **glándula pineal** se localiza en una zona muy profunda del cerebro. Esta glándula pequeña, con forma de cono de pino secreta **melatonina**, una hormona que sirve como un mecanismo de tiempo interno o reloj biológico. La secreción de melatonina baja cuando la retina detecta luz y envía señales a lo largo del nervio óptico hacia el cerebro (sección 34.9).



Figura 35.16 Localización de las gónadas de humano, las cuales producen gametos y secretan hormonas sexuales.

La melatonina podría afectar las gónadas del humano. Una declinación en la producción de esta hormona comienza en la pubertad y al mismo tiempo podría ayudar a iniciarla. Se sabe que algunos desordenes de la glándula pineal aceleran o retrasan la pubertad.

La melatonina también estimula las neuronas que pueden bajar la temperatura corporal y hacernos sentir somnolientos cuando hay luz tenue. Este nivel de melatonina en la sangre alcanza su máximo a la mitad de la noche. La exposición a la luz brillante pone en marcha un reloj biológico que controla el sueño *versus* la vigilia. Se recomienda a los viajeros que cruzan muchos husos horarios que pasen cierto tiempo bajo el sol después de llegar a su destino. Hacer esto les ayuda a restablecer su reloj biológico y minimizar el cambio de horario.

En el invierno, el desorden estacional efectivo, también llamado “depresión de invierno”, causa que algunas personas se deprimen, devoren carbohidratos e incrementen sus deseos de dormir. La luz artificial brillante por la mañana disminuye la actividad de la glándula pineal y puede mejorar el humor.

El timo

El **timo** se encuentra debajo del esternón. Secreta timosinas, que son hormonas que ayudan a madurar a los glóbulos blancos llamados células T, las cuales luchan contra la infección. El timo crece hasta la pubertad, cuando es del tamaño de una naranja. Luego, el aumento en las hormonas sexuales provoca que se contraiga, y que declinen sus secreciones.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las funciones de las gónadas, la glándula pineal y el timo?

- Los ovarios femeninos o los testículos masculinos son las gónadas, que producen las hormonas sexuales y los gametos.
- La glándula pineal está en el interior del cerebro y produce melatonina, la cual controla los ciclos de sueño y vigilia, y el inicio de la pubertad.
- El timo está en el pecho y secreta timosinas, que son necesarias para la maduración de los linfocitos llamados células T.

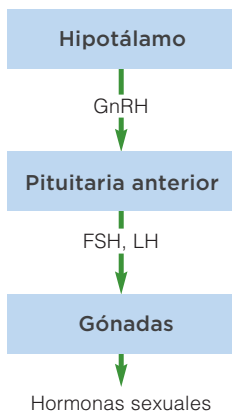


Figura 35.17

Diagrama generalizado que muestra el control de la secreción de las hormonas sexuales.

- Los genes que codifican los receptores de hormonas y enzimas, que participan en la síntesis de las hormonas, han evolucionado a través del tiempo.
- Conexiones con Duplicación de genes 12.5, Intrones 14.3, Muda 25.11.

La evolución de la diversidad hormonal

Podemos trazar las raíces evolutivas de algunas hormonas y receptores de vertebrados tiempo atrás, hasta las moléculas de señalización en los invertebrados. Por ejemplo, los receptores de las hormonas FSH, LH y TSH tienen una estructura similar. Los genes que codifican estos receptores tienen una secuencia similar y tienen intrones (ADN no codificante) en los mismos lugares. Las formas de receptores ligeramente diferentes probablemente evolucionaron cuando algún gen fue duplicado, luego las copias mutaron con el tiempo (sección 12.5).

¿Cuándo surgió el gen ancestral? Las anémonas marinas no tienen un sistema endocrino, pero tienen un gen para una proteína receptora igual que para la FSH. Esto sugiere que el gen receptor ancestral existió desde hace mucho tiempo en un ancestro común para las anémonas marinas y los vertebrados.

Los receptores para el estrógeno también podrían tener una historia muy larga. Las babosas marinas (figura 35.18), un tipo de moluscos, tienen receptores que son similares a los receptores del estrógeno de vertebrados.

Las hormonas y la muda

Otras hormonas pertenecen únicamente a los vertebrados. Por ejemplo, los artrópodos, dentro de los cuales se incluyen los cangrejos y los insectos, tienen una cutícula externa muy dura que arrojan periódicamente conforme van creciendo (sección 25.11). El desprendimiento de la vieja cutícula se llama muda o ecdisis. Una cutícula suave se forma debajo de la vieja, antes de que el animal mude. Aunque los detalles varían entre los grupos de artrópodos, la muda generalmente está bajo control de la **ecdisona**, una hormona esteroide.

La glándula de la muda de los artrópodos produce y almacena la ecdisona, luego la libera para su distribución a todo el cuerpo cuando existen las condiciones favorables para la ecdisis. Las neuronas que secretan la hormona en el interior del cerebro controlan la liberación de la ecdisona. Las neuronas responden a señales internas y a información ambiental, como la luz y la temperatura.

La figura 35.19 es un ejemplo de los puntos de control en las jaibas y otros crustáceos. En respuesta a la información ambiental, la secreción de una hormona que inhibe el proceso de muda declina y la secreción de la ecdisona aumenta. La ecdisona induce cambios en la estructura y la fisiología del artrópodo. La cutícula existente se separa de la epidermis y de los músculos. Las capas más internas de la vieja cutícula se degradan. Al mismo tiempo, las células de la epidermis secretan la nueva cutícula.

Los pasos en el proceso de la muda difieren al de los insectos, los cuales no poseen la hormona inhibidora de la muda. En lugar de ella, la estimulación del cerebro del insecto

Figura 35.18 La babosa marina (*Aplysia*), un tipo de molusco. Algunos receptores de sus membranas plasmáticas son similares a los receptores de los vertebrados que ligán la hormona esteroide estrógeno.

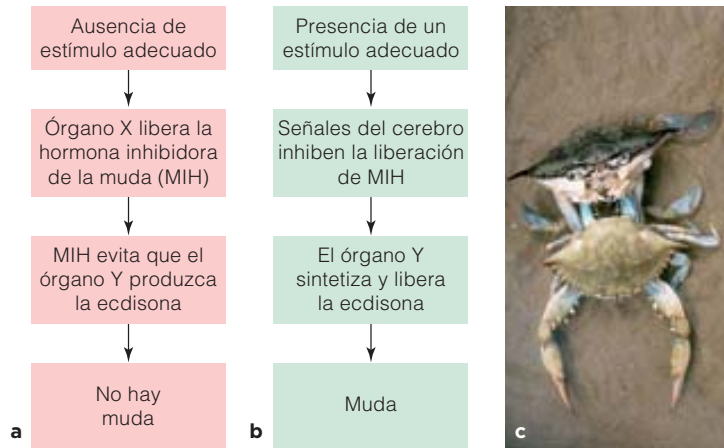


Figura 35.19 Control hormonal de la muda en crustáceos como las jaibas. Dos órganos secretadores de hormonas tienen una función importante. El órgano X está en el tallo ocular. El órgano Y está en la base de las antenas de la jaiba.

(a) En la ausencia de información ambiental para la muda, las secreciones del órgano X evitan la muda. (b) Cuando son estimulados por información ambiental adecuada, el cerebro envía señales nerviosas que inhiben la actividad del órgano X. Con el órgano X suprimido, el órgano Y libera la ecdisona que estimula la muda.

(c) Una jaiba recién mudada con su vieja caparazón. El nuevo caparazón aún estará suave por las próximas 12 horas, convirtiéndose en una jaiba "suavemente protegida". En este estado, la jaiba es altamente vulnerable a los depredadores, incluyendo a las personas amantes de los mariscos.

to pone en movimiento una cascada de señales que disparan la producción de la ecdisona. Los químicos que son análogos a la ecdisona o que interfieren con su función, son usados como insecticidas. Cuando tales insecticidas son lavados de los campos y llegan a los mantos de agua, pueden afectar las respuestas relacionadas a la muda en otros artrópodos, como langostas, cangrejos o camarones.

Para repasar en casa

¿Qué tipos de sistemas hormonales encontramos en los invertebrados?

■ Podemos encontrar las raíces evolutivas del sistema endocrino de los vertebrados en los invertebrados. Los cnidarios, como las anémonas, y los moluscos como las babosas marinas tienen receptores que se asemejan a los que ligán las hormonas de los vertebrados.

■ Los invertebrados también tienen hormonas que no tienen una contraparte en los vertebrados. Las hormonas que controlan el proceso de la muda o ecdisis en los artrópodos son un buen ejemplo.

La testosterona y los estrógenos tienen una estructura muy similar y las enzimas pueden interconvertirlas. La aromatasa convierte la testosterona en estrógenos. Cuando células de humano crecen en cultivo y se exponen al herbicida atrazina, su actividad de aromatasa se incrementa, de modo que la testosterona llega a convertirse en estrógeno. La atrazina podría causar los mismos efectos que en las ranas, lo cual debería explicar la alteración en los órganos sexuales de las ranas, reportado por primera vez por Tyrone Hayes.

¿Por qué opción votarías?

Debería seguirse usando la atrazina mientras los estudios sobre sus efectos en el ambiente y en la salud se están investigando con más detalle? Visita CengageNOW para ver detalles y votar en línea.



Resumen

Sección 35.1 Las hormonas, los **neurotransmisores**, las **moléculas de señalización local** y las **feromonas** son químicos secretados por un tipo celular y que afectan el comportamiento de otras células; las células blanco. Cualquier célula es un blanco si tiene los receptores para una molécula señal.

Todos los vertebrados tienen un **sistema endocrino** de glándulas y células secretoras. En la mayoría de los casos, las secreciones hormonales viajan a través del torrente sanguíneo a blancos distantes.

■ Usa la animación en CengageNOW para aprender acerca de las principales fuentes de hormonas en el cuerpo humano.

Sección 35.2 Algunas hormonas esteroides entran a una célula blanco y se ligan a receptores que se localizan en el interior de la célula. Otras se ligan a la membrana plasmática de las células y alteran las propiedades de la membrana.

Las hormonas peptídicas y proteínicas se ligan a receptores en la membrana plasmática. El ligamiento podría conducir a la formación de un **segundo mensajero**, el cual transmite la señal al interior celular.

■ Usa la animación en CengageNOW para comparar los mecanismos de acción de las hormonas esteroides y proteínicas.

Sección 35.3, 35.4 El **hipotálamo**, una región del cerebro anterior, está estructural y funcionalmente ligado a la **glándula pituitaria**, conformando un comando central para el control homeostático.

La pituitaria posterior libera dos hormonas sintetizadas por las neuronas del hipotálamo. La **hormona antidiurética** actúa en los riñones para concentrar la orina. La **oxitocina** actúa sobre el útero y los conductos lácteos. Otras neuronas hipotálamicas secretan **liberadores** e **inhibidores** que estimulan o disminuyen la secreción de hormonas por la pituitaria anterior.

La pituitaria anterior produce varias hormonas que regulan otras glándulas. La **hormona adrenocorticotrópica** actúa sobre las glándulas adrenales. La **hormona folículo estimulante** y la **hormona luteinizante** regulan las gónadas. La tiroides es estimulada por la **hormona estimulante de la tiroides**. Las glándulas mamarias son estimuladas por la **prolactina**. La pituitaria anterior también sintetiza la **hormona del crecimiento**, la cual afecta las células de todo el cuerpo y estimula el crecimiento de los huesos. El gigantismo, el enanismo y la acromegalia son una consecuencia de las mutaciones que afectan la función normal de la hormona del crecimiento.

■ Usa la animación en CengageNOW para estudiar como interactúan el hipotálamo y la pituitaria.

Sección 35.5 Además de las principales glándulas del sistema endocrino, hay células que secretan hormonas en los tejidos y en los órganos de todo el cuerpo. La mayoría de las células tienen receptores que son estimulados por muchas hormonas diferentes.

Secciones 35.6, 35.7 Un mecanismo de retroalimentación para la pituitaria anterior y el hipotálamo gobierna la **glándula tiroides** que se localiza en la base del cuello. La tiroides afecta la tasa metabólica y el desarrollo. El yodo es necesario para la función normal de la tiroides.

Cuatro **glándulas paratiroides** sintetizan una hormona que actúa sobre las células óseas y del riñón, y eleva el nivel del calcio en la sangre.

Secciones 35.8, 35.9 El **páncreas** está en la cavidad abdominal y tiene funciones exocrinas y endocrinas. Las células beta secretan insulina cuando los niveles de glucosa en sangre son altos. La insulina estimula la absorción de la glucosa por las células del músculo y del hígado. Cuando la cantidad de glucosa en la sangre es baja, las células alfa secretan **glucagon**, el cual induce la degradación de glucógeno y la glucosa es liberada del hígado hacia el torrente sanguíneo. Las dos hormonas funcionan de manera opuesta para mantener los niveles de glucosa en sangre dentro de un rango óptimo.

La diabetes puede ocurrir cuando el cuerpo no secreta insulina o sus células blanco no responden a ella.

■ Usa la animación en CengageNOW para ver cómo las acciones de la insulina y del glucagon regulan el azúcar en la sangre.

Secciones 35.10, 35.11 Hay una **glándula adrenal** en cada riñón. La **corteza adrenal** secreta **aldosterona** que tiene su efecto sobre el riñón y el **cortisol** que es la hormona del estrés. La secreción del cortisol hacia el hipotálamo y la glándula pituitaria anterior es gobernada por un mecanismo de retroalimentación negativa. En los momentos de estrés, el sistema nervioso invalida los controles de retroalimentación.

La norepinefrina y la epinefrina liberadas de la **médula adrenal** por las neuronas, afectan a los órganos como lo hace la estimulación simpática; estas hormonas conducen a la respuesta de "corre y pega".

■ Usa la animación en CengageNOW para ver cómo los niveles de cortisol son mantenidos por retroalimentación negativa.

Sección 35.12 Las **gónadas** (ovarios y testículos) secretan hormonas sexuales. Los ovarios principalmente secretan **estrógenos** y **progesterona**. Los testículos secretan principalmente **testosterona**. Las hormonas sexuales controlan la formación de los gametos y en la **pubertad**, regulan el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios.

La luz suprime la secreción de **melatonina** por la **glándula pineal** en el cerebro. La melatonina afecta los mecanismos de regulación de los relojes biológicos internos.

El **timo**, que se localiza en el pecho, produce hormonas que ayudan a la maduración de algunos linfocitos (células T).

Sección 35.13 Algunos receptores de hormonas de vertebrados son similares a los receptores de los invertebrados. Esto sugiere que los receptores evolucionaron a partir de un ancestro común para ambos grupos. La hormona esteroide **ecdisona** afecta la muda en los artrópodos y no tiene una contraparte en los vertebrados.

Ejercicio de análisis de datos

La contaminación del agua por químicos usados en la agricultura afecta la función reproductiva de algunos animales ¿Habrán efectos sobre los humanos? La dermatóloga Shann Swann y sus colaboradores estudiaron esperma colectado de hombres en cuatro ciudades en Estados Unidos (figura 35.20). Los hombres eran pareja de mujeres que se habían embarazado y estaban de visita en una clínica prenatal, de modo que todas eran fértiles. De las cuatro ciudades, Columbia, en Missouri, que está localizada en el condado con más tierras de cultivo. La ciudad de Nueva York, en Nueva York, localizada en un área que no es agrícola.

1. ¿En cuál de las ciudades se registró el más alto y el más bajo conteo de espermias?
2. ¿En cuál de las ciudades las muestras mostraron la más alta y la más baja motilidad (capacidad para moverse) del esperma?
3. El envejecimiento, el fumar y las enfermedades transmitidas sexualmente afectan de manera adversa la producción de esperma. ¿Podrían las diferencias en estas variables, explicar las diferencias regionales en el conteo de espermias?
4. ¿Apoyarían estos datos la hipótesis de que vivir cerca de las granjas agrícolas pueden afectar adversamente la función reproductiva masculina?

	Localización de la clínica			
	Columbia, Missouri	Los Ángeles, California	Minneapolis, Minnesota	Nueva York, Nueva York
Edad promedio	30.7	29.8	32.2	36.1
Porcentaje de no fumadores	79.5	70.5	85.8	81.6
Porcentaje con historia de ETS	11.4	12.9	13.6	15.8
Conteo de espermias (millones/ml)	58.7	80.8	98.6	102.9
Porcentaje de espermias motiles	48.2	54.5	52.1	56.4

Figura 35.20 Datos de un estudio del esperma colectado de hombres que eran parejas de mujeres embarazadas, que visitaron las clínicas de salud prenatales en una de las cuatro ciudades. ETS significa Enfermedades Transmitidas Sexualmente.

Autoevaluación *Respuestas en el Apéndice III*

1. _____ son moléculas señal que viajan por la sangre y afectan células distantes en el mismo individuo.
 - a. Hormonas
 - b. Neurotransmisores
 - c. Feromonas
 - d. Moléculas de señalización local
 - e. ambas, a y b
 - f. de a hasta d
2. Una _____ es sintetizada a partir del colesterol y puede difundirse a través de la membrana plasmática.
 - a. hormona esteroide
 - b. feromona
 - c. hormona peptídica
 - d. todas las anteriores
3. Relaciona cada hormona pituitaria con su blanco.

_____hormona antidiurética	a. gónadas (ovarios, testículos)
_____oxitocina	b. glándulas mamarias, útero
_____hormona luteinizante	c. riñones
_____hormona de crecimiento	d. la mayoría de las células del cuerpo
4. Los liberadores secretados por el hipotálamo causan la secreción de hormonas por el lóbulo pituitario _____.
 - a. anterior
 - b. posterior
5. En adultos, demasiada _____ puede causar acromegalia.
 - a. hormona de crecimiento
 - b. cortisol
 - c. insulina
 - d. melatonina
6. Una dieta con deficiencia en yodo puede causar _____.
 - a. raquitismo
 - b. bocio
 - c. diabetes
 - d. gigantismo
7. Bajos niveles de calcio en sangre inducen la secreción por _____.
 - a. glándulas adrenales
 - b. ovarios
 - c. glándulas paratiroides
 - d. la glándula tiroides
8. _____ baja los niveles de glucosa en sangre; _____ los aumenta.
 - a. Glucagon; insulina
 - b. Insulina; glucagon
9. El _____ tiene funciones endocrinas y exocrinas.
 - a. hipotálamo
 - b. páncreas
 - c. glándula pineal
 - d. glándula paratiroidea
10. La secreción de _____ suprime las respuestas inmunes.
 - a. melatonina
 - b. hormona antidiurética
 - c. hormona tiroides
 - d. cortisol

11. La exposición a la luz brillante baja los niveles en sangre de _____.
 - a. glucagon
 - b. melatonina
 - c. hormona tiroidea
 - d. hormona paratiroidea
12. ¿Cierto o falso? Algunas células del corazón y del riñón secretan hormonas.
13. ¿Cierto o falso? Solamente las mujeres producen la hormona folículo estimulante (FSH); solamente los hombres producen la hormona luteinizante (LH).
14. ¿Cierto o falso? Todas las hormonas secretadas por artrópodos como cangrejos e insectos también son secretadas por los vertebrados.
15. Relaciona los términos de la izquierda con los de la opción más razonable de la derecha.

_____médula adrenal	a. afectada por la duración del día
_____glándula tiroides	b. una molécula de señalización local
_____glándula pituitaria	c. secreta hormonas sintetizadas en posterior el hipotálamo
_____islas pancreáticas	d. fuente de epinefrina
_____glándula pineal	e. secretan insulina, glucagon
_____prostaglandina	f. hormonas que requieren yodo

■ Visita **CengageNOW** para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Un estudio con enfermeras sugiere que el cambio de turno en la noche aumenta el riesgo de contraer cáncer de mama. Los cambios en el nivel de melatonina podrían contribuir a este incremento. Hay evidencias de que esta hormona puede bajar la tasa de división de las células cancerígenas. Las enfermeras que trabajan en el turno de la noche tienden a tener niveles más bajos de melatonina que las que trabajan durante el día. ¿Por qué la secreción de esta hormona es especialmente reducida durante la noche?
2. La secreción de las hormonas sexuales hacia el hipotálamo y la pituitaria es gobernada por un ciclo de retroalimentación negativa, como en el caso del cortisol y de la hormona tiroidea. Debido a esto, un veterinario puede averiguar si una perrita ha sido esterilizada o no, mediante una prueba sanguínea. Las perras que aún tienen sus ovarios poseen más bajos niveles de la hormona luteinizante (LH) en la sangre, que las perras que han sido castradas. Explica por qué la remoción de los ovarios resulta en un aumento en los niveles de LH en la sangre.

Soporte estructural y movimiento

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Abultando músculos

La hormona sexual masculina, testosterona, tiene efectos anabólicos. Estimula la síntesis de proteínas y así aumenta la masa muscular. He aquí una razón por la cual los hombres, que naturalmente fabrican mucha testosterona, tienden a ser más musculosos que las mujeres, las cuales fabrican mucho menos (figura 36.1). También explican por qué algunos *físico-culturistas* y atletas recurren a los esteroides anabólicos (derivados sintéticos de la testosterona) o a suplementos que supuestamente elevan los niveles naturales de testosterona.

Por ejemplo, a finales de la década de 1990, la androstenodiona, o "andro", se volvió muy popular después de que un jugador de béisbol, Mark McGwire, reconoció haberla utilizado durante su exitoso intento por romper el récord de más jonrones en una temporada en las ligas mayores. La andro se forma de manera natural en el cuerpo como un intermediario en la síntesis de la hormona sexual, testosterona.

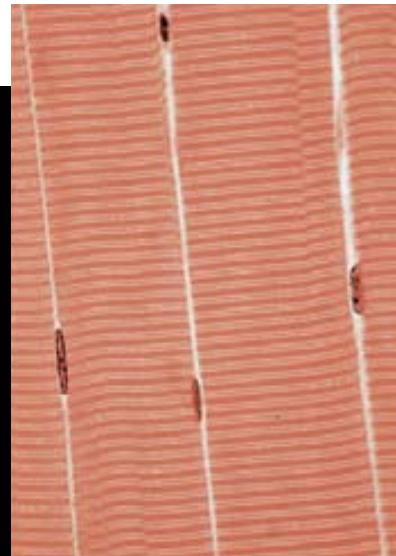
¿El consumo de andro como un suplemento dietético mejora el rendimiento atlético? Los resultados de los pocos estudios controlados son desiguales. Además, la andro, como todos los esteroides anabólicos, tiene efectos colaterales. Aumenta el nivel de la hormona femenina en el hombre, estrógeno, que también puede formarse a partir del andro. El estrógeno tiene efectos de feminización sobre los varones, incluyendo el encogimiento de los testículos, la formación de pechos semejantes a los femeninos y pérdida de cabello. También, al igual que todos los esteroides anabólicos, incrementa el riesgo de daño hepático y ataques cardiovasculares.

En 2004, la U.S. Food and Drug Administration (Departamento de Alimentos y Medicinas de Estados Unidos) (FDA, por sus siglas en inglés) anunció que, a la luz de tales efectos colaterales, quedaba prohibida su venta. A pesar de esta publicidad negativa, algunos atletas continuaron usándolo, con todo y que arriesgaban su salud y su reputación.

También emplean suplementos nutricionales aprobados, como la creatina, una cadena corta de aminoácidos. El cuerpo crea algo de creatina y obtiene más de los alimentos. Cuando los músculos deben contraerse de manera fuerte y rápida, por lo regular acuden primero a la creatina fosforilada como una fuente de energía instantánea.

¿Funciona esta sustancia? En algunos estudios controlados mejoró el rendimiento durante ejercicios breves de alta intensidad. No obstante, una ingesta excesiva de creatina genera presión sobre los riñones. Así pues, es demasiado pronto para saber si los suplementos traen efectos colaterales a largo plazo. Además, ninguna agencia regulatoria verifica cuánta creatina hay en los productos comerciales.

En este capítulo volveremos a los sistemas esquelético y muscular. Lo que aprendas aquí te ayudará a evaluar hasta qué grado pueden y deben forzarse ambos sistemas buscando un rendimiento excepcional.



¡Mira el video! Figura 36.1 *Izquierda*, un hombre con abundante tejido muscular esquelético, el cual presenta filas paralelas de fibras musculares (*foto superior*).

Conceptos básicos



Esqueletos de invertebrados

Las fuerzas contráctiles ejercidas contra un esqueleto mueven los cuerpos de los animales. En muchos invertebrados, una cavidad corporal llena de fluido se considera un esqueleto hidrostático. Otros tienen un exoesqueleto de estructuras rígidas en la superficie del cuerpo. Otros más cuentan con un esqueleto interno, denominado endoesqueleto. [Sección 36.1](#)



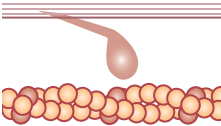
Esqueletos de vertebrados

Los vertebrados poseen un endoesqueleto de cartílago, hueso o ambos. Los huesos interactúan con los músculos para mover el cuerpo. También protegen y apoyan a los órganos y almacenan minerales. Las células sanguíneas se forman en algunos huesos. Una articulación es un lugar donde se unen los huesos. Hay varias clases de ellas. [Secciones 36.2-36.5](#)



La asociación músculo-hueso

Los músculos esqueléticos son haces de fibras musculares que interactúan con los huesos y también entre sí. Algunos producen movimientos al actuar como pares o grupos. Otros se oponen o invierten la acción de un músculo asociado. Los tendones unen los músculos esqueléticos a los huesos. [Sección 36.6](#)



Función del músculo esquelético

Las fibras musculares se contraen en respuesta a señales provenientes de una neurona motora. Una fibra muscular contiene muchas miofibrillas, dividida cada una de modo transversal en los sarcómeros. Las interacciones conducidas por el ATP entre filamentos de proteínas acortan los sarcómeros, con lo cual ocasionan la contracción muscular. [Secciones 36.7-37.11](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Este capítulo desarrolla algunas de las características animales y tendencias evolutivas que aprendiste en los capítulos 25 y 26.
- También aumentará tu conocimiento acerca de los tejidos conectivo (32.3) y muscular (32.4).
- Sabrás más del trastorno relacionado con el cromosoma X, denominado distrofia muscular (12.4), y cómo pueden afectar los músculos las endosporas bacterianas (21.6).
- Verás ejemplos de transporte activo (5.4) y revisarás los filamentos involucrados en el movimiento celular (4.13).
- Se analizará de nuevo el control nervioso del músculo (33.5) y los efectos de algunas hormonas (35.6).

36.1 Esqueletos de invertebrados

- Hay esqueletos internos y externos.
- Conexiones con Cnidarios 25.5, Anélidos 25.7, Artrópodos 25.12, Equinodermos 25.18.

Cuando piensas en un esqueleto, probablemente imaginas una estructura interna de huesos, pero éste es sólo un tipo. En otros animales, un esqueleto se compone de un fluido o de partes rígidas externas. Las secciones del cuerpo se mueven cuando los músculos interactúan con el esqueleto.

Esqueletos hidrostáticos

Algunos animales, como los cnidarios y los anélidos, tienen un **esqueleto hidrostático**: una o varias cámaras cerradas llenas de fluido sobre la cual actúan los músculos. Por ejemplo, el cuerpo de una anémona de mar se infla gracias al agua que fluye a su interior a través de su boca y llena su cavidad gastrovascular (figura 36.2). El movimiento de los cilios provoca el flujo entrante de agua. Al contraerse un anillo de músculos alrededor de la boca se atrapa el agua en el cuerpo. Las contracciones de otros músculos pueden hacer que se redistribuya el líquido y alterar la forma del

cuerpo. Por analogía, piensa en cómo cambia su forma un globo lleno de agua al apretarlo o jalarlo.

Una anémona tiene unos músculos circulares que rodean su cuerpo, y otros longitudinales que corren de la parte superior a la inferior. Al contraer los circulares y relajar los longitudinales, se hace más larga y delgada. Cuando los circulares se relajan y los longitudinales se contraen, se hace más corta y gruesa. El animal también puede abrir la boca, contraer ambos músculos y acortar sus tentáculos. Esta acción impulsa más fluido desde la cavidad gastrovascular al exterior del cuerpo, y éste se encoge en una posición de reposo protector (figura 36.2b).

En las lombrices de tierra, un celoma dividido en muchos segmentos llenos de fluido es el esqueleto hidrostático (sección 25.7). Los músculos longitudinales y circulares aplican presión sobre el fluido celomático en cada segmento y provoca que se haga largo y estrecho, o corto y ancho. Las ondas de contracción que corren a lo largo del cuerpo mueven a la lombriz a través de la tierra (figura 36.3).

Exoesqueletos

Un **exoesqueleto** es una cobertura rígida del cuerpo a la cual se unen los músculos. Por ejemplo, los moluscos bivalvos, como las almejas y las vieiras, poseen una concha articulada de dos partes.

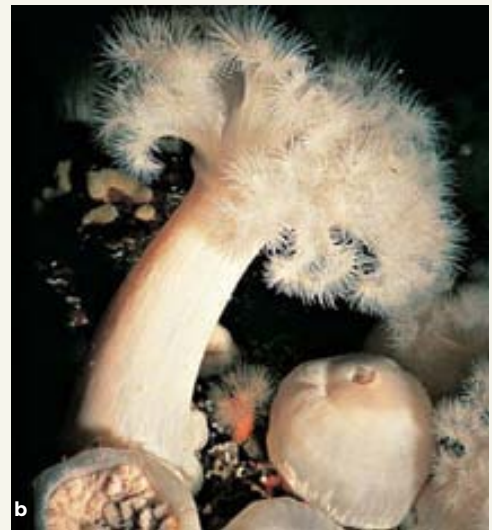
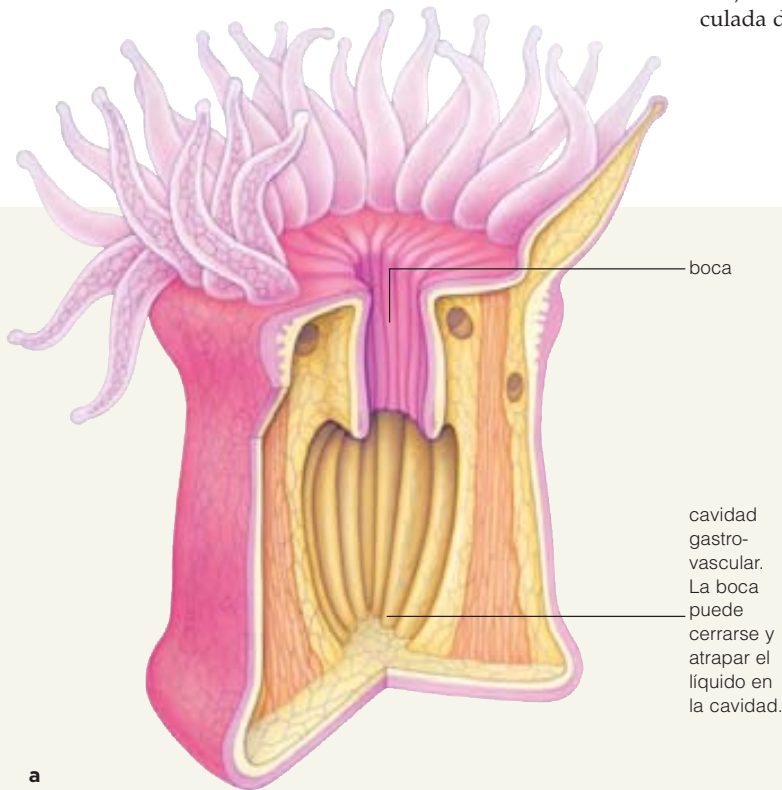


Figura 36.2 Animada Esqueleto hidrostático de una anémona de mar. **(a)** El agua es llevada al interior de la cavidad gastrovascular a través de la boca. Cuando la cavidad está llena y la boca se cierra, los músculos pueden actuar sobre el fluido atrapado y alterar la forma del cuerpo. Existen dos conjuntos de músculos: Los circulares rodean el cuerpo. Los longitudinales corren a lo largo de él. **(b)** Una anémona inflada con agua (izquierda) y otra que la ha expulsado y la saca a sus tentáculos (derecha).

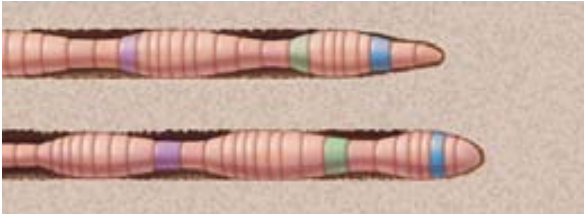


Figura 36.3 Cómo se mueve una lombriz de tierra a través de la tierra. Los músculos actúan sobre el fluido celómico en segmentos individuales del organismo y cambian la forma de los fragmento. Un segmento se estrecha cuando el músculo circular que lo rodea se contrae y el músculo longitudinal que corre a lo largo de su cuerpo se relaja. El segmento se ensancha cuando el músculo circular se relaja y el longitudinal se contrae.

Un poderoso músculo unido a las dos valvas de la concha puede jalarlas juntas, cerrándola. Algunas vieiras pueden desplazarse a través del agua abriendo y cerrando su concha. Cada vez que ésta se abre, impulsando el agua hacia fuera, la vieira se desliza un poco hacia atrás.

Los cangrejos, las arañas, los insectos y otros artrópodos tienen un exoesqueleto articulado con sitios de unión para conjuntos de músculos que jalan de las partes rígidas. Por ejemplo, cuando los músculos unidos al tórax de una mosca se contraen y relajan de manera alternada, sus alas se agitan (figura 36.4).

La redistribución de los fluidos del cuerpo también desempeña un papel en algunos movimientos de los artrópodos. En las arañas, los músculos unidos al exoesqueleto se contraen y jalan las patas hacia adentro, pero no hay músculos opositores para sacarlas de nuevo. A falta de eso, se contrae un gran músculo del tórax, el cual provoca que la sangre aumente bruscamente en las patas traseras (figura 36.5). De manera similar, la redistribución del fluido extiende la probóscide de una palomilla o mariposa, lo cual permite al insecto sorber el néctar.

Endoesqueletos

Un **endoesqueleto** es un almacén interno de elementos rígidos al que se unen los músculos. Los equinodermos y los vertebrados cuentan con endoesqueleto. El esqueleto de los equinodermos, como las estrellas (figura 36.6) y los erizos de mar se compone de placas de carbonato de calcio incrustadas en la pared del cuerpo.

Para repasar en casa

¿Qué clases de esqueletos poseen los invertebrados?

- Los animales de cuerpo blando, como las anémonas de mar y las lombrices de tierra tienen un esqueleto hidrostático, el cual es un fluido encerrado que contrae los músculos sobre los que actúa.
- Algunos moluscos y todos los artrópodos poseen un esqueleto externo rígido, o exoesqueleto.
- Los equinodermos cuentan con un endoesqueleto, o esqueleto interno.

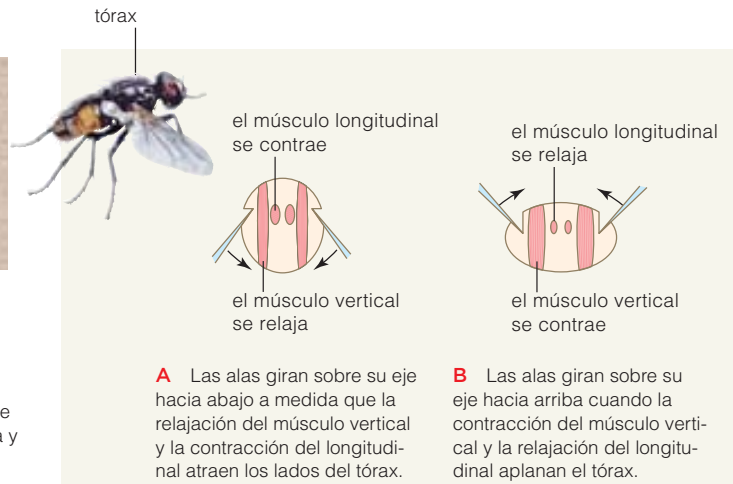


Figura 36.4 Animada Movimiento del ala de una mosca. Las alas se unen al tórax en puntos de pivoteo o de giro. Cuando los músculos que se hallan dentro del tórax se contraen y se relajan, éste modifica su forma y las alas giran sobre el eje hacia arriba y hacia abajo en los puntos de unión.

Figura 36.5 Vista lateral de una araña saltarina realizando un salto. Cuando se contrae un gran músculo en el tórax, el volumen de la cavidad torácica disminuye y fuerza a la sangre hacia las patas traseras. El aumento resultante de alta presión de líquido extiende las patas. Algunas arañas saltarinas consiguen saltar una distancia equivalente a 25 veces la longitud de sus cuerpos.

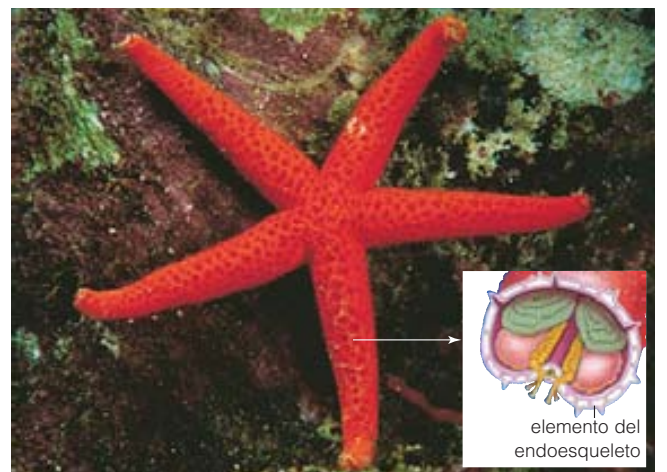


Figura 36.6 Una estrella de mar. El diagrama muestra una sección transversal de uno de sus brazos. Placas rígidas incrustadas en la pared del organismo forman un endoesqueleto.

36.2 El endoesqueleto de los vertebrados

- Todos los vertebrados tienen un endoesqueleto. En la mayoría de los grupos, el endoesqueleto consta principalmente de huesos.
- Conexiones con Evolución de los vertebrados 26.2, Transición a la vida sobre la Tierra 26.5, Bipedalismo humano 26.13, Tejidos conectivos 32.3.

Características del esqueleto de los vertebrados

Todos los vertebrados (los peces, los reptiles, los anfibios, las aves y los mamíferos) poseen un endoesqueleto (figuras 36.7 y 36.8). El de los tiburones y otros peces cartilaginosos se compone de cartilago, un tejido conectivo gomoso.

El término “vertebrado” proviene de la **columna vertebral**, o espinazo, característica común de todos los miembros de este grupo. La columna vertebral da soporte al cuerpo, sirve como punto de unión para los músculos y protege la médula espinal, la cual corre a través de un canal. Los segmentos óseos denominados **vértebras** conforman la columna vertebral. Unos **discos intervertebrales** de cartilago actúan entre las vértebras como amortiguadores de golpes y puntos de flexión.

La columna vertebral, junto con los huesos de la cabeza en la caja torácica, constituyen el **esqueleto axial**. El **esqueleto apendicular** se compone de la cintura pectoral (de los hombros), la cintura pélvica (de la cadera) y las extremidades (o aletas óseas) unidos a ellas.

Antes aprendiste cómo los esqueletos han evolucionado con el tiempo. Por ejemplo, las mandíbulas se derivan de los soportes de las branquias de los antiguos peces sin mandíbulas o agnatos (sección 26.2). También, los huesos en las extremidades de los vertebrados terrestres son homólogos a los de las aletas de los peces lobulados (sección 26.5).

El esqueleto humano

Para entender mejor las características del esqueleto, piensa en el esqueleto humano. Nuestros huesos craneales planos se ajustan entre sí para formar el cráneo que rodea y pro-

tege el cerebro (figura 36.8a). El cerebro y la médula espinal se conectan a través de una abertura denominada **foramen magnum**. En los animales de postura erguida, como los humanos, la abertura se encuentra en la base del cráneo (sección 26.13). Los huesos faciales incluyen los pómulos, que se encuentran alrededor de los ojos, y el puente, que forma la nariz, y la mandíbula.

Los hombres y las mujeres tienen doce pares de costillas (figura 36.8b). Éstas y el esternón constituyen una jaula o caja protectora alrededor del corazón y los pulmones.

La columna vertebral se extiende desde la base del cráneo hasta la cintura pélvica (figura 36.8c). En los humanos, la selección natural favoreció la habilidad de caminar erguido y condujo a la modificación de la columna vertebral. Vista de forma lateral, nuestra columna tiene forma de S y mantiene la cabeza y torso centrados sobre los pies (sección 26.13).

Para mantener una postura erguida se requiere que las vértebras y los discos intervertebrales se apilen uno encima del otro, en lugar de estar paralelos al nivel del suelo, como ocurre en los animales que caminan con cuatro patas. El apilamiento agrega una presión adicional sobre los discos y, a medida que la gente envejece, los discos a menudo se salen de su lugar o sufren rupturas, con lo que ocasionan dolor de espalda.

La escápula (omóplato) y la clavícula son huesos de la cintura pectoral (figura 36.8d). La delgada clavícula transfiere la fuerza de los brazos al esqueleto axial. Cuando una persona cae sobre un brazo que no se halla extendido, la fuerza excesiva transferida a la clavícula frecuentemente produce su fractura.

El brazo superior tiene un hueso, el húmero. El antebrazo, dos, el radio y la ulna (cúbito). Los carpos son los huesos de la muñeca; los metacarpos los de la palma, y las falanges, los de los dedos.

La cintura pélvica se compone de dos conjuntos de huesos fusionados, uno a cada lado del cuerpo. Protege los órganos en la cavidad pélvica y soporta el peso del cuerpo superior cuando te encuentras erguido de pie (figura 36.8e).

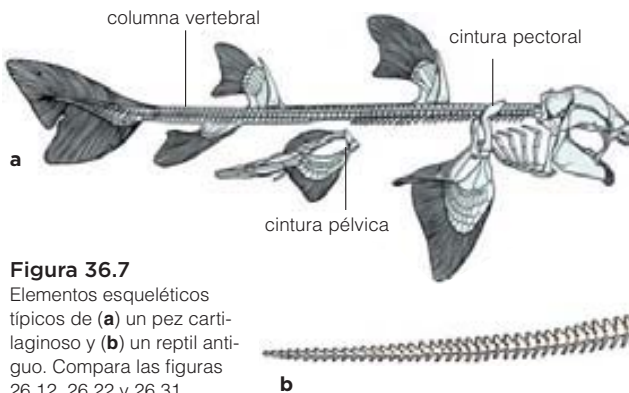
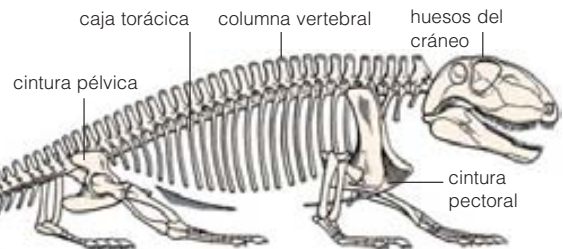


Figura 36.7

Elementos esqueléticos típicos de (a) un pez cartilaginoso y (b) un reptil antiguo. Compara las figuras 26.12, 26.22 y 26.31.



A Huesos del cráneo

HUESOS CRANEALES

Rodean y protegen el cerebro y los órganos sensoriales

HUESOS FACIALES

Son la estructura para el área facial y son soporte para los dientes

B Huesos de la caja torácica

Éstos y algunas vértebras rodean y protegen el corazón y los pulmones. Ayudan a la respiración:

ESTERNÓN

COSTILLAS (doce pares)

C Columna o espina dorsal

VÉRTEBRAS (veintiséis huesos)

Rodean y protegen la médula espinal. Proporcionan soporte al cráneo y a las extremidades superiores. Son sitios de unión para los músculos

DISCOS INTERVERTEBRALES

Estructuras fibrosas y cartilaginosas entre las vértebras; absorben la tensión inducida por el movimiento; proporcionan flexibilidad a la columna



Ligamento que une una articulación de rodilla, vista en sección lateral

D Huesos de la cintura pectoral y las extremidades superiores

Huesos con extensas uniones musculares, organizados para disponer de una gran libertad de movimiento:

CLAVÍCULA

OMÓPLATO (escápula)

HÚMERO (hueso superior del brazo)

RADIO (hueso del antebrazo)

CÚBITO o ULNA (hueso del antebrazo)

CARPIANOS (huesos de la muñeca)

METACARPIANOS (huesos de la palma)

FALANGES (huesos del pulgar y los dedos)

E Huesos de la cintura pélvica y las extremidades inferiores

CINTURA PÉLVICA (seis huesos fusionados) Soporta el peso de la columna; ayuda a proteger los órganos blandos pélvicos

FÉMUR (hueso del muslo)

Es el hueso más fuerte del cuerpo; trabaja con grandes músculos en la locomoción y en el mantenimiento de la postura erguida

RÓTULA (hueso de la rodilla)

Protege la articulación de la rodilla; ayuda a la acción de la palanca

TIBIA (hueso de la parte inferior de la pierna) Juega un papel principal en el soporte de carga

PERONÉ o FÍBULA (hueso de la parte inferior de la pierna) Sitios de unión muscular; no interviene en el soporte de carga

TARSIANOS (huesos del tobillo)

METATARSIANOS (huesos de la planta del pie)

FALANGES (huesos de los dedos del pie)

Figura 36.8 Animada Hueso (en color marrón claro) y cartilago (en azul claro), como elementos del esqueleto humano. Izquierda, etiquetas para la parte axial y (derecha) para la apendicular.

En la pierna están, entre otros, el fémur, la rótula y la tibia y la fibula o peroné (huesos de la pantorrilla). Los tarsos son los huesos del tobillo, y los metatarsos, los de la planta del pie. Al igual que los huesos de los dedos de la mano, los correspondientes a los de los pies se llaman falanges.

Para repasar en casa

¿Qué tipo de esqueleto poseen los humanos y otros vertebrados?

■ El endoesqueleto de los vertebrados por lo regular se compone principalmente de hueso. La parte axial incluye el cráneo, la columna vertebral y las costillas. En la apendicular está, entre otros, la cintura pectoral, la pélvica y las extremidades.

■ Algunas características del esqueleto humano, como la columna vertebral en forma de S, son adaptaciones para el desplazamiento y la postura vertical erguida.

36.3 Estructura y función de los huesos

■ Los huesos se componen de células vivas en una matriz extracelular secretada. El ejercicio y una dieta adecuada ayudarán a mantenerlas saludables.

■ Conexiones con Matriz extracelular 4.12, Glándula paratiroides 35.6.

Anatomía del hueso

Los 206 huesos del esqueleto de un adulto varían en tamaño, desde los huesecillos del oído medio, que se parecen a un grano de arroz, hasta el inmenso fémur, que pesa alrededor de 1 kilogramo (2 libras). El fémur y otros huesos de los brazos y las piernas son largos. Otros, como las costillas, el esternón y la mayoría de los del cráneo son planos. Hay otros más, por ejemplo los carpos en las muñecas, cortos y de forma semicircular. La tabla 36.1 resume las funciones de los huesos.

Cada hueso está envuelto por una cubierta de tejido conectivo denso que tiene nervios y vasos sanguíneos. El tejido óseo se compone de células óseas en una matriz extracelular (sección 4.12). La

matriz es principalmente colágeno (una proteína) con sales de calcio y fósforo.

Existen tres tipos principales de células óseas. Los **osteoblastos** son los constructores del hueso y secretan componentes de la matriz. En los huesos adultos, se encuentran debajo de una cubierta de tejido conectivo. Los **osteocitos** son antiguos osteoblastos que ahora se hallan rodeados por la matriz endurecida que secretaron. Se trata de las células óseas más abundantes en los adultos. Los **osteoclastos** son células que pueden descomponer la matriz al segregar enzimas y ácidos.

Los huesos largos, como el fémur, presentan dos clases de tejido: hueso compacto y esponjoso (figura 36.9). El compacto forma la capa exterior y el eje o vástago del fémur. Consta de muchas unidades funcionales denominadas osteones, cada una con anillos concéntricos de tejido óseo, con células óseas en los espacios entre los anillos. Nervios y vasos sanguíneos corren a través de un canal en el centro del osteón. El hueso esponjoso rellena el vástago y los extremos de los huesos largos. Es fuerte pero ligero. Abundantes espacios tamizan su matriz endurecida.

Las cavidades dentro de un hueso contienen médula ósea. La **médula roja** llena los espacios en el hueso esponjoso y es el sitio principal de formación de células sanguíneas. La **médula amarilla** rellena la cavidad central de un fémur adulto y de la mayoría de otros huesos largos maduros. Se compone principalmente de grasa.

Formación y remodelación del hueso

El primer esqueleto que se forma en un embrión de vertebrado se compone de cartílago. Permanece como cartílago en tiburones y otros peces cartilaginosos. En otros vertebrados, el cartílago inicial sirve como un modelo para un esqueleto adulto, principalmente hueso (figura 36.10). La mayoría de los huesos en estos animales se forman cuando los osteoblastos se mueven al interior y reemplazan los modelos de cartílago. Algunos huesos en la cabeza y parte de la clavícula no comienzan siendo cartílago. Se forman cuando los osteoblastos colonizan las membranas de tejido conectivo.

Muchos continúan creciendo en longitud hasta antes de la etapa adulta. Incluso en adultos, el hueso perma-

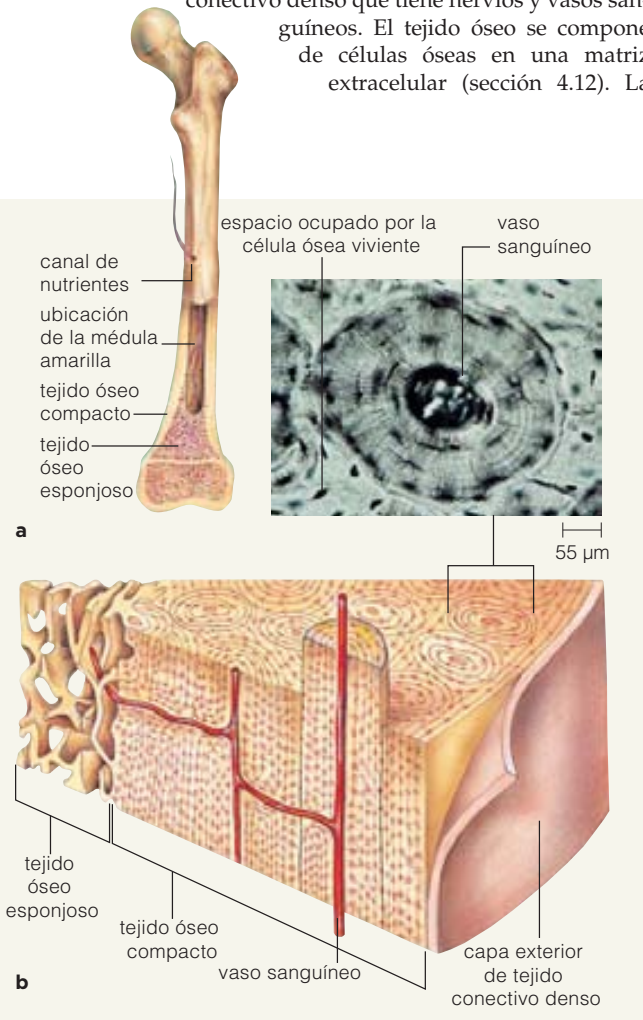


Figura 36.9 Animada (a) Estructuras de un fémur humano, o hueso del muslo, y (b) sección transversal de sus tejidos óseos, esponjoso y compacto.

Tabla 36.1 Funciones del hueso

1. **Movimiento.** Los huesos interactúan con el músculo esquelético para cambiar o mantener las posiciones del cuerpo y de sus partes.
2. **Soporte.** Los huesos soportan y fijan los músculos.
3. **Protección.** Muchos huesos forman compartimientos o canales rígidos que rodean y protegen los órganos blandos internos.
4. **Almacenamiento de minerales.** Los huesos son una reserva de iones de calcio y fósforo. Los depósitos y extracciones de estos iones ayudan a mantener sus concentraciones en los fluidos del organismo.
5. **Formación de células sanguíneas.** Únicamente ciertos huesos contienen el tejido donde se crean las células sanguíneas.

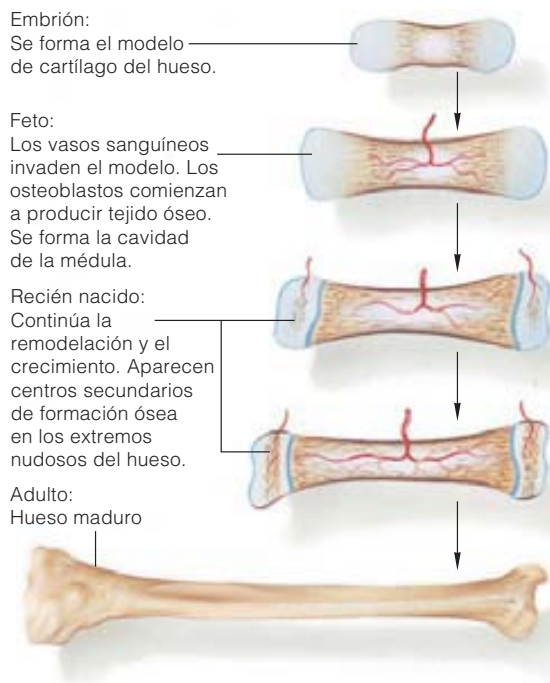


Figura 36.10 Formación de hueso largo, comenzando con la actividad de los osteoblastos en un modelo de cartílago formado inicialmente en el embrión. Las células formadoras de hueso se encuentran activas primero en la región del vástago, y posteriormente en los extremos nudosos. Con el tiempo, el cartílago se queda solamente en los extremos.

nece como un tejido dinámico que el cuerpo remodela continuamente.

Las fracturas microscópicas que resultan de los movimientos normales del cuerpo son reparadas. En respuesta a señales hormonales, los osteoclastos disuelven partes de la matriz y liberan iones de minerales en la sangre. Secretan una nueva matriz, que reemplaza la que disuelven.

Los huesos y los dientes contienen la mayor proporción de calcio del cuerpo humano. Las hormonas regulan su concentración en la sangre al afectar su absorción desde el intestino y su liberación desde el hueso. Cuando su nivel es demasiado alto, la glándula tiroides secreta calcitonina. Esta hormona reduce la liberación de calcio al inhibir la acción de los osteoclastos. Cuando la sangre tiene una cantidad excesivamente escasa de calcio, las glándulas paratiroides liberan la hormona paratiroidea, o PTH (sección 35.6). Ésta estimula la actividad de los osteoclastos. También disminuye la pérdida de calcio en la orina y ayuda a activar la vitamina D. La vitamina estimula a las células en el revestimiento intestinal para que lo absorban.

Otras hormonas también afectan la recomposición del hueso. Las sexuales, estrógeno y testosterona, fomentan la deposición ósea. El cortisol, la hormona del estrés la retarda.

Hasta que un individuo se aproxima a los 24 años de edad, sus osteoblastos secretan más matriz que la que des-

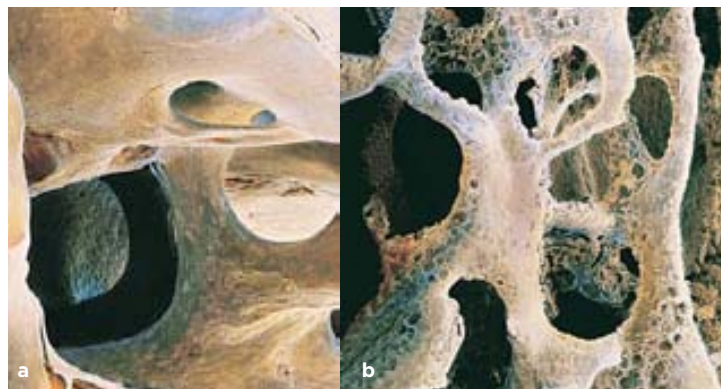


Figura 36.11 (a) Tejido óseo normal. (b) Hueso debilitado por la osteoporosis. El término osteoporosis significa "huesos porosos".

componen. Así, la masa ósea se incrementa. Los huesos se hacen más densos y fuertes. Posteriormente, a medida que los osteoblastos se vuelven menos activos, la masa ósea disminuye gradualmente.

Acerca de la osteoporosis

Se trata de un trastorno en el cual la pérdida de hueso sobrepasa a la formación del mismo. En consecuencia, los huesos se debilitan y corren más riesgo de fracturarse (figura 36.11). La osteoporosis es más común en las mujeres post-menopáusicas porque ya no producen las hormonas sexuales que fomentan la deposición ósea. Sin embargo, aproximadamente 20% de los casos se presentan en hombres.

Para reducir el riesgo, asegúrate de ingerir suficiente vitamina D y calcio. Una mujer pre-menopáusica requiere de 1,000 mg de calcio al día. Una post-menopáusica necesita 1,500 mg diariamente. No fumes ni tomes demasiado alcohol, acciones que retardan la deposición ósea. Haz ejercicio con regularidad para fomentar la renovación del hueso y evita el consumo excesivo de bebidas de cola o carbonatadas. Varios estudios han demostrado que las mujeres que toman más de dos bebidas de éstas al día tienen una densidad ósea ligeramente menor a la del hueso normal.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las características estructurales y funcionales de los huesos?

- Los huesos tienen diversas formas y tamaños.
- Una cubierta de tejido conectivo rodea al hueso, mientras que su cavidad interna contiene la médula. La médula roja produce células sanguíneas.
- Todos los huesos se componen de células óseas en una matriz extracelular secretada. Un hueso se encuentra continuamente en remodelación. Los osteoclastos descomponen la matriz de hueso antiguo mientras que los osteoblastos depositan hueso nuevo. Las hormonas regulan este proceso.

■ Los huesos interactúan en las articulaciones. Dependiendo del tipo, éstas permiten una gama de movimientos que va desde nulo hasta extenso, pasando por limitado.

Una articulación es un área de contacto o contacto cercano entre los huesos. Hay tres tipos: fibrosas, cartilagosas y sinoviales (figura 36.12a).

En las primeras, los huesos se mantienen de forma segura en su lugar mediante un tejido conectivo denso y fibroso. Las fibrosas mantienen a los dientes en sus cuencas de la mandíbula.

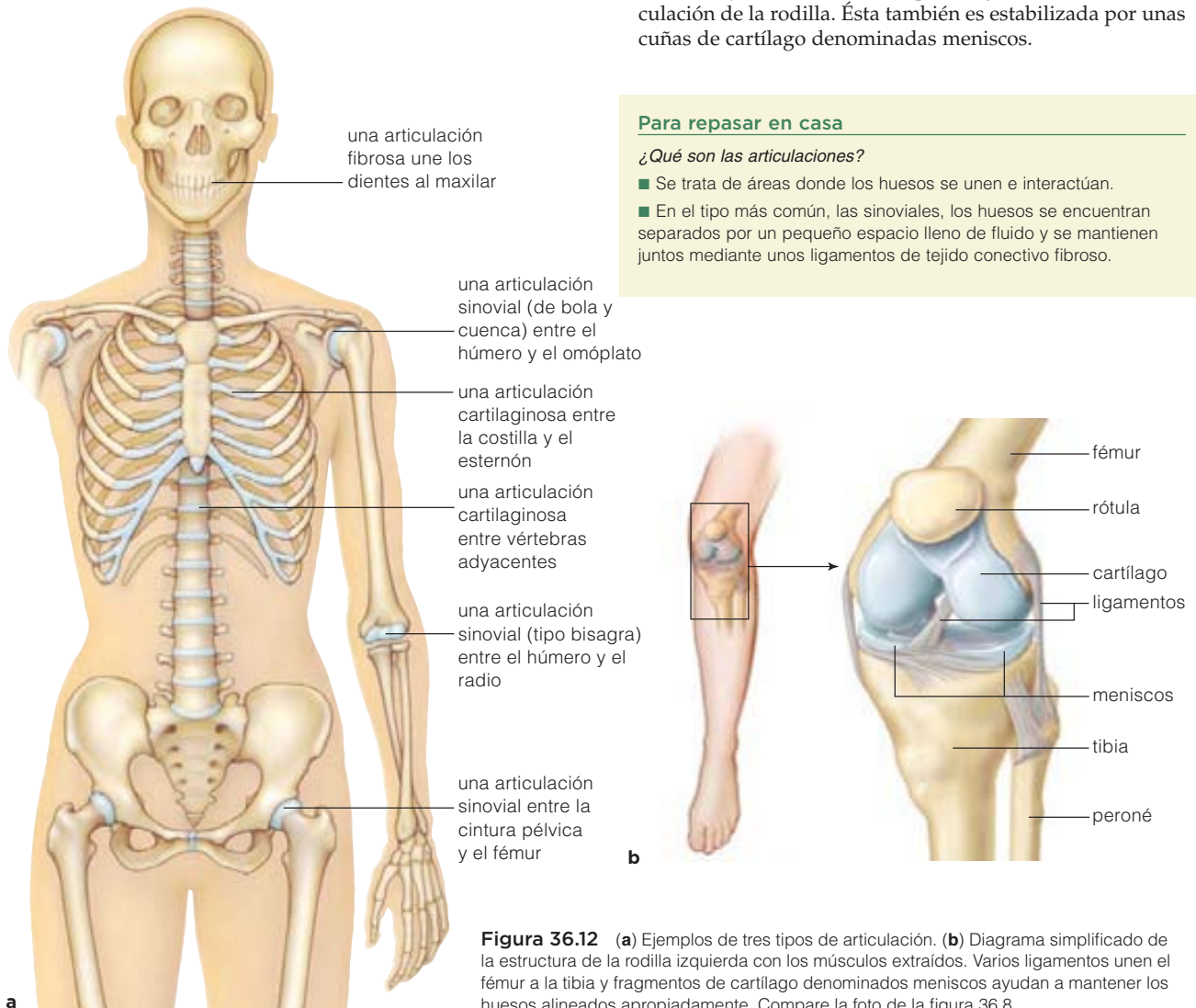
Unas almohadillas o discos de cartílago conectan los huesos en las articulaciones cartilagosas. La conexión flexible permite sólo un poco de movimiento. Este tipo de articulación une a las vértebras entre sí, y también, algunas costillas al esternón.

Las articulaciones sinoviales son las más comunes. Entre ellas, figuran las de las rodillas, las caderas, los hombros, las

muñecas y los tobillos. En éstas, los huesos se encuentran separados por una pequeña cavidad y un suave cartílago cubre sus extremos, lo cual reduce la fricción. Cordones de un tejido conectivo denso denominados **ligamentos** mantienen a los huesos en su lugar en una articulación sinovial. Algunos ligamentos forman una cápsula que envuelve la articulación. El revestimiento de la cápsula secreta un fluido sinovial lubricante. Sinovial significa “como huevo” en latín, y describe la consistencia viscosa del líquido.

Articulaciones sinoviales diferentes permiten diferentes clases de movimientos. Por ejemplo, las de los hombros y caderas son de bola y cuenca, gracias a las cuales se da un amplio rango de movimiento rotacional. En otras, como las de muñecas y tobillos, los huesos se deslizan sobre otro hueso. Las de los codos y rodillas funcionan como una puerta con bisagras. Permiten que los huesos se muevan hacia atrás y adelante solamente en un plano.

La figura 36.12b muestra algunos de los ligamentos que sostienen juntos a la fíbula o peroné y a la tibia en la articulación de la rodilla. Ésta también es estabilizada por unas cuñas de cartílago denominadas meniscos.



Para repasar en casa

¿Qué son las articulaciones?

■ Se trata de áreas donde los huesos se unen e interactúan.

■ En el tipo más común, las sinoviales, los huesos se encuentran separados por un pequeño espacio lleno de fluido y se mantienen juntos mediante unos ligamentos de tejido conectivo fibroso.

Figura 36.12 (a) Ejemplos de tres tipos de articulación. (b) Diagrama simplificado de la estructura de la rodilla izquierda con los músculos extraídos. Varios ligamentos unen el fémur a la tibia y fragmentos de cartílago denominados meniscos ayudan a mantener los huesos alineados apropiadamente. Compare la foto de la figura 36.8.

36.5 Las doloridas articulaciones

■ Les exigimos mucho al hacer deportes, realizar tareas repetitivas o resbalarlos de unos tacones altos.

Lesiones comunes Un tobillo esguinzado es la más común de las lesiones de las articulaciones. Ocurre cuando uno o más ligamentos que sostienen a los huesos en la articulación del tobillo se estiran de más o se desgarran. Por lo regular un tobillo esguinzado se trata de inmediato con reposo, aplicación de hielo, compresión con una venda elástica y la elevación del área afectada. Después de sanar, los ejercicios posiblemente ayuden a fortalecer los músculos que estabilizan la articulación y evitar torceduras futuras.

Un desgarre de los ligamentos cruzados de la rodilla quizás necesite una cirugía. Cruzados implica una cruz, y estos ligamentos cortos se cruzan entre sí en el centro de la articulación. Se les puede apreciar en la figura 36.12b. Los ligamentos cruzados estabilizan la rodilla y, al rasgarse completamente, los huesos pueden desplazarse de modo que la rodilla se daña cuando una persona intenta ponerse de pie. Un golpe a la parte inferior de la pierna, como ocurre a menudo en el fútbol, tal vez lesione un ligamento cruzado. Pero también ocurre con una caída o un mal paso. Las atletas femeninas corren un riesgo mayor que los hom-



Figura 36.13 Los tacones altos, en la actualidad causan a veces rodillas adoloridas más tarde. Un estudio llevado a cabo por investigadores de la Tufts University demostró que los tacones de 2.7 pul. (6.858 cm) aumentaban la presión sobre la articulación de la rodilla de 20 a 25% en comparación con quienes andaban con los pies desnudos. Los tacones anchos incrementan más la presión sobre las rodillas que los estrechos, quizás porque las mujeres caminan con más confianza con ellos.

bres de que se les desgarre el ligamento cruzado al practicar el mismo deporte. Por ejemplo, las jugadoras de fútbol se desgarran estos ligamentos cuatro veces más frecuentemente que los hombres.

Otra lesión común es la ruptura del menisco. Éste es una cuña de cartílago en forma de C que reduce la fricción entre los huesos, les proporciona amortiguamiento y ayuda a mantenerlos en su lugar. Cada rodilla tiene meniscos. Un desgarre menor en el borde posiblemente sane solo, pero el cartílago se alivia de manera muy lenta. Si buena parte del cartílago del menisco se rompe, quizás se desplace sobre el fluido sinovial de la articulación y termine atorado en un punto donde ya no funcione de manera normal.

Cuando alguien se disloca, los huesos de una articulación se salen de su lugar. Por lo regular es sumamente doloroso y requiere de un tratamiento inmediato. Los huesos deben colocarse de regreso en su posición adecuada e inmovilizarse durante un tiempo para permitir la curación.

Artritis y bursitis Artritis significa inflamación de una articulación. Como aprenderás en el capítulo 38, la inflamación es la respuesta normal del cuerpo a una lesión. Sin embargo, con la artritis, la inflamación (así como el dolor derivado de él) llega a volverse crónica.

El tipo más común de artritis es la osteoartritis. Por lo regular aparece a edad avanzada, después del desgaste del cartílago en una articulación utilizada frecuentemente. Afecta a distintas articulaciones en diferentes personas. Por ejemplo, las mujeres que usan con regularidad zapatos de tacón alto aumentan su riesgo de sufrir osteoartritis de las rodillas (figura 36.13). Estos zapatos ejercen presión adicional sobre el cartílago que amortigua la articulación de la rodilla, con lo cual incrementan el riesgo de que se desgaste y falle.

La artritis reumatoide es un trastorno autoinmune. El sistema inmunológico ataca por error el revestimiento que secreta el fluido de las articulaciones sinoviales. Ocurre a cualquier edad y las mujeres corren dos o tres veces más probabilidad de padecerla que los hombres.

La gota es otra forma de artritis. Se presenta cuando los cristales de ácido úrico se acumulan en ciertas articulaciones, de manera más común en los dedos gordos de los pies. El dolor resultante puede ser crónico e insoportable. El ácido úrico es un producto natural de la descomposición de proteínas, pero ciertos genes, la ingesta excesiva de alcohol o la obesidad tal vez provoquen que sus niveles en la sangre se eleven.

La artritis puede tratarse con fármacos que atenúen el dolor y la inflamación. Las articulaciones afectadas por la osteoartritis también se reemplazan a veces con prótesis. Los reemplazos de rodilla y cadera ahora son comunes y permiten que una persona reanude sus actividades normales.

Con la bursitis se inflama una bursa. Una **bursa** (como se muestra en la figura 36.16b) es un saco lleno de fluido que funciona como amortiguador entre las partes de muchas articulaciones. Al repetir un movimiento que ejerza presión sobre una bursa en particular, se provoca generalmente la inflamación. Por ejemplo, blandir o girar una raqueta de tenis o un palo de golf inflama en ocasiones una bursa en el hombro o el codo. Apoyarse continuamente sobre un codo, arrodillarse de manera repetida sobre algo en el piso para trabajar, o incluso sentarse o pararse de cierta manera también causan bursitis.

36.6 Sistemas músculo-esqueléticos

- Solamente los músculos esqueléticos están unidos a los huesos y actúan sobre ellos.
- Conexiones con Tipos de músculo 32.4

Los músculos esqueléticos se componen de haces de fibras musculares enfrentadas en tejido conectivo denso. Una fibra muscular es una célula cilíndrica larga con múltiples núcleos que guarda filamentos contráctiles. Tiene varios núcleos porque desciende de un grupo de células que se fusionaron juntas en el embrión en desarrollo.

La mayoría de los músculos y los huesos interactúan como un sistema de palancas, en el cual una varilla está unida a un punto fijo y se mueve sobre él. El hueso es una varilla rígida cerca de una articulación (el punto fijo). La contracción muscular transmite fuerza al hueso y hace que se mueva, como se aprecia en la figura 36.14.

Extiende completamente tu brazo derecho, coloca tu mano izquierda sobre la parte superior de ese brazo y lentamente dobla tu codo, como se ve en la figura 36.15a. ¿Sientes la contracción del músculo? Al provocar que se acorte un poco, causaste que el hueso unido al músculo se mueva una gran distancia. Aparte de actuar sobre el hueso, los músculos esqueléticos también interactúan entre sí. Algunos trabajan en pares o grupos para llevar a cabo

un movimiento. Los músculos solamente pueden tirar de los huesos. No los empujan. Con frecuencia los músculos trabajan en oposición. La acción de uno resiste o invierte la acción del otro. Por ejemplo, los bíceps en la parte superior del brazo se oponen a los tríceps. Este tipo de pares ilustran el caso de la mayoría de los músculos en las extremidades (figuras 36.14 y 36.15).

Ten en mente que sólo los músculos *esqueléticos* mueven los huesos. Como leíste en la sección 32.4, el músculo liso es casi siempre un componente de los órganos blandos internos, tales como el estómago. El músculo cardíaco se encuentra únicamente en las paredes del corazón. En capítulos posteriores se considerará la estructura y función del músculo liso y el cardíaco.

El cuerpo humano posee cerca de 700 músculos esqueléticos, algunos casi superficiales, otros en las paredes del cuerpo (figura 36.16). Un tendón parecido a una cinta o cordón de tejido conectivo, une los músculos esqueléticos al hueso. Por ejemplo, el tendón de Aquiles une los músculos de la pantorrilla al hueso del talón y es el más largo (figura 36.16a).

Más tarde explicaremos el papel de los músculos esqueléticos en la respiración y la circulación. Volveremos ahora a los mecanismos que llevan a cabo la contracción muscular.

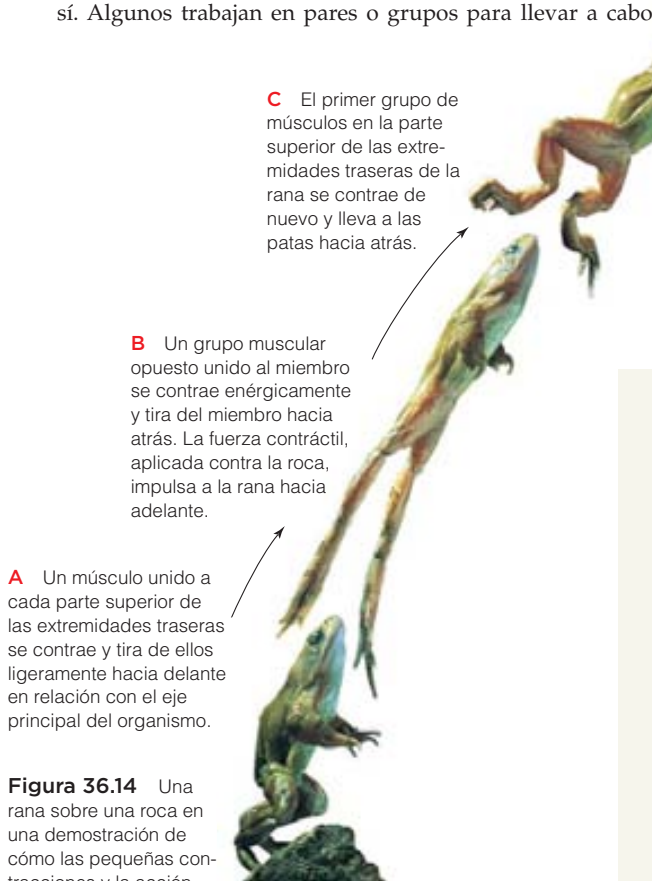


Figura 36.14 Una rana sobre una roca en una demostración de cómo las pequeñas contracciones y la acción de los músculos opuestos provocan grandes movimientos.

Para repasar en casa

¿Cómo interactúan los músculos con los huesos?

- Los tendones unen los músculos esqueléticos al hueso.
- Cuando se contrae un músculo, tira del hueso unido a él. Con frecuencia, dos músculos unidos a un hueso ejercen acciones opuestas.

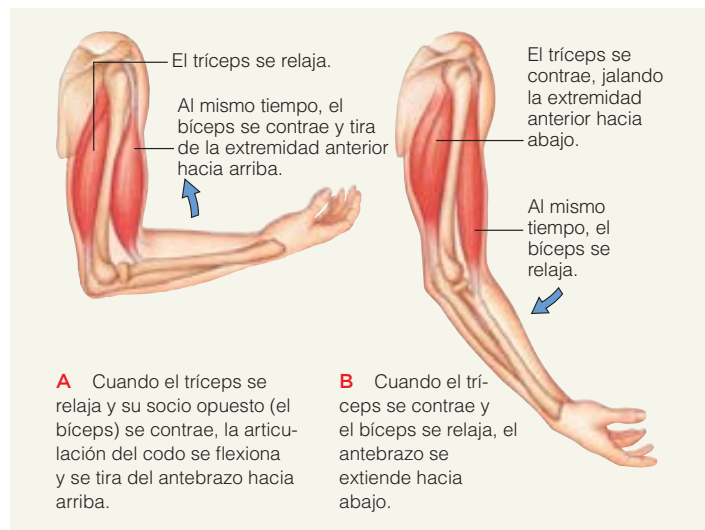


Figura 36.15 Animada Dos grupos de músculos opuestos en los brazos humanos.

TRÍCEPS
BRAQUIAL
(*TRICEPS BRACHII*)
Endereza el
antebrazo desde
el codo

PECTORAL MAYOR
(*PECTORALIS MAJOR*)
Lleva el brazo hacia
adelante y hacia el interior
del cuerpo

SERRATO ANTERIOR
(*SERRATUS ANTERIOR*)
Lleva el omóplato hacia
delante, ayuda a levantar
el brazo y a empujar

OBLICUO EXTERNO
(*EXTERNAL OBLIQUE*)
Comprime el abdomen y ayuda
en la rotación lateral del torso

RECTO ABDOMINAL
(*RECTUS ABDOMINIS*)
Aprieta la cavidad torácica
(pecho), comprime el abdomen
y flexiona la columna

ABDUCTOR LARGO
(*ADDUCTOR LONGUS*)
Flexiona, gira lateralmente
y acerca los muslos al cuerpo

SARTORIO
(*SARTORIUS*)
Dobla el músculo en la cadera,
dobla la parte inferior de la pierna
en la rodilla y hace girar el muslo
hacia fuera

CUADRÍCEPS FEMORAL
(*QUADRICEPS FEMORIS*)
Compuesto de cuatro músculos
que flexionan el muslo en las
caderas y extiende la pierna en
la rodilla

TIBIAL ANTERIOR
(*TIBIALIS ANTERIOR*)
Flexiona el pie en
dirección a la espinilla

BÍCEPS BRAQUIAL
(*BICEPS BRACHII*)
Dobla el antebrazo
en el codo

DELTOIDES
(*DELTOID*)
Eleva el brazo

TRAPECIO
(*TRAPEZIUS*)
Levanta el omóplato.
Tensa y estabiliza el
hombro y lleva la
cabeza hacia atrás

DORSAL ANCHO
(*LATISSIMUS DORSI*)
Gira y lleva el brazo
hacia atrás y en
dirección al cuerpo

GLÚTEO MAYOR
(*GLUTEUS MAXIMUS*)
Extiende y hace girar
el muslo hacia fuera
cuando caminas, corres
y escalas

BÍCEPS FEMORAL
(*BICEPS FEMORIS*)
(Músculo del tendón de
la corva). Lleva el muslo
hacia atrás y flexiona
la rodilla

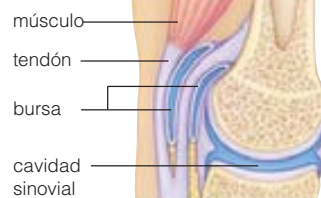
GEMELOS
(*GASTROCNEMIUS*)
Dobla la parte inferior
de la pierna hacia la
rodilla cuando caminas
y extiende el pie cuando
saltas

Tendón de Aquiles

a

Figura 36.16 Animada (a) Músculos del sistema músculo-esquelético humano. Con ellos están familiarizados los fanáticos del gimnasio. Muchos más no aparecen. También se presenta el tendón de Aquiles, el más largo del cuerpo y el que se lesiona con mayor frecuencia. Une los músculos de la pantorrilla al hueso del talón.

(b) Los tendones de una articulación sinovial. Se forman las bursas entre ellos y los huesos o alguna otra estructura. Estos sacos llenos de fluido ayudan a reducir la fricción entre los tejidos adyacentes.



b

■ Los movimientos impulsados por el ATP de los filamentos de proteínas en una fibra muscular producen la contracción muscular.

■ Conexión con Citoesqueleto 4.13

Estructura fina del músculo esquelético

La función de este músculo surge de su organización interna. Largas fibras corren en paralelo con el eje longitudinal del músculo. Las fibras están repletas de **miofibrillas**, conjunto de filamentos contráctiles que corren a lo largo de la fibra

(figura 36.17a). Bandas cruzadas claras y oscuras se aprecian a lo largo de toda la longitud de las miofibrillas bajo el microscopio, como en la figura 36.17b. Las bandas dan a la fibra un aspecto estriado o rayado. Estas bandas determinan las unidades de contracción muscular llamadas **sarcómeros**. Una malla de elementos citoesqueléticos conocidos como bandas Z sujetan entre sí los sarcómeros adyacentes (figura 36.17c).

El sarcómero tiene arreglos paralelos de filamentos delgados y gruesos (figura 36.18a). Los delgados, unidos a las bandas Z, se extienden hacia dentro, hacia el centro. Un filamento delgado se compone principalmente de dos cadenas de **actina**, una proteína globular (figura 36.17b). Otras dos

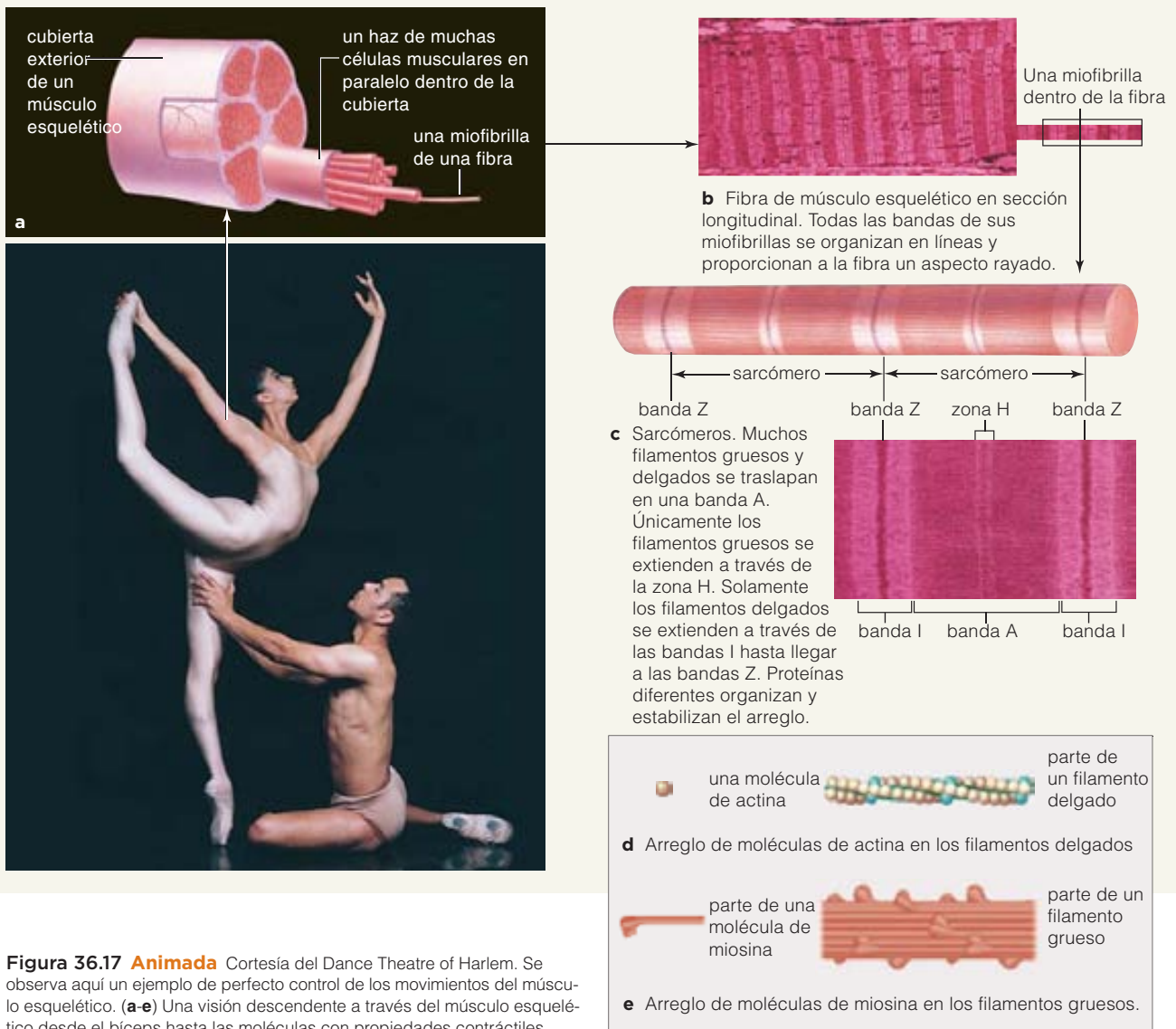


Figura 36.17 Animada Cortesía del Dance Theatre of Harlem. Se observa aquí un ejemplo de perfecto control de los movimientos del músculo esquelético. (a-e) Una visión descendente a través del músculo esquelético desde el bíceps hasta las moléculas con propiedades contráctiles.

proteínas se asocian con la actina, pero podemos no tomar en cuenta su intervención por ahora. Los filamentos gruesos se encuentran centrados en un sarcómero.

Cada uno se compone de **miosina**, una proteína motora con una cabeza similar a un palo de golf (figura 36.17e). La cabeza se halla apenas a unos nanómetros de distancia de un filamento delgado.

Todas las fibras musculares, miofibrillas, filamentos delgados y filamentos gruesos corren en paralelo con el eje longitudinal de un músculo. Como resultado, los sarcómeros de todas las fibras del músculo trabajan juntos y tiran en la misma dirección.

El modelo del filamento deslizante

Este modelo explica cómo las interacciones entre los filamentos gruesos y delgados contraen un músculo. De acuerdo con él, los filamentos no alteran su longitud y los filamentos de miosina no cambian de posición. Más bien, las cabezas de miosina se ligan a los filamentos de actina y los deslizan hacia el centro de un sarcómero. Como los filamentos de actina se jalen hacia dentro, las bandas Z unidas a ellos se acercan entre sí y se aproximan. Por lo tanto, el sarcómero se acorta (figura 6.18a,b).

Parte de la cabeza de miosina se puede unir a un ATP y descomponerlo en ADP y fosfato. Esta reacción prepara a la miosina para la acción (figura 36.18c). Un músculo se contrae cuando las señales provenientes del sistema nervioso provocan que los niveles de calcio alrededor de los filamentos se eleven, un proceso que veremos en la siguiente sección. Por ahora basta saber que un aumento en el calcio permite que las cabezas de miosina se unan a la actina y formen un puente cruzado entre los filamentos de actina y miosina (figura 36.18d).

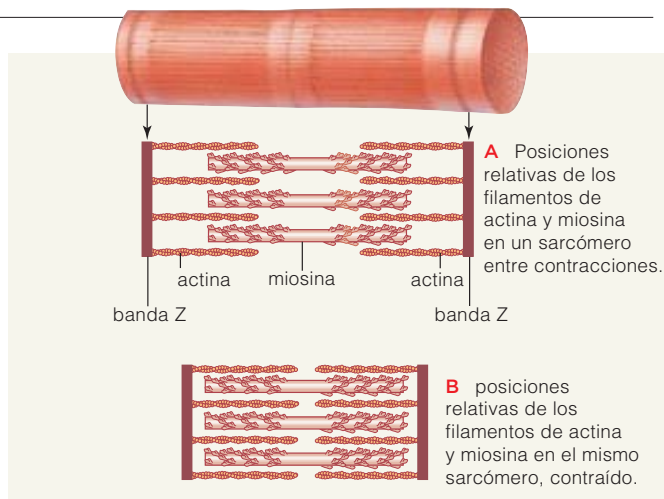
Después de unirse a la actina, cada cabeza de miosina se inclina al centro del sarcómero, y se libera el ADP y el fosfato (figura 36.18e). El movimiento de la cabeza de miosina desliza el filamento de actina unido al centro del sarcómero. El deslizamiento colectivo de muchas cabezas de miosina tira de las bandas Z en dirección de otra de ellas.

La unión de un nuevo ATP libera la cabeza de miosina de la actina, y la cabeza regresa a su posición original (figura 36.18f). La cabeza se une a otro sitio de fijación sobre la actina, se inclina en otro movimiento y así sucesivamente, mientras se disponga de calcio y de ATP. Cientos de cabezas realizan una serie de movimientos repetidos a lo largo de todos los filamentos de actina.

Para repasar en casa

¿Cuál es el modelo de filamento deslizante para la contracción muscular?

- El modelo explica cómo las interacciones entre los filamentos de proteína dentro de las unidades contráctiles individuales de la fibra muscular (sus sarcómeros) contraen los músculos.
- Con él, un sarcómero se acorta cuando los filamentos de actina se jalen al centro del mismo mediante interacciones impulsadas por ATP con filamentos de miosina.



C La miosina en un músculo en reposo. Antes, todas las cabezas fueron energizadas mediante el enlace con ATP, al cual hidrolizaron a ADP y fosfato inorgánico.

D Una elevación en la concentración local de calcio expone los sitios de fijación para la miosina sobre los filamentos de actina, de modo que se forman los puentes cruzados.

E La fijación hace que cada cabeza de miosina se incline hacia el centro del sarcómero y deslice la actina enlazada junto con ella. El ADP y el fosfato se liberan a medida que las cabezas arrastran hacia adentro los filamentos de actina, lo que tira de las bandas Z más cercanas.

F Nuevo ATP se une a las cabezas de miosina, lo que las libera de la actina. El ATP se hidroliza y esto devuelve a las cabezas a sus posiciones originales.

Figura 36.18 Animada modelo de filamento deslizante para la contracción de un sarcómero en el músculo esquelético. (a,b) Arreglos organizados y traslapados de filamentos de actina y miosina que interactúan y reducen la anchura de cada sarcómero. (c-f) Por claridad, se muestra la acción de sólo dos cabezas de miosina. Cada una se liga repetidamente a un filamento de actina y lo desliza hacia el centro del sarcómero. La acción colectiva de muchas cabezas hace que se acorte (contraiga) el sarcómero.

- Como las neuronas, las células musculares son excitables. Los potenciales de acción en el músculo disparan la liberación de calcio, lo que permite la contracción.
- Conexiones con Transporte activo 5.4, Uniones neuromusculares 33.5.

Control nervioso de la contracción

Una unión neuromuscular es una sinapsis entre una neurona motora y una fibra muscular (sección 33.5 y figura 36.19*a,b*). Para que se contraiga un músculo esquelético, primero un potencial de acción debe viajar hacia una unión neuromuscular y provocar la liberación de acetilcolina (ACh, por sus siglas en inglés) desde las terminales del axón de una neurona motora. Al igual que una neurona, una fibra muscular es excitable, y la unión de la ACh a los

receptores en su membrana plasmática provoca un potencial de acción. Éste viaja a lo largo de la membrana plasmática del músculo y luego desciende a los túbulos T, que se extienden desde la membrana. Los túbulos T entregan el potencial de acción al **retículo sarcoplásmico**, un tipo especial de retículo endoplásmico liso que envuelve las miofibrillas y almacena iones de calcio (figura 36.19*c*).

La llegada de los potenciales de acción abre canales de transportación activados por voltaje en el retículo sarcoplásmico. Así permite que los iones de calcio fluyan al exterior y bajen sus gradientes de concentración. Esto eleva la concentración de calcio alrededor de los filamentos de actina y miosina, lo que les permite interactuar, y se presenta la contracción muscular.

Cuando ésta finaliza, las bombas de calcio del tipo descrito e ilustrado en la sección 5.4 transportan los iones de calcio de regreso al retículo sarcoplásmico. La fibra muscular se encuentra lista para otra señal.

El papel de la troponina y la tropomiosina

¿Cómo la liberación de calcio desde el retículo sarcoplásmico permite que interactúen la actina y la miosina? El calcio afecta a la troponina y la tropomiosina, dos proteínas que regulan la fijación de miosina a los filamentos de la actina.

La figura 36.20*a,b* ilustra un solo filamento delgado en una fibra muscular en reposo. Bajo estas circunstancias existe poco calcio en el fluido en torno del filamento delgado. La tropomiosina, una proteína fibrosa, se envuelve alrededor de la actina y cubre los sitios de fijación de la miosina, con lo cual evita que la miosina se ligue. La troponina, una proteína globular unida a la tropomiosina, tiene un sitio que puede ligar de manera reversible los iones de calcio.

Cuando un potencial de acción provoca la liberación del calcio desde el retículo sarcoplásmico, parte de esta sustancia se liga a la troponina (figura 36.20*c*). Como resultado, la troponina cambia de forma y tira de la tropomiosina (a la cual está unida) desde el sitio de unión de miosina sobre la actina (figura 36.20*d*). Con este sitio de unión liberado, la miosina puede ligarse a la actina y tiene lugar el deslizamiento descrito en la sección anterior (figura 36.20*e,f*).

Así, para resumir los eventos de la contracción muscular, una señal (ACh) desde una neurona motora provoca un potencial de acción en una fibra muscular, el cual abre las compuertas de calcio en el retículo sarcoplásmico. Parte de los iones de calcio liberados se ligan a la troponina, la cual tira de la tropomiosina desde el sitio de unión de miosina sobre la actina. Se forman puentes cruzados, se acortan los sarcómeros y el músculo se contrae.

Posteriormente, las bombas de calcio regresan a los iones al interior del retículo sarcoplásmico. A medida que el nivel de calcio disminuye en la fibra muscular, la troponina vuelve a asumir su forma en reposo, la tropomiosina se instala de vuelta en su lugar sobre el sitio de unión de miosina y el músculo se relaja.

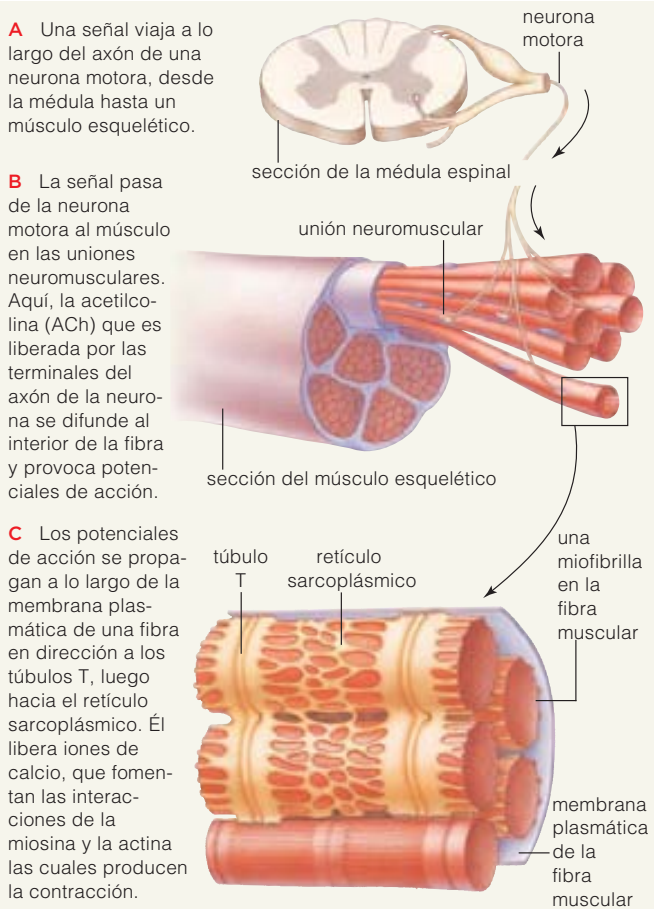


Figura 36.19 Animada Trayectoria por medio de la cual el sistema nervioso controla la contracción del músculo esquelético. La membrana plasmática de una fibra muscular encierra muchas miofibrillas individuales. Las extensiones tubulares de la membrana se conectan con parte del retículo sarcoplásmico, el cual se envuelve alrededor de las miofibrillas.

36.9 Energía para la contracción

- Múltiples rutas metabólicas suministran el ATP requerido para la contracción muscular.
- Conexiones con Rutas de liberación de energía 8.1, Fermentación 8.5.

La disponibilidad de ATP determina el que un músculo pueda contraerse y en qué medida. El ATP es la primera fuente de energía que utiliza un músculo, pero las células almacenan poco. Una vez que se emplea, el músculo acude a la creatina fosfato. Las transferencias de fosfato de la creatina fosfato al ADP pueden producir más ATP (figura 36.21), y mantener así un músculo en actividad hasta que aumenta la salida de ATP desde otras rutas. Ésta es la causa por la cual tomar suplementos de creatina, como se describió en la introducción, mejora a veces los logros atléticos que requieren ráfagas súbitas de actividad.

La mayor parte del ATP utilizado durante la actividad moderada y prolongada se produce mediante la respiración aeróbica. La glucosa derivada del glucógeno almacenado abastece el combustible para 5 a 10 minutos de actividad. A continuación se descomponen la glucosa y los ácidos grasos que la sangre entrega a las fibras musculares. Los ácidos grasos proporcionan combustible para actividades que duran más de una hora.

No todo el combustible se descompone de manera aeróbica. Incluso en músculos en reposo, algo de piruvato se convierte en lactato por fermentación. Con el ejercicio se producen más lactatos. Esta vía no proporciona mucho ATP, pero puede funcionar incluso cuando el suministro de oxígeno es bajo.

Para repasar en casa

¿Cuál es la fuente?

- Los músculos utilizan primero cualquier ATP almacenado. Luego transfieren fosfatos de la creatina fosfato al ADP para formar ATP.
- Con ejercicio en curso, la respiración aeróbica y la fermentación láctica producen el ATP que suministra la energía para la contracción muscular.

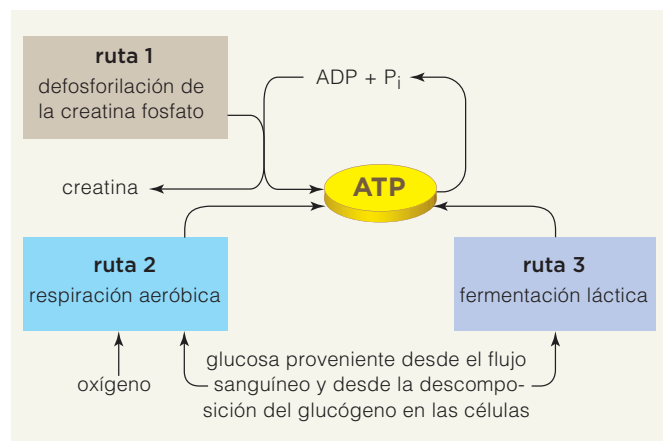


Figura 36.21 Animada Tres rutas metabólicas mediante las cuales los músculos obtienen las moléculas de ATP que impulsan sus contracciones.



Figura 36.20 Animada Las interacciones de la actina, la tropomiosina y la troponina en una célula de músculo esquelético.

Para repasar en casa

¿Qué inicia la contracción muscular? ¿Qué papel juega el calcio en ella?

- Un músculo esquelético se contrae en respuesta a una señal de una neurona motora. La liberación de ACh en una articulación neuromuscular provoca un potencial de acción en la célula del músculo.
- Un potencial de acción produce la liberación de iones de calcio, los cuales afectan las proteínas unidas a la actina. Los cambios resultantes en la forma y ubicación de estas proteínas abren el sitio de unión de miosina sobre la actina y permite la formación de puentes cruzados.

36.10 Propiedades de los músculos en conjunto

■ Hasta ahora, nos hemos concentrado en las fibras musculares individuales, pero los cuerpos de muchas fibras responden como una unidad.

Unidades motoras y tensión muscular

Una neurona motora tiene muchas terminales de axón que hacen sinapsis en las diferentes fibras de un músculo. Una neurona y todas las fibras musculares con las que hace sinapsis constituyen una **unidad motora**. Si se estimula brevemente una neurona motora, las fibras de su unidad se contraen durante unos cuantos milisegundos. Esta con-

tracción es una **contracción** ("twitch") **muscular** (figura 36.22a).

Un nuevo estímulo que ocurre antes que finalice una respuesta hace que las fibras se contraigan de nuevo. Al estimular repetidamente una unidad motora durante un corto lapso, todas las contracciones se realizan juntas en una contracción sostenida llamada **tétanos** (figura 36.22c). La fuerza generada por el tétanos resulta tres o cuatro veces la de una contracción simple.

La **tensión muscular** es la fuerza mecánica ejercida por un músculo. Cuantas más unidades motoras se estimulen, tanto mayor será la tensión. A la tensión se opone una carga, sea el peso de un objeto o la acción de la gravedad sobre él. Tan sólo cuando la tensión excede las fuerzas opositoras, se acorta un músculo estimulado. Los que se contraen isotónicamente se acortan y mueven una carga, como cuando levantas un objeto (figura 36.23a). Los que se contraen isométricamente se tensan pero no se acortan, como cuando intentas levantar un objeto pero fallas por lo excesivo del peso (figura 36.23b).

Fatiga, ejercicio y envejecimiento

Cuando una estimulación constante mantiene un músculo esquelético en tétanos, llega la fatiga muscular. La **fatiga** es una disminución en la capacidad de generar fuerza. La tensión disminuye a pesar de la estimulación. Después de unos minutos de descanso, el músculo fatigado se contraerá de nuevo en respuesta a la estimulación.

En los humanos, todas las fibras musculares se forman antes del nacimiento y el ejercicio no estimula la adición de otras. El ejercicio aeróbico (baja intensidad pero larga duración) hace a los músculos más resistentes a la fatiga. Incrementa sus suministros de sangre y el número de mitocondrias, los organelos que generan la mayor parte del ATP durante la respiración aeróbica.

El ejercicio breve e intenso, como el levantamiento de pesas, produce síntesis de actina y miosina. Esto ayuda a que un músculo ejerza más tensión pero no mejora la resistencia.

A medida que las personas envejecen, el número y tamaño de sus fibras musculares disminuye. Los tendones que unen el músculo al hueso se endurecen, se ponen rígidos y corren más riesgo de desgarrarse. La gente mayor puede ejercitarse intensamente por largos periodos de tiempo, pero su masa muscular ya no se incrementa tanto. Aun así, el ejercicio aeróbico mejora la circulación y un entrenamiento moderado retarda a veces la pérdida del tejido.

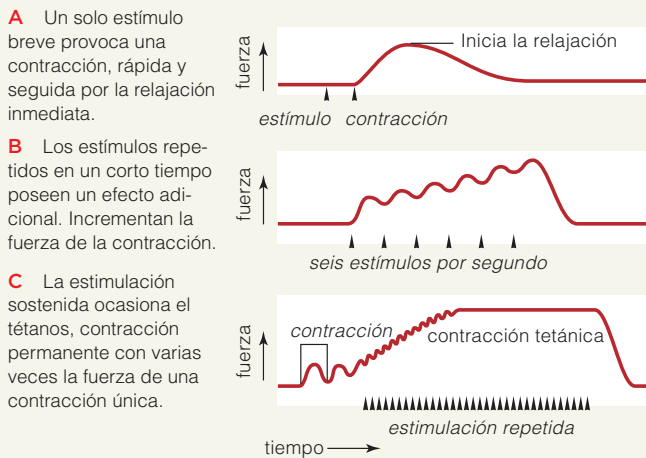


Figura 36.22 Animada Registros de contracciones en una fibra muscular cuando la neurona motora que la controla se estimula artificialmente. **Investiga:** ¿Cuál gráfica te permite comparar la fuerza generada por una contracción y el tétanos? *Respuesta: C.*



Figura 36.23 (a) Contracción isotónica. La carga resulta menor que la capacidad máxima de un músculo para contraerse. Éste puede contraerse, acortarse y levantar la carga. (b) Contracción isométrica. La carga excede la capacidad máxima de un músculo, de manera que se contrae, pero no se acorta.

Para repasar en casa

¿Cómo responden los músculos en conjunto a la estimulación y el ejercicio?

- La estimulación breve provoca una contracción. La estimulación constante produce una contracción más fuerte, llamada tétanos.
- El ejercicio no agrega fibras musculares, pero posiblemente incrementa el número de filamentos de proteínas y mitocondrias.

36.11 Trastornos de la contracción muscular

- Algunos trastornos genéticos, enfermedades o toxinas pueden provocar que los músculos se contraigan muy poco o demasiado.
- Conexiones con Herencia vinculada al cromosoma X 12.4, Endosporas 21.6.

Distrofias musculares Son una clase de trastornos genéticos en los cuales los músculos esqueléticos se debilitan progresivamente. En la distrofia muscular de Duchenne, los síntomas comienzan a aparecer en la infancia. La distrofia muscular miotónica es la más común en los adultos.

Una mutación de un gen del cromosoma X causa la distrofia de Duchenne. Este gen codifica la distrofina, proteína encontrada en la membrana plasmática de las fibras musculares. Una forma mutante de distrofina permite que material extraño entre a una fibra muscular, lo que provoca que la fibra se descomponga (figura 36.24). La distrofia muscular se presenta en aproximadamente 1 de cada 3,500 varones. Como otros trastornos vinculados al cromosoma X, rara vez sucede en las mujeres, quienes casi siempre tienen una versión normal del gen en su otro cromosoma X. Los niños afectados por lo regular comienzan a mostrar señales de debilidad alrededor de los tres años y requieren de una silla de ruedas en la adolescencia. La mayoría muere alrededor de los 20 años a causa de fallas respiratorias que ocurren al dejar de funcionar los músculos esqueléticos que participan en la respiración.

Trastornos de las neuronas motoras Cuando éstas no consiguen enviar señales a los músculos para que se contraigan o la señalización es afectada, los músculos esqueléticos se debilitan o llegan a paralizarse. Por ejemplo, el virus de la polio infecta y mata a las neuronas motoras. Los niños se infectan con más frecuencia. Los que sobreviven quedan paralizados o presentan una respuesta muscular débil. Las vacunas contra esta enfermedad existen desde los años 50, de manera que está desapareciendo. Ningún nuevo caso se ha informado en Estados Unidos desde 1979. No obstante, continúan presentándose en los países subdesarrollados. Además, algunas personas que padecieron polio en su niñez llegan a desarrollar el síndrome postpolio cuando son adultos. Los principales síntomas son la fatiga y la debilidad progresiva. Existen al menos 250,000 sobrevivientes de polio en Estados Unidos, y pueden sumar un millón.

La esclerosis miotrófica lateral (ALS, por sus siglas en inglés) destruye las neuronas motoras. También se le llama enfermedad de Lou Gehrig, por un famoso beisbolista cuya carrera se interrumpió a causa de ella poco antes de 1940. La ALS por lo regular causa la muerte por fallas respiratorias alrededor de tres a cinco años después del diagnóstico, pero mucha gente sobrevive más tiempo. Por ejemplo, al astrofísico Stephen Hawking se le diagnosticó ALS en 1963. Aunque ahora se encuentra confinado a una silla de ruedas y es incapaz de hablar, continúa escribiendo y dando conferencias con la ayuda de un sintetizador de voz.

Botulismo y tétanos La bacteria del género *Clostridium* produce toxinas que interrumpen el flujo de las señales provenientes de los nervios hacia los músculos. Las esporas en reposo (endosporas) de la *C. botulinum* a veces se encuentran en la comida enlatada. Cuando germinan, la bacteria que crece fabrica botulina, una toxina inodora. Cuando una persona consume comida contaminada, la botulina se introduce a las neuronas motoras y evita que liberen acetilcolina (ACh). Los músculos no pueden contraerse sin este

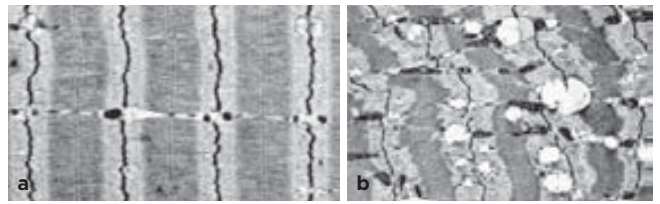


Figura 36.24 Micrografías electrónicas de (a) un tejido normal de músculo esquelético y (b) el tejido de una persona que padece distrofia muscular.



Figura 36.25 Pintura realizada en 1809. Muestra a la víctima de una herida sufrida en una batalla, mientras yacía moribundo a causa del tétanos en un hospital militar.

neurotransmisor. Las víctimas llegan a morir si los músculos esqueléticos que intervienen en la respiración se paralizan.

Una bacteria relacionada con ella, *C. tetani*, vive en los intestinos del ganado vacuno, de los caballos y otros animales de pastoreo, e incluso en los de algunas personas. Sus endosporas pueden pasar años en la tierra. Las esporas en ocasiones se introducen en una herida profunda y germinan allí. La bacteria crece y produce una toxina que se trasmite a través de la sangre o los nervios hacia la médula espinal y el cerebro.

En la médula espinal, la toxina de la bacteria bloquea la liberación de neurotransmisores tales como GABA (sección 33.6), que ejercen un control inhibitorio sobre las neuronas motoras. Sin éstos, nada apaga las señales de contracción, de modo que comienzan los síntomas del tétanos. Los músculos sobreestimulados se ponen rígidos y no consiguen liberarse de la contracción. Los puños y la mandíbula permanecen apretados, lo que explica el nombre común que se le da a la enfermedad: el “trismo”. La columna vertebral se traba a veces en una curva anormalmente arqueada (figura 36.25). El paciente muere cuando los músculos cardíacos y respiratorios quedan paralizados en un estado de contracción.

Las vacunas han erradicado el tétanos en Estados Unidos. En el mundo, el número de víctimas mortales al año se encuentra por arriba de 200,000. La mayoría son recién nacidos infectados durante un parto insalubre o antihigiénico.

En un artículo de 2004, unos científicos alemanes informaron de sus estudios acerca de un niño poco común. Incluso en su nacimiento tenía bíceps y muslos abultados. La investigación demostró que presentaba una mutación en el gen para la miostatina, proteína reguladora que disminuye el crecimiento muscular. Aparentemente fabricaba poca o ninguna miostatina. Las mutaciones genéticas que disminuyen los niveles de esta proteína pueden dar a algunos atletas una ventaja natural en el aumento de la masa muscular. La madre del chico es una corredora de velocidad.

¿Por qué opción votarías?

¿Deberían los fabricantes de suplementos alimenticios probar que sus productos son inocuos? Consulta CengageNOW para más detalles y luego vota en línea.



Resumen

Secciones 36.1, 36.2 Casi todos los animales se mueven al aplicar la fuerza de la contracción muscular a sus elementos esqueléticos. Un **esqueleto hidrostático** es un fluido confinado sobre el cual actúan las contracciones musculares. Un **exoesqueleto** se compone de partes rígidas en la superficie del cuerpo. Un **endoesqueleto** se compone de partes rígidas en el interior.

Los humanos y otros vertebrados tienen endoesqueleto. El **axial** se compone de los huesos del cráneo, la **columna vertebral** y la caja torácica. El **apendicular** se conforma por la cintura pélvica, la pectoral y los pares de extremidades. La columna consta de segmentos individuales denominados **vértebras**, con **discos intervertebrales** entre ellas. La médula corre por la columna y se conecta con el cerebro a través del **foramen magnum**, orificio situado en la base del cráneo. El orificio y otras características del esqueleto humano son adaptaciones para caminar erguido.

- Usa la animación en CengageNOW para aprender acerca de los sistemas esqueléticos de los intervertebrales y los humanos.

Secciones 36.3-36.5 Los huesos contienen mucho colágeno, calcio y fósforo. Además de desempeñar un papel en el movimiento, almacenan minerales y protegen órganos. Algunos cuentan con **médula roja**, que fabrica células sanguíneas. La mayoría la tiene **amarilla**. En un embrión humano, los huesos se desarrollan a partir de un modelo de cartílago. Incluso en los adultos, se encuentran continuamente en remodelación. Los **osteoblastos** son células que sintetizan hueso, mientras que los **osteoclastos** lo descomponen o disuelven. Los **osteocitos** son antiguos osteoblastos encerrados en la matriz de sus secreciones.

Una **articulación** es un área de contacto cercano entre los huesos. Uno o más **ligamentos** los mantienen unidos en la mayoría de las articulaciones. Fragmentos de cartílago y **bursas** rellenas de fluido sirven de amortiguamiento en las mismas.

- Usa la animación en CengageNOW para estudiar la estructura de un fémur humano.

Sección 36.6 Una **fibra muscular** es una célula cilíndrica larga con múltiples núcleos. En un músculo esquelético, las fibras se encuentran agrupadas en una funda o cubierta de tejido conectivo denso que se extiende más allá de las fibras. Los tendones son extensiones de esta cubierta. Ellos unen a la mayoría de los músculos esqueléticos con los huesos.

Cuando se contraen los músculos, transmiten fuerza a los huesos y los mueven. Algunos trabajan juntos, mientras que otros se oponen.

- Usa la animación en CengageNOW para revisar la ubicación y función de los músculos esqueléticos humanos.

Sección 36.7 La organización interna de un músculo esquelético promueve una fuerte contracción direccional. Muchas

miofibrillas componen una fibra. Una miofibrilla está compuesta de **sarcómeros**, unidades de contracción muscular organizadas a lo largo de ellos. Cada sarcómero tiene arreglos en paralelo de filamentos de **actina** y **miosina**. El **modelo del filamento deslizante** describe cómo el corrimiento activado por el ATP de los filamentos de actina y de miosina acortan el sarcómero. El acortamiento de todos los sarcómeros en todas las miofibrillas de todas las fibras musculares de un músculo lo contrae.

- Usa la animación en CengageNOW para explorar la estructura del músculo y observar su contracción.

Secciones 36.8, 36.9 Las señales de las neuronas motoras producen potenciales de acción en las fibras musculares, que a su vez provocan que el **retículo sarcoplásmico** libere el calcio almacenado. Su flujo hacia el citoplasma hace que las proteínas accesorias asociadas con los filamentos delgados se desplacen de tal manera, que la actina y las cabezas de miosina interactúan y se encoja un músculo.

Las fibras producen el ATP necesario para la contracción por medio de tres rutas: la defosforilación de la creatina fosfato, la respiración aeróbica y la fermentación láctica.

- Usa la animación en CengageNOW para observar cómo el sistema nervioso controla la contracción y cómo un músculo obtiene la energía para lograrlo.

Secciones 36.10, 36.11 Una neurona motora y todas las fibras que controla forman una **unidad motora**. La estimulación breve de una unidad provoca un **encogimiento**. La estimulación repetida ocasiona **tétanos**, o contracción sostenida. La **tensión** es la fuerza ejercida por un músculo en contracción. La **fatiga** es una disminución de la tensión a pesar de la estimulación constante.

Los trastornos genéticos que afectan la estructura de un músculo debilitan su función. Así lo hacen también las enfermedades y toxinas que afectan a las neuronas motoras.

- Usa la animación en CengageNOW para ver cómo responde una fibra a la estimulación de una neurona motora.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Un esqueleto hidrostático se compone de _____.
 - un fluido en un espacio cerrado
 - placas rígidas en la superficie de un cuerpo
 - partes rígidas internas
 - ninguna de las anteriores
- Los huesos son _____.
 - reservas de minerales
 - socios del músculo esquelético
 - sitios donde se forman las células sanguíneas (sólo en algunos huesos)
 - todas las anteriores

Ejercicio de análisis de datos

Tiffany, cuya fotografía aparece en la figura 36.26, nació con múltiples fracturas en los brazos y piernas. A los seis años había sufrido cirugías para corregir más de 200 fracturas. Sus frágiles huesos, que se fracturan con facilidad, son síntomas de la osteogénesis imperfecta (OI), trastorno genético ocasionado por una mutación en un gen para la colágena. A medida que los huesos se desarrollan, la colágena genera un andamiaje o estructura para la deposición del tejido mineralizado del hueso. El andamiaje se forma de manera inadecuada en niños que padecen OI. La figura 36.26 muestra también los resultados de una prueba experimental de un nuevo fármaco. Los pacientes tratados, todos menores a los dos años de edad, se compararon con otras víctimas de la misma edad, a quienes no se les dio el medicamento.

1. Un aumento en el área vertebral durante 12 meses del estudio indica crecimiento óseo. ¿Cuántos de los niños tratados mostraron un incremento así?
2. ¿Cuántos de los no tratados presentaron una mejoría?
3. ¿Cómo se comparó la proporción de fracturas en los dos grupos?
4. ¿Los resultados apoyan la hipótesis de que al dar a los pequeños que padecen OI este fármaco, el cual retarda la descomposición ósea, se puede incrementar el crecimiento del hueso y reducir las fracturas?

niño con tratamiento	área vertebral en cm ²		fracturas por año	niño control	área vertebral en cm ²		fracturas por año
	(inicial)	(final)			(inicial)	(final)	
1	14.7	16.7	1	1	18.2	13.7	4
2	15.5	16.9	1	2	16.5	12.9	7
3	6.7	16.5	6	3	16.4	11.3	8
4	7.3	11.8	0	4	13.5	7.7	5
5	13.6	14.6	6	5	16.2	16.1	8
6	9.3	15.6	1	6	18.9	17.0	6
7	15.3	15.9	0	promedio			16.6 13.1 6.3
8	9.9	13.0	4				
9	10.5	13.4	4				
promedio	11.4	14.9	2.6				

Figura 36.26 Resultados de una prueba clínica para un tratamiento destinado a la osteogénesis imperfecta (OI), la cual afecta a la niña mostrada a la derecha. Nueve pequeños que sufren OI recibieron el fármaco. Otros seis se controlaron sin atenderse. Se midió el área superficial de ciertas vértebras antes y después del tratamiento. Las fracturas ocurridas durante los 12 meses de la prueba también se registraron.



3. Los huesos se mueven cuando se contraen los músculos _____.

a. cardíacos c. lisos
b. esqueléticos d. todos los anteriores

4. Un ligamento conecta _____.

a. los huesos en una articulación c. un músculo a un tendón
b. un músculo a un hueso d. un tendón al hueso

5. La hormona paratiroidea estimula _____.

a. la actividad de los osteoclastos c. la formación de células rojas sanguíneas
b. la deposición del hueso d. todas las anteriores

6. _____ se une a la cintura pélvica.

a. El radio c. El fémur
b. El esternón d. La tibia

7. _____ es la unidad básica de contracción.

a. El osteoblasto c. La contracción
b. El sarcómero d. El filamento de miosina

8. En los sarcómero, el grupo fosfato que se transfiere desde el ATP activa _____.

a. la actina c. ambas
b. la miosina d. ninguna

9. Un sarcómero se acorta cuando _____.

a. se acortan los filamentos gruesos
b. se acortan los filamentos delgados
c. se acortan los filamentos gruesos y los delgados
d. ninguna de las anteriores

10. El ATP para la contracción muscular puede formarse mediante _____.

a. la respiración aeróbica
b. la fermentación láctica
c. la descomposición de la creatina fosfato
d. todas las anteriores

11. Un virus causa _____.

a. la polio b. el botulismo c. la distrofia muscular

12. Una unidad motora es _____.

a. un músculo y el hueso que mueve
b. dos músculos que trabajan en oposición
c. la cantidad que se acorta un músculo durante la contracción
d. una neurona motora y las fibras musculares que controla

13. Relaciona las palabras con sus características de definición.

_____ osteoblasto	a. almacena y libera calcio
_____ contracción	b. todo en las manos
_____ muscular	c. producción de células sanguíneas
_____ tensión muscular	d. disminución en tensión
_____ articulación	e. célula formadora de hueso
_____ miosina	f. respuesta de unidad motora
_____ médula roja	g. fuerza ejercida por puentes cruzados
_____ metacarpos	h. área de contacto entre los huesos
_____ miofibrillas	i. partes parecidas a cordones en la fibra muscular
_____ fatiga muscular	j. socio de la actina
_____ foramen magnum	k. orificio en la cabeza
_____ retículo sarcoplásmico	

■ Visita [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. En comparación con la mayoría de las personas, los corredores de largas distancias poseen bastantes más mitocondrias en los músculos esqueléticos. En los corredores de velocidad, las fibras del músculo esquelético presentan una cantidad mayor de las enzimas requeridas para la glicólisis, pero no tantas mitocondrias. Da alguna explicación.

2. Noé, el hermano más joven de Zacarías, padece distrofia muscular de Duchenne y murió a los 16 años. Zacarías tiene ahora 26, es saludable y planea iniciar una familia propia. Sin embargo, le preocupa que sus hijos puedan presentar un alto riesgo de sufrir el mal. La familia de su esposa no posee antecedentes. Repasa las secciones 12.4 y 36.11 para decidir si los temores de Zacarías son fundados.

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Y entonces mi corazón dejó de latir

El corazón es el músculo más durable. Comienza a latir durante el primer mes del desarrollo humano, y se mantiene funcionando toda la vida. Cada latido se produce mediante una señal eléctrica generada por un marcapasos natural en las paredes del corazón. En algunos, este marcapasos no trabaja adecuadamente. Las señales eléctricas se interrumpen, el órgano detiene sus latidos y se interfiere con el flujo sanguíneo. Esto se conoce como paro cardíaco súbito. En Estados Unidos, les ocurre a más de 300,000 personas por año. Un defecto congénito del corazón ocasiona la mayoría de los paros cardíacos en personas menores de 35 años. En la gente de mayor edad, usualmente una enfermedad cardíaca es la que provoca que el corazón deje de funcionar.

Las probabilidades de sobrevivir a un paro súbito se elevan al 50% cuando se comienza a aplicar resucitación cardiopulmonar (RCP) antes de cuatro a seis minutos. Según esta técnica, una persona alterna la respiración de boca a boca con compresiones del pecho que mantienen en movimiento la sangre de la víctima.

La RCP no puede reiniciar el corazón. Eso requiere de un desfibrilador, dispositivo que emite una descarga eléctrica hacia el pecho y restablece el marcapasos natural. Probablemente lo hayas observado cuando se representa en programas acerca de hospitales y médicos.

Matt Nader (figura 37.1a) conoció en carne propia la importancia de la RCP y la desfibrilación al sufrir un paro súbito mientras

jugaba en un partido de fútbol universitario. Sus padres, que se encontraban en el estadio, se acercaron corriendo y comenzaron a aplicarle la técnica. Al mismo tiempo, alguien fue de prisa por el desfibrilador automatizado (AED, por sus siglas en inglés) de la escuela. Este dispositivo tiene casi las dimensiones de una computadora portátil (figura 37.1b). Proporciona comandos simples de voz acerca de cómo conectar los electrodos a una persona en peligro, luego se asegura de que su corazón lata y si se requiere, suministra una descarga eléctrica.

El AED restableció el corazón de Nader, y acudió a testificar ante el Congreso de Texas acerca de su experiencia. Gracias en parte a sus esfuerzos, Texas aprobó una ley que demanda que todas las escuelas de educación media superior tengan AED en los partidos y prácticas atléticas.

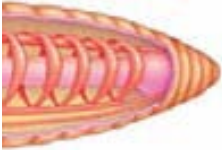
Debido a que la mayoría de los paros no ocurren en un hospital, la presencia de algún espectador capaz de llevar a cabo la RCP y emplear un AED a menudo significa la diferencia entre la vida y la muerte. Algunos estudios muestran que solamente alrededor de 15% de las víctimas de un paro cardíaco súbito reciben la RCP antes que llegue personal capacitado. El problema es que mucha gente no sabe administrar la RCP o utilizar un AED. La Cruz Roja u otra organización similar imparten cursos de medio día a fin de enseñar ambas habilidades. Todos debemos tomar nos el tiempo para que podamos ayudar a alguien más.



¡Mira el video! Figura 37.1 Sobreviviendo el paro cardíaco súbito. (a) Matt Nader, jugador de fútbol de enseñanza media superior, descubrió que tenía un defecto cardíaco cuando su corazón se detuvo durante un juego. El RCP y una rápida desfibrilación salvaron su vida.

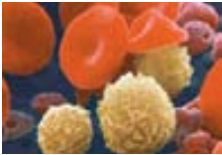
(b) Un tipo de desfibrilador externo automatizado. Estos dispositivos se han diseñado de tal modo que pueda utilizarlos cualquier persona entrenada sin preparación.

Conceptos básicos



Perspectiva general de los sistemas circulatorios

Muchos animales poseen un sistema circulatorio abierto o cerrado que transporta sustancias a todos los tejidos y de regreso. Los vertebrados cuentan con un sistema cerrado, en el cual la sangre siempre está contenida en el corazón o los vasos. [Sección 37.1](#)



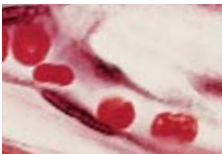
Composición y función de la sangre

La sangre de los vertebrados es un tejido conectivo fluido. Se compone de células rojas, o glóbulos rojos, células blancas, o glóbulos blancos, plaquetas y plasma (el medio de transporte). Las células rojas participan en el intercambio de gases. Las células blancas defienden los tejidos. Por último, las plaquetas intervienen en la coagulación. [Secciones 37.2-37.4](#)



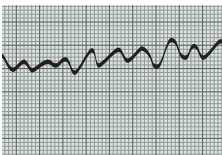
El corazón humano y dos circuitos de flujo

El corazón humano tiene cuatro cámaras y bombea la sangre a través de dos circuitos de vasos sanguíneos por separado. Uno se extiende por todas las regiones del organismo, mientras que el otro pasa sólo a través del tejido pulmonar. Ambos terminan su recorrido en el corazón. [Secciones 37.5, 37.6](#)



Estructura y función de los vasos

Por sí mismo, el corazón bombea la sangre de manera rítmica. Algunos ajustes en las arteriolas regulan la manera en que el volumen sanguíneo se distribuye entre los tejidos. El intercambio de gases, desechos y nutrientes entre la sangre y los tejidos se efectúa en los capilares. [Secciones 37.7, 37.8](#)



Cuando el sistema se estropea

Entre los problemas cardiovasculares figuran vasos con coágulos o ritmos cardíacos anormales. Algunos tienen fundamentos genéticos, pero la mayoría se deben a la edad o el estilo de vida. [Sección 37.9](#)



Vínculos con el sistema linfático

El sistema vascular linfático entrega a la sangre el fluido excesivo que recolecta en los tejidos. Los órganos linfáticos limpian la sangre de agentes infecciosos y desechos celulares. [Sección 37.10](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo verás ejemplos del papel que desempeña la difusión (sección 5.3) en el intercambio de sustancias. Volverás a repasar el metabolismo del alcohol (introducción al capítulo 6) y cómo la glucosa llega a almacenarse como glucógeno (8.7).
- Aprenderás más acerca de la sangre como un tejido conectivo (32.3) y de qué manera se contrae el músculo cardíaco (36.7, 36.8). También verás cómo las uniones celulares (32.1) intervienen en esto.
- Se revisarán los tipos sanguíneos ABO (11.4), las proteínas de membrana (5.2), la hemoglobina y la anemia de células falciformes o drepanocítica (3.6, 18.6), la hemofilia (12.4) y la talasemia (14.5).
- Recordarás de nuevo cómo la diabetes afecta al sistema circulatorio (35.9), el papel del timo (35.12), los efectos de la estimulación autonómica (33.8) y la importancia primordial de la homeostasis (27.1, 27.3).
- Los cambios evolutivos del sistema circulatorio (25.1, 26.2) también reciben atención adicional en este capítulo.

¿Por qué opción votarías? ¿Deberían las escuelas de enseñanza media superior públicas en tu comunidad exigir que todos los estudiantes tomen un curso de RCP? ¿Vale la pena distraer recursos y tiempo en un taller así? Consulta CengageNOW para más detalles y luego vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- El sistema circulatorio distribuye materiales por todo el cuerpo de algunos invertebrados y de cada uno de los vertebrados.
- Conexiones con Evolución animal 25.1, Evolución de los vertebrados 26.2, Difusión 5.3.

De la estructura a la función

El **sistema circulatorio** mueve sustancias dentro y fuera de los ambientes celulares. La **sangre**, su medio de transporte, corre por lo regular dentro de vasos tubulares con la presión generada por el **corazón**, una bomba muscular. La sangre realiza intercambios con el **fluido intersticial**, que llena los espacios entre las células y a su vez intercambia sustancias con ellas.

La sangre y el fluido intersticial sirven como medio interno del cuerpo. Las interacciones entre los sistemas orgánicos mantienen la composición y volumen de este ambiente en los rangos que pueden tolerar las células (sección 25.1).

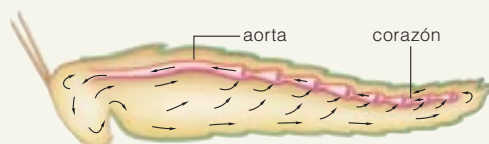
Estructuralmente, existen dos clases principales de sistemas circulatorios. Los artrópodos y la mayoría de los moluscos tienen uno **abierto**. Su sangre se mueve a través de corazones y grandes vasos, pero también se mezcla con el fluido intersticial (figura 37.2a). Los anélidos y los vertebrados tienen uno **cerrado**. Su sangre permanece siempre en el corazón o vaso sanguíneo (figuras 37.2b y 37.2c).

En el cerrado, el volumen sanguíneo se mueve continuamente a través de vasos grandes y pequeños. La sangre se mueve más rápido donde se encuentra confinada en unos cuantos vasos grandes y va más lento en los **capilares**, los vasos que poseen un diámetro más pequeño. El retardo en los capilares da a la sangre y al fluido intersticial tiempo para intercambiar sustancias por medio de difusión (sección 5.3).

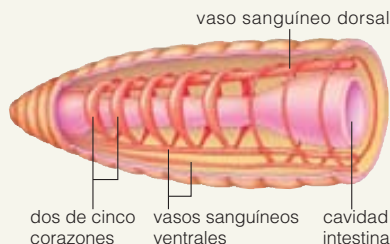
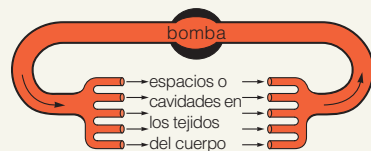
La sangre no se transporta de forma más lenta en los capilares porque sean pequeños, sino a consecuencia de su enorme número. Tu organismo tiene miles de millones, y su área transversal colectiva supera con mucho a la de los menos numerosos vasos grandes que transportan la sangre hacia aquéllos. Cuando entra en los capilares, su velocidad disminuye, como si un río estrecho (los vasos grandes) entregara agua a un extenso lago (los capilares). La figura 37.3d ilustra este concepto. La velocidad se recupera otra vez en los más vasos grandes, que la regresan al corazón. De manera similar, el agua recupera su velocidad cuando otra vez fluye desde un lago extenso a un río estrecho.

Evolución de la circulación en los vertebrados

Los vertebrados tienen un sistema circulatorio cerrado, pero los peces, los anfibios, las aves y los mamíferos difieren en sus “bombas y tuberías”. Estas diferencias evolucionaron a lo largo de cientos de millones de años, después de



A En el sistema abierto de un saltamontes, un corazón (nada parecido al tuyo) bombea la sangre por medio de un vaso, cierto tipo de aorta. Desde aquí, la sangre se mueve en los espacios tisulares, se mezcla con el fluido intersticial y después se reintroduce al corazón mediante aberturas en su pared.



B El sistema cerrado de una lombriz confina la sangre dentro de pares de corazones musculares cerca del extremo de la cabeza y dentro de muchos vasos.

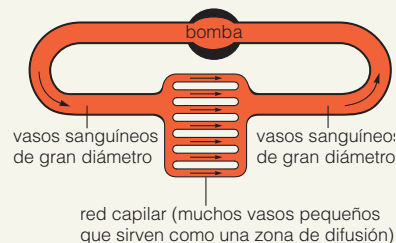


Figura 37.2 Animada Comparación de los sistemas circulatorios abierto y cerrado.

que algunos vertebrados dejaron el agua y se aventuraron pasando a la tierra. Recuerda que los primeros vertebrados tenían agallas. Como otras estructuras respiratorias, éstas cuentan con una delgada superficie húmeda, a través de la cual se difunde el oxígeno y el bióxido de carbono. Con el tiempo se transformaron en sacos humedecidos internamente, denominados pulmones, y soportaron la transición a tierra. Otras modificaciones ayudaron a acelerar el flujo sanguíneo en un circuito entre el corazón y los pulmones (sección 26.2).

En la mayoría de los peces la sangre corre en un circuito (figura 37.3a). La fuerza contráctil de un corazón de dos cámaras la conduce por un lecho de capilares dentro de cada agalla. Desde allí fluye en un vaso grande. Luego a través de cámaras de capilares en los tejidos y órganos y por último regresa al corazón. No está bajo mucha presión al abandonar los capilares de las agallas. Así pues, avanza lentamente por el único circuito de regreso al corazón.

En los anfibios, éste se divide en tres cámaras, con dos atrios vaciándose en dirección al ventrículo. La sangre oxigenada corre de los pulmones al corazón en un circuito. Después una enérgica contracción la bombea por el resto del cuerpo en un segundo circuito. Más tarde, la sangre oxigenada y la pobre en oxígeno se mezclan un poco en el ventrículo (figura 37.3b).

El corazón de las aves y mamíferos posee dos mitades completamente separadas, cada una con dos cámaras, y bombea sangre en dos circuitos diferentes (figura 37.3c). En el **pulmonar**, la sangre pobre en oxígeno y rica en bióxido de carbono fluye de la mitad derecha del corazón hacia los pulmones. Allí extrae el oxígeno, deja el bióxido de carbono y corre con rumbo a la mitad izquierda.

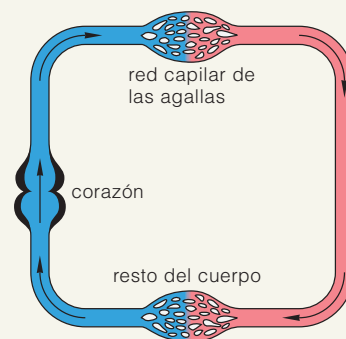
En el **sistémico**, que es más extenso, la mitad izquierda bombea la sangre oxigenada hacia los tejidos donde se utiliza el oxígeno y se forma el dióxido de carbono en la respiración aeróbica. La sangre entrega el oxígeno y recoge el dióxido de carbono en los tejidos, para luego dirigirse a la mitad derecha.

Con dos circuitos completamente separados, la presión sanguínea puede regularse de forma independiente en cada circuito. La intensa contracción del ventrículo izquierdo proporciona suficiente fuerza para mantener la sangre moviéndose rápido por todo el extenso circuito sistémico. La contracción menos enérgica del ventrículo derecho protege los delicados capilares de los pulmones, que podrían reventarse.

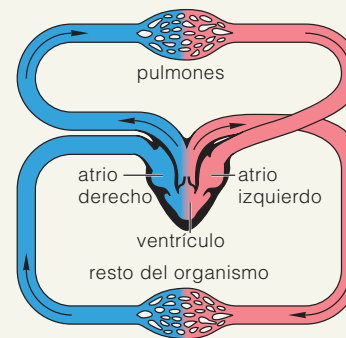
Para repasar en casa

¿Cuáles son los dos tipos de sistemas circulatorios en los animales?

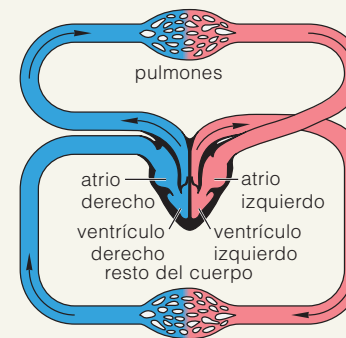
- Algunos, como los insectos, poseen un sistema circulatorio abierto. En él, la sangre deja los vasos y se mezcla con el fluido intersticial.
- Otros, incluyendo a los anélidos y los vertebrados, tienen uno cerrado, en el cual los materiales se intercambian a través de las paredes de los diminutos vasos sanguíneos.



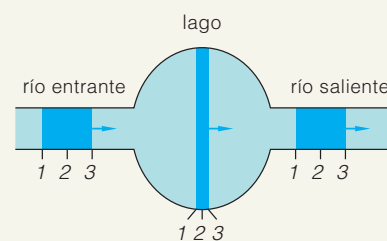
A En los peces, el corazón tiene dos cámaras: un atrio y un ventrículo. La sangre fluye por un circuito. Obtiene oxígeno en las redes capilares de las agallas y lo entrega a la red de todos los tejidos. La sangre pobre en oxígeno regresa entonces al corazón.



B En los anfibios, el corazón tiene tres cámaras: dos atrios y un ventrículo. La sangre viaja a lo largo de dos circuitos parcialmente separados. La fuerza de una contracción bombea la sangre desde el corazón hasta los pulmones y de vuelta. La fuerza de una segunda contracción la bombea desde el corazón en dirección a todos los tejidos y de regreso.



C En las aves y mamíferos, el corazón tiene cuatro cámaras: dos atrios y dos ventrículos. La sangre corre por dos circuitos completamente separados. En el primero viaja del corazón a los pulmones y vuelve. En el segundo fluye desde el corazón hasta todos los tejidos y nuevamente regresa.



D Explicación del porqué el flujo se retrasa en los capilares. Imagen de un volumen de agua que corre a un lago y regresa. La velocidad es constante, con un volumen idéntico desplazándose de los puntos 1 al 3 en el mismo intervalo. Sin embargo, la velocidad disminuye en el lago. ¿Por qué? El volumen se dispersa en un área transversal más grande y fluye hacia delante una distancia más corta durante el intervalo especificado.

Figura 37.3 Animada (a-c) Comparación de los circuitos de flujo en los sistemas cerrados de peces, anfibios, aves y mamíferos. El rojo indica la sangre oxigenada; el azul, la pobre en oxígeno. **(d)** Analogía que ilustra por qué el flujo de sangre se retarda en los capilares.

- Viajando por el plasma fluido del torrente sanguíneo de un vertebrado se encuentran las células que distribuyen el oxígeno por todo el organismo y también lo defienden de los patógenos.
- Conexiones con Tejidos conectivos 32.3, Hemoglobina 3.6.

Funciones de la sangre

Se trata del tejido conectivo fluido que conduce oxígeno, nutrientes y otros solutos a las células y recoge sus desechos metabólicos y secreciones, incluyendo las hormonas. También ayuda a estabilizar el pH interno. Es una autopista para las células y proteínas que protegen y reparan los tejidos. En las aves y los mamíferos contribuye a mantener la temperatura dentro de límites tolerables al mover el calor excesivo hacia la piel. Así puede ceder el calor a los alrededores.

Volumen y composición de la sangre

El tamaño corporal y las concentraciones de agua y solutos determinan el volumen sanguíneo. Una persona promedio tiene cerca de 5 litros, (un poco más de 10 pintas), lo cual equivale a 6 u 8% del peso total del cuerpo. En los vertebrados es un fluido viscoso más denso o espeso que el agua y, por lo tanto, corre con mayor lentitud. La parte fluida de la sangre es el **plasma**. La porción celular se compone de células sanguíneas y plaquetas que surgen de las células madre o troncales en la médula ósea (sección 32.3). Una

célula troncal es una célula no especializada que conserva la capacidad para la división celular. Cierta porción de sus hijas se dividen y diferencian en tipos celulares especializados.

Plasma Entre 50 y 60% del volumen total de la sangre lo constituye el plasma (figura 37.4). Éste se compone de agua en un 90%. Aparte de ser el medio de transporte de las células sanguíneas y plaquetas, actúa como solvente para cientos de otras proteínas. Algunas transportan lípidos y vitaminas solubles en grasas. Otras intervienen en la coagulación o reacciones inmunológicas de la sangre. También contiene azúcares, lípidos, aminoácidos, vitaminas y hormonas, además de los gases de oxígeno, dióxido de carbono y nitrógeno.

Células sanguíneas rojas (glóbulos rojos) Los eritrocitos, o **glóbulos rojos**, trasladan oxígeno de los pulmones a las células que respiran aeróbicamente y ayudan a extraer el dióxido de carbono de desecho de las mismas. En los mamíferos pierden sus núcleos, mitocondrias y otros organelos a medida que maduran. Los maduros son discos flexibles con una depresión en sus centros. Se deslizan fácilmente por los estrechos vasos sanguíneos y su forma aplanada simplifica el intercambio de gases.

La mayor parte del oxígeno que se difunde en tu sangre se une a la hemoglobina en los eritrocitos. Aprendiste acerca de ello en la sección 3.6. La hemoglobina almacenada llena cerca de 98% del interior de los glóbulos rojos

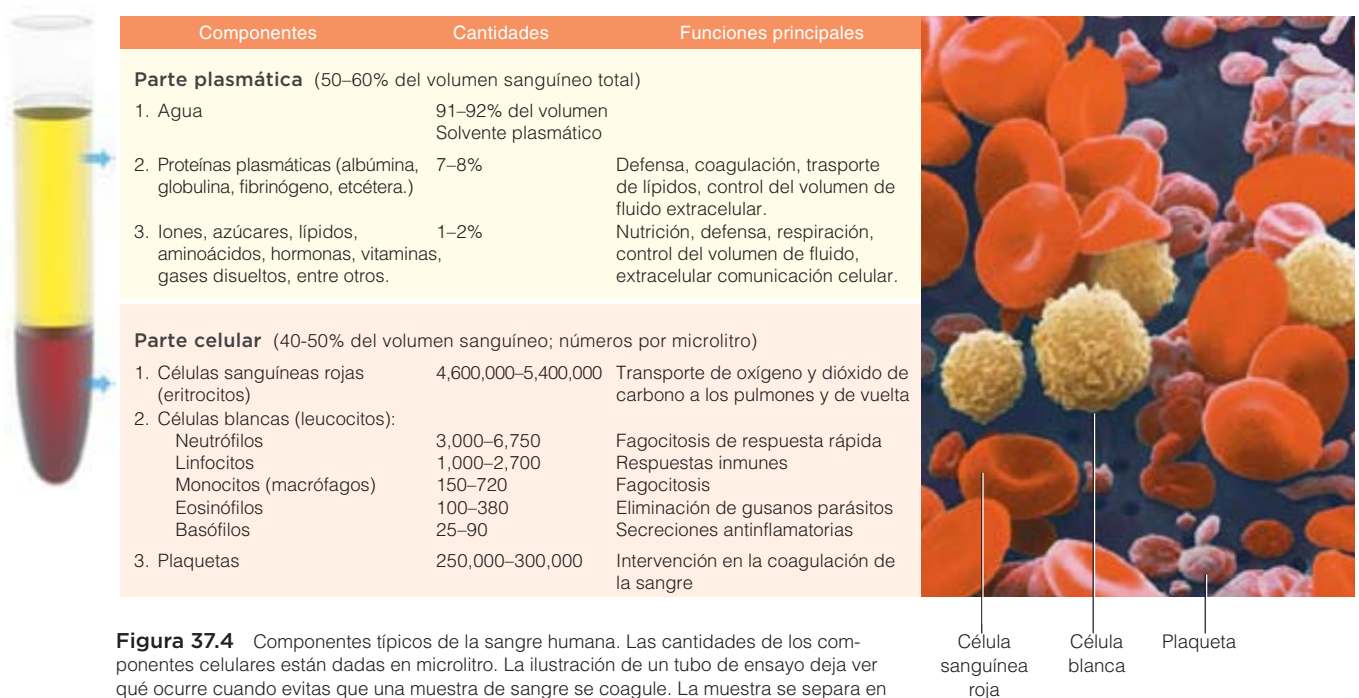


Figura 37.4 Componentes típicos de la sangre humana. Las cantidades de los componentes celulares están dadas en microlitro. La ilustración de un tubo de ensayo deja ver qué ocurre cuando evitas que una muestra de sangre se coagule. La muestra se separa en plasma color amarillo paja, el cual flota sobre una parte celular rojiza. La micrografía electrónica de barrido ilustra estos componentes.

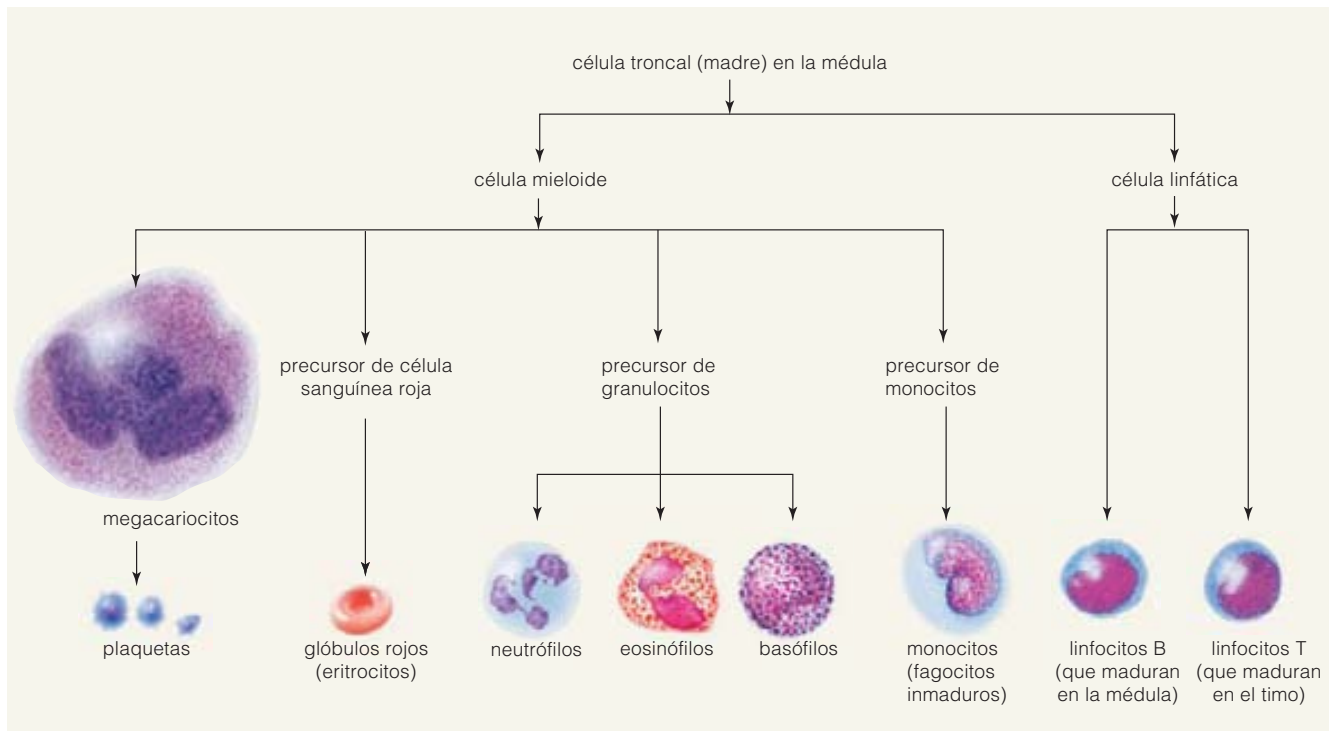


Figura 37.5 Componentes celulares principales en la sangre de los mamíferos y cómo se originan.

humanos. Esto lleva a las células y la sangre oxigenada a presentar un color rojo brillante. La sangre pobre en oxígeno es rojo oscuro, pero parece azulada a través de las paredes de los vasos sanguíneos cercanos a la superficie del cuerpo.

Además de la hemoglobina, una célula sanguínea roja madura almacena suficiente glucosa y enzimas para vivir unos 120 días. En una persona saludable, los reemplazos continuos mantienen el número de los eritrocitos en un nivel bastante estable. Un conteo celular mide la cantidad de células de un tipo por microlitro de sangre. Los hombres suelen tener más glóbulos que las mujeres en la edad reproductiva, pues ellas pierden sangre durante la menstruación.

Células sanguíneas blancas (glóbulos blancos) Los leucocitos, o **glóbulos blancos**, realizan tareas de cuidado local en el desarrollo y se dedican a la defensa. Las células difieren en tamaño, forma nuclear, aspecto (figura 37.5) y funciones.

Los neutrófilos, basófilos y eosinófilos se desarrollan en conjunto a partir de un tipo de célula precursora. Se les conoce a menudo de manera colectiva como granulocitos porque sus citoplasmas contienen gránulos que a veces se pueden teñir con tintes específicos. Los neutrófilos son el tipo más abundante de células blancas. Se trata de fagocitos que envuelven bacterias y desechos. Los eosinófilos atacan a parásitos más grandes, como gusanos, e intervienen en las alergias. Los basófilos secretan químicos que participan en las inflamaciones.

Los monocitos circulan en la sangre unos cuantos días. Luego se dirigen a los tejidos, donde se convierten en células fagocíticas llamadas macrófagos. Como verás en el siguiente capítulo, los macrófagos interactúan con los linfocitos para provocar respuestas inmunes. Existen dos tipos de linfocitos: las células B y las T. Las primeras maduran en el hueso (de allí su nombre, por la B de “bone”: hueso en inglés). Por su parte, las segundas maduran en el timo (nuevamente, por la T de “thymus”). Ambas protegen el organismo de amenazas específicas.

Plaquetas Los megacariocitos son de 10 a 15 veces más grandes que otras células sanguíneas que se forman en la médula ósea. Se separan en fragmentos de citoplasma envueltos en membranas y denominados **plaquetas**. Después de que se forma una, dura de cinco a nueve días. Cuando se activan, liberan sustancias necesarias para la coagulación de la sangre.

Para repasar en casa

¿Cuáles son los componentes de la sangre humana y sus funciones?

- La sangre consta principalmente de plasma, un fluido rico en proteínas que conduce desechos, gases y nutrientes.
- Las células sanguíneas y las plaquetas se forman en la médula y se transportan en el plasma. Los glóbulos rojos contienen hemoglobina que conduce oxígeno de los pulmones a los tejidos. Los blancos ayudan a defender el organismo de los elementos patógenos. Las plaquetas son fragmentos de células que intervienen en la coagulación.

37.3 Hemostasis

- Las plaquetas y proteínas plasmáticas interactúan en la coagulación.
- Conexión con Hemofilia 12.4.

Los vasos pueden romperse, cortarse o sufrir lesiones similares. La **hemostasis** consta de tres fases que detienen la pérdida de sangre y construyen una infraestructura para repararlo. En la etapa inicial, el músculo liso de las paredes del vaso dañado se contrae en un espasmo automático. En la segunda se reúnen las plaquetas en el sitio de la lesión. Ellas liberan sustancias que prolongan el espasmo y atraen más plaquetas. En la fase de coagulación final, las proteínas del plasma convierten la sangre en un gel y crean un coágulo. Durante su formación, el fibrinógeno, proteína plasmática soluble, se convierte en hilos insolubles de fibrina. La fibrina forma una malla que atrapa células y plaquetas (figura 37.6).

La elaboración de coágulos involucra una cascada de reacciones enzimáticas. El fibrinógeno se convierte en fibrina por medio de la enzima denominada trombina, la cual circula como el precursor inactivo llamado protrombina. Ésta se activa gracias a una enzima (factor X), que a su vez es activado por otra, y así sucesivamente. ¿Qué inicia la cascada de reacciones? La exposición del colágeno en la pared del vaso dañado.

Si una mutación afecta a cualquiera de las enzimas que actúan en la cascada de las reacciones de coagulación, puede que la sangre no consiga coagularse apropiadamente. Tales mutaciones ocasionan el trastorno genético conocido como hemofilia (sección 12.4).

Estímulo

Un vaso está dañado.

Respuesta de fase 1

Un espasmo vascular constriñe el vaso.

Respuesta de fase 2

Las plaquetas se adhieren entre sí para tapar el sitio.

Respuesta de fase 3

Empieza a formarse un coágulo:

1. La cascada de enzimas produce la activación del factor X.
2. El factor X convierte la protrombina en plasma, en trombina.
3. La trombina transforma el fibrinógeno, una proteína plasmática, en hilos de fibrina.
4. La fibrina crea una red en la que participan células y plaquetas para formar un coágulo.



Figura 37.6 El proceso de tres fases de la hemostasis. La microfotografía muestra el resultado de la fase de coagulación final: células sanguíneas y plaquetas en una red de fibrina.

Para repasar en casa

¿Cómo responde el cuerpo al daño en los vasos y detiene el sangrado?

- El vaso se constriñe, se acumulan las plaquetas y se forma el coágulo a causa de unas reacciones enzimáticas en cascada que involucran componentes proteicos del plasma.

37.4 Tipos de sangre

- El tipo de sangre se identifica gracias a las diferencias genéticamente determinadas en las moléculas de la superficie de los glóbulos rojos.
- Conexión con Hemofilia 12.4 Conexiones con proteínas de membrana 5.2, Genética del ABO 11.4.

La membrana plasmática de cualquier célula incluye muchas moléculas que varían entre los individuos. El cuerpo ignora las versiones de estas moléculas que se presentan en sus propias células, pero las de la superficie de una célula no familiar genera mecanismos de defensa del sistema inmune. La **aglutinación** es una respuesta normal en la cual proteínas plasmáticas llamadas anticuerpos se ligan a las células extrañas, como las bacterias, y forman cúmulos que atraen a los fagocitos.

La aglutinación también se presenta cuando los glóbulos rojos con moléculas superficiales no familiares se transfunden en un organismo. En consecuencia, se genera una reacción a la transfusión en la que el sistema inmune del receptor ataca las células donadas y provoca que se acumulen entre sí (figura 37.7). Los cúmulos de células bloquean los pequeños vasos de los tejidos dañados. Una reacción a la transfusión resulta fatal en ocasiones.

La identificación del tipo de sangre (el análisis de las moléculas superficiales específicas en los eritrocitos) quizá ayude a evitar la mezcla de sangres entre donantes y receptores incompatibles. También pone en alerta a los médicos acerca de problemas relacionados con la sangre que pueden surgir durante algunos embarazos.

Tipos sanguíneos A, B y O

Los **tipos sanguíneos A, B y O** determinan las variaciones presentes en un tipo de glucolípido que se encuentra sobre la superficie de los eritrocitos. La sección 11.4 describe la genética de estas diferencias. Quienes tienen una forma de molécula poseen sangre tipo A. Los que cuentan con otra forma son B. Las personas con ambas formas tienen AB. Aquellos que no poseen ninguna son O. Observa la siguiente tabla:

Tipo ABO	Glucolípido(s) en las células rojas	Anticuerpos presentes
A	A	Anti-B
B	B	Anti-A
AB	Ni A ni B	Ninguno
O	Tanto A como B	Anti-A, Anti-B

Si tu sangre es O, tu sistema inmune tratará como extrañas a las células A y B. Puedes aceptar únicamente a donadores de tipo O (figura 37.7). No obstante, no hay problema si donas a alguien de cualquier tipo. Si eres A, rechazarás las B. Si cuentas con B, reaccionarás contra las A. Si perteneces a AB, identificarás las de A y B como “propios”, de manera que puedes recibir sangre de cualquier otra persona.

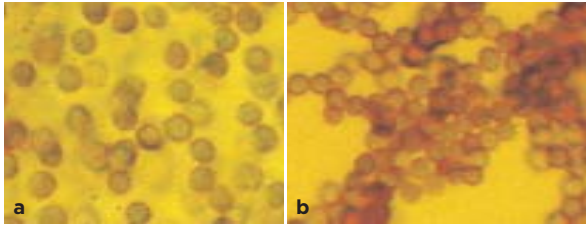


Figura 37.7 Microfotografía tomadas con microscopio óptico que muestran (a) la ausencia de aglutinaciones en una mezcla de dos tipos de sangre diferentes pero compatibles y (b) la aglutinación en una mezcla de tipos incompatibles.

		Tipo del donante			
		O	A	B	AB
Tipo del receptor	O				
	A				
	B				
	AB				

Figura 37.8 Animada Resultados de mezclar sangre de tipos ABO iguales o diferentes. **Investiga:** ¿Cuántas combinaciones incompatibles se muestran? *Respuesta: siete*

Tipo sanguíneo Rh

La **identificación del tipo sanguíneo Rh** se basa en la presencia o ausencia de la proteína Rh (localizada por vez primera en los monos *Rhesus*). Si eres tipo Rh⁺, tus células llevarán esta proteína. Si Rh⁻, no ocurrirá así.

Normalmente, los individuos Rh⁻ no poseen anticuerpos en contra de la proteína Rh. Sin embargo, los producirán si se exponen a la sangre Rh⁺. Esto ocurre en ocasiones durante algunos embarazos. Si un hombre Rh⁺ embaraza a una mujer Rh⁻, el feto puede ser Rh⁺. La primera vez que una hembra Rh⁻ cargue un feto Rh⁺, ella no tendrá anticuerpos en contra de la proteína Rh (figura 37.9a). No obstante, los glóbulos rojos fetales quizá se introduzcan en su sangre durante el parto, con lo cual provocaría que ella forme anticuerpos anti-Rh⁺. Si vuelve a embarazarse, éstos cruzan la placenta y se introducen en la sangre del feto. En caso de un feto Rh⁺, los anticuerpos atacan sus eritrocitos y pueden matar al feto (figura 37.9b). Para evitar cualquier

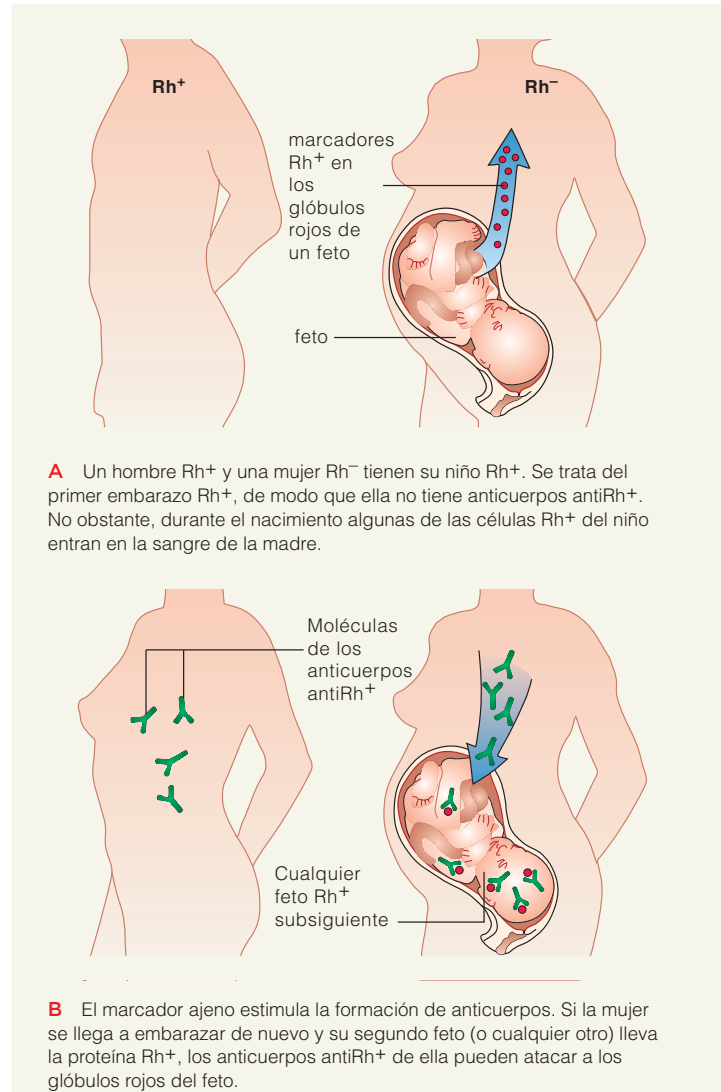


Figura 37.9 Animada Cómo las diferencias en el Rh pueden complicar el embarazo.

riesgo, se debería proporcionar a una madre Rh⁻ que acaba de parir a un niño Rh⁺ un fármaco que impide la producción de anticuerpos que podrían ocasionar problemas en futuros embarazos.

Con los tipos sanguíneos no ocurre así. Los anticuerpos maternos para las moléculas A y B no cruzan la placenta y no atacan a las células fetales.

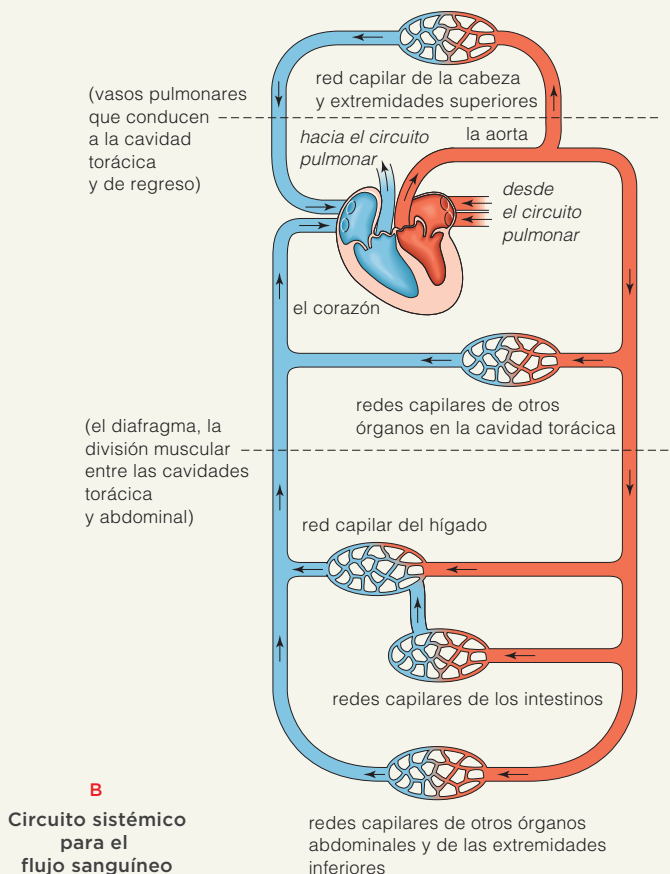
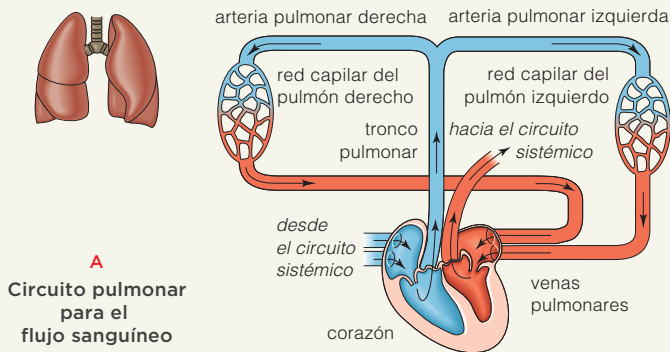
Para repasar en casa

¿Qué es un tipo sanguíneo?

- El tipo sanguíneo lo determina la clase de moléculas que hay en la superficie de los glóbulos rojos. Los genes determinan cuál de ellas se encuentra presente en un individuo en particular.
- Si se mezcla la sangre de tipos incompatibles, el sistema inmune ataca a las moléculas desconocidas, con resultados posiblemente fatales.

■ "Cardiovascular" proviene del vocablo griego *kardia* (corazón) y la palabra latina *vasculum* (vaso).

■ Conexiones con Metabolismo del alcohol Introducción al capítulo 6, Almacenamiento del glucógeno 8.7, Homeostasis 27.1 y 27.3.



En los mamíferos, el corazón funciona como una bomba doble que impulsa la sangre a través de dos circuitos cardiovasculares. Cada una parte del corazón y recorre las arterias, las arteriolas, los capilares, las vénulas y las venas y se vuelve a conectar con él (figuras 37.10 y 37.11).

Un circuito breve, el pulmonar, oxigena la sangre (figura 37.10a). Va desde la mitad derecha del corazón hasta una red de capilares presentes en los pulmones. Oxigena la sangre en los pulmones y luego fluye hacia la otra mitad.

El sistémico es más extenso (figura 37.10b). La mitad izquierda del corazón bombea sangre oxigenada en dirección a la arteria principal, la **aorta**. La sangre proporciona oxígeno a todos los tejidos y después la sangre pobre en oxígeno regresa a la mitad derecha.

En el sistémico, la mayor parte de la sangre viaja por una red de capilares para después volver al corazón. Sin embargo, la que pasa a través de capilares en el intestino delgado fluye después por la vena del portal hepático a una red capilar en el hígado. Esto permite a la sangre obtener glucosa y otras sustancias absorbidas en los intestinos y entregarlas al hígado, que almacena como glucógeno una parte de la glucosa (sección 8.7). También descompone algunas toxinas, por ejemplo, el alcohol (introducción al capítulo 6).

Como se ilustra en la figura 37.12, el sistema cardiovascular distribuye nutrientes, gases y otras sustancias que entran al organismo por la boca y la nariz. Moviliza el dióxido de carbono y otros desechos metabólicos hacia el sistema respiratorio y el urinario para eliminarlos. Estos son los sistemas principales que mantienen las condiciones de operación del medio interno en rangos tolerables, un proceso que conocemos como homeostasis (secciones 27.1 y 27.3).

Para repasar en casa

¿Cuáles son los dos circuitos del sistema circulatorio humano?

■ En el pulmonar, la sangre pobre en oxígeno sale del corazón, pasa por los pulmones y luego regresa. Obtiene oxígeno y deposita dióxido de carbono en los pulmones.

■ En el sistémico, la oxigenada corre desde el corazón a las redes capilares de todos los tejidos. Proporciona oxígeno y recoge dióxido de carbono, para luego retornar.

Figura 37.10 Animada (a, b) Circuitos pulmonar y sistémico del sistema cardiovascular humano. Los vasos que transportan la sangre oxigenada se muestran en rojo. Los que contienen sangre pobre en oxígeno se colorearon en azul.

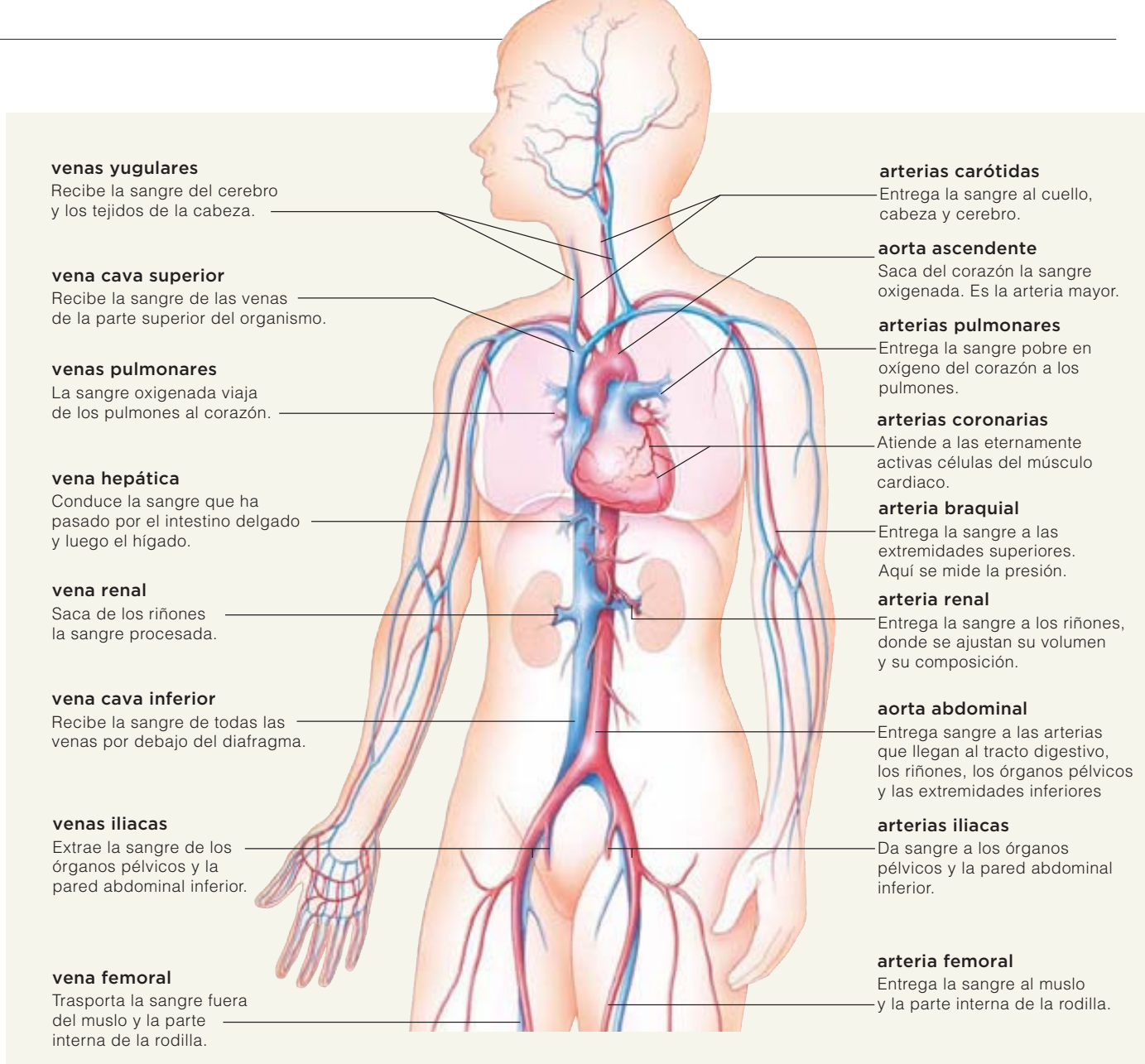


Figura 37.11 Animada Principales vasos sanguíneos del sistema cardiovascular. Esta ilustración se simplifica por motivos de claridad. Por ejemplo, las arterias o venas se nombran para un solo brazo, pero están presentes en ambas extremidades.

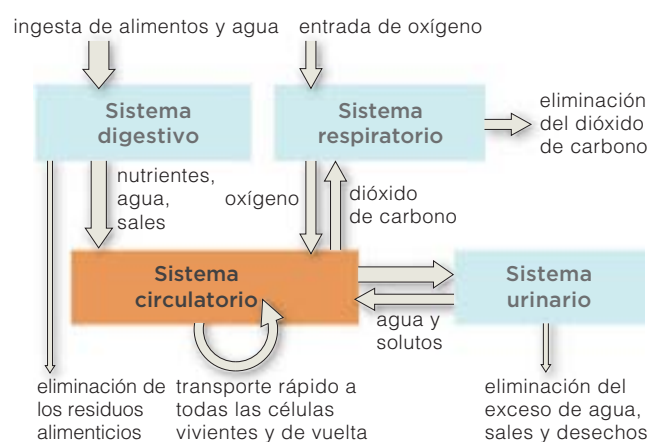


Figura 37.12 Vínculos funcionales entre el sistema circulatorio y otros sistemas cuyas funciones principales son el mantenimiento del ambiente interno.

37.6 El corazón humano

- El corazón es una bomba muscular durable y que late espontáneamente. Se contrae con un movimiento de torsión.
- Conexiones con Uniones celulares 32.1, Contracción muscular 36.7, 36.8.

Estructura y función del corazón

Su durabilidad depende de su estructura. La parte más externa es el *pericardio*, resistente saco de dos capas de tejido conectivo (figura 37.13). El fluido que hay entre ellas lo lubrica durante sus movimientos de torsión. La capa interna se une a la pared del corazón, o *miocardio*, de músculo cardíaco.

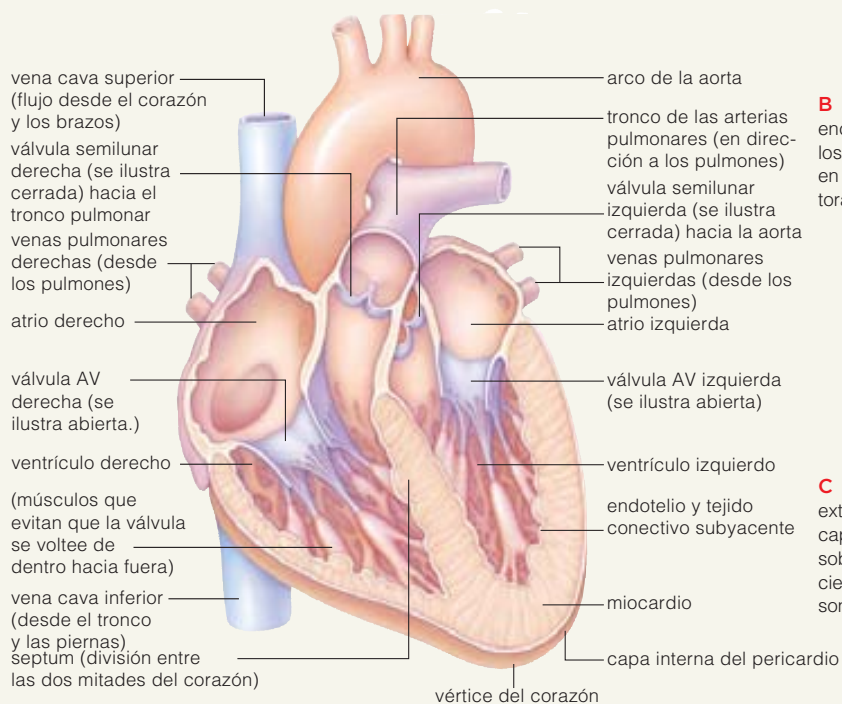
Cada mitad posee un **atrio**, cámara de entrada para la sangre, y un **ventrículo** que bombea la sangre al exterior. El endotelio, una clase de epitelio, tapiza las cámaras y todos los vasos.

Para ir de un atrio a un ventrículo, la sangre debe viajar a través de una válvula atrioventricular (AV). A fin de fluir de un ventrículo a una arteria, tiene que pasar a través de una válvula semilunar. Las válvulas son como puertas de un solo sentido. La alta presión del fluido obliga a la válvula a abrirse. Cuando la presión disminuye, la “puerta” se cierra y evita que la sangre regrese.

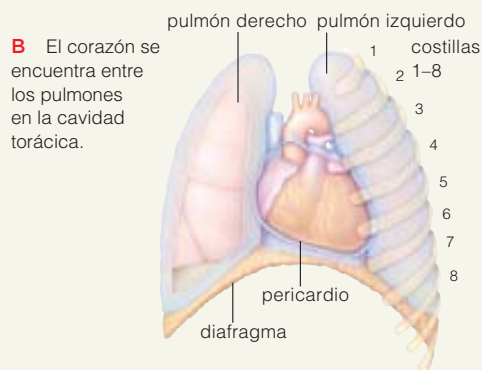
En el ciclo cardíaco, el músculo del corazón se alterna entre la diástole (relajación) y la sístole (contracción). En primer lugar, el atrio relajado se expande con la sangre (figura 37.14a). La presión obliga a abrir las válvulas AV. Gracias a ello fluye al interior de los ventrículos relajados, los cuales se expanden a medida que se contraen los atrios (figura 37.14b). Una vez que los ventrículos se han llenado, se contraen. A medida que hacen esto, la presión en ellos se eleva súbitamente y es tan superior a la de las arterias, que ambas válvulas semilunares se abren y la sangre corre al exterior (figura 37.14c). Ahora vacíos, los ventrículos se relajan mientras las aurículas se llenan de nueva cuenta (figura 37.14d).

¿Cómo se contrae el músculo cardíaco?

Repaso Las secciones 36.7 y 36.8 describen la contracción del músculo esquelético. El cardíaco, que se encuentra únicamente en el corazón, se contrae con el mismo tipo de mecanismo de deslizamiento de filamentos conducido por el ATP. En comparación con el esquelético y el liso, el cardíaco cuenta con más mitocondrias.



A Corte longitudinal que muestra la organización interna del corazón.



B El corazón se encuentra entre los pulmones en la cavidad torácica.

C Apariencia externa. Las capas de grasa sobre la superficie del corazón son normales.



Figura 37.13 Animada El corazón humano.

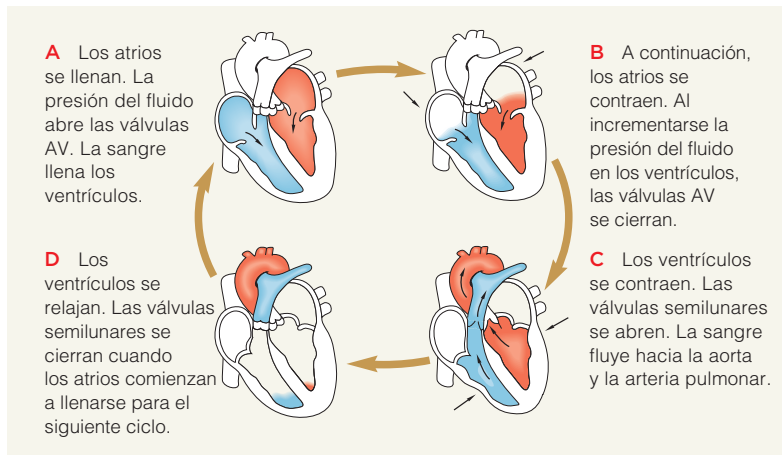


Figura 37.14 Animada Puedes escuchar el ciclo cardíaco con un estetoscopio como un sonido de "lub-dup" cerca de la pared del pecho. En cada "lub", las válvulas AV se cierran a medida que los ventrículos se contraen. En cada "dup", las semilunares se cierran cuando los ventrículos se relajan.

Los sarcómeros acomodados a lo largo de la extensión de cada célula le dan una apariencia estriada. Las células que se unen de un extremo a otro en discos intercalados son regiones con muchas uniones adherentes (figura 37.15a). Las vecinas se comunican a través de uniones GAP. Estas uniones permiten que las ondas de excitación pasen rápidamente por todo el corazón (sección 32.1 y figura 37.15b).

Cómo late el corazón Algunas células especializadas del músculo no se contraen. En cambio, forman parte del sistema de conducción cardíaco, que inicia y distribuye las señales que indican a otras células del músculo que se contraigan. Como lo ilustra la figura 37.16, el sistema se compone de un nodo sinoatrial (SA) y uno atrioventricular (AV), vinculados mediante fibras de unión. Éstas son haces de células musculares largas y delgadas.

El nodo SA, un conjunto de células que no se contraen en la pared del atrio derecho, es el **marcapasos cardíaco**. Sus células tienen canales de membrana especializados gracias a los cuales disparan potenciales de acción unas setenta veces por minuto. El cerebro no debe dirigir los disparos del nodo SA; este marcapasos natural posee potenciales de acción espontáneos. Las señales nerviosas provenientes del cerebro únicamente ajustan la frecuencia y la fuerza de las contracciones. Incluso si fuera retirado del cuerpo, continuaría latiendo durante un breve lapso.

Una señal del nodo SA inicia el ciclo, el cual se dispersa por los atrios y provoca que se contraigan. De manera simultánea, la señal excita las fibras de unión, lo cual la conduce hacia el nodo AV. Este grupo de células constituye el único puente eléctrico hacia los ventrículos. El tiempo que toma a una señal cruzar el puente basta para mantener los ventrículos en contracción antes que se llenen.

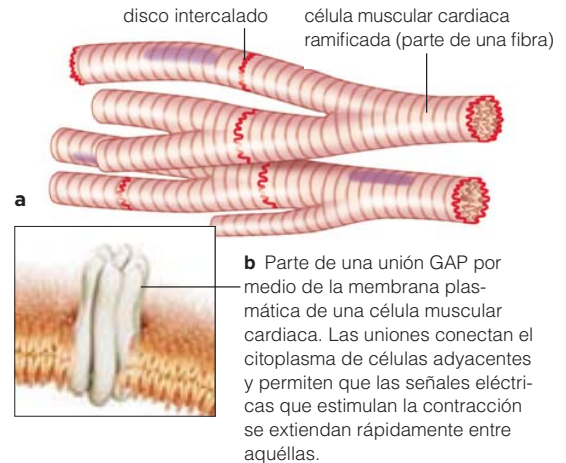


Figura 37.15 (a) Células de músculo cardíaco. Compara con la figura 32.8b. Muchas uniones adherentes en discos intercalados en los extremos de las células conservan unidas a las células adyacentes a pesar del estrés mecánico ocasionado por los movimientos de torsión del corazón. (b) Los costados de las células del músculo cardíaco están sujetos a menos estrés que los extremos. Los lados cuentan con abundancia de uniones GAP por la membrana plasmática.

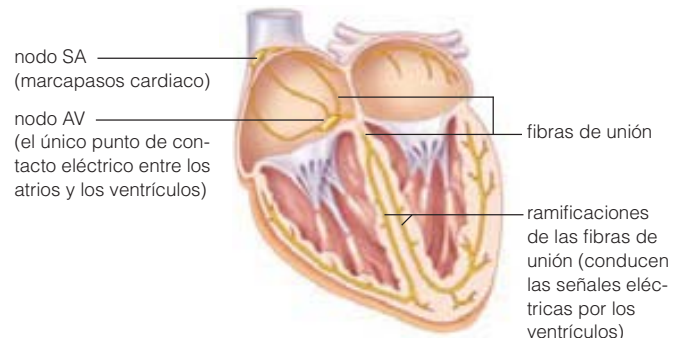


Figura 37.16 Animada El sistema de conducción cardíaco.

Desde el nodo AV viaja una señal a lo largo de un haz de fibras de unión. Éstas se ramifican en el septum o septo, entre los dos ventrículos. Las fibras ramificadas se extienden en dirección al punto más inferior del corazón y suben por las paredes de los ventrículos, que se contraen de abajo hacia arriba con un movimiento de torsión.

Para repasar en casa

¿Cómo se encuentra estructurado el corazón y cómo funciona?

■ El músculo de cuatro cámaras se divide en dos mitades, cada una con un atrio y un ventrículo. La contracción de los ventrículos genera la circulación sanguínea.

■ El nodo SA es el marcapasos cardíaco. Sus señales espontáneas, que se repiten de manera rítmica, hacen que las fibras de las paredes del corazón se contraigan de un modo coordinado.

- La contracción de los ventrículos aplica presión a la sangre y la fuerza por medio de una serie de vasos.
- Conexión con Sistema Nervioso Autónomo 33.8.

La figura 37.17 compara la estructura de los vasos. Las **arterias** son vasos de transporte rápido para la sangre bombeada al exterior de los ventrículos. La entregan a las **arteriolas**: vasos más pequeños donde funcionan controles sobre la distribución del flujo sanguíneo. Las arteriolas se ramifican en los **capilares**, pequeños vasos de paredes delgadas que difunden las sustancias hacia su interior y exterior con facilidad. Las **vénulas** son pequeños vasos localizados entre los capilares y las venas. Las **venas** son vasos grandes que la devuelven al corazón y sirven como reservas de volumen sanguíneo.

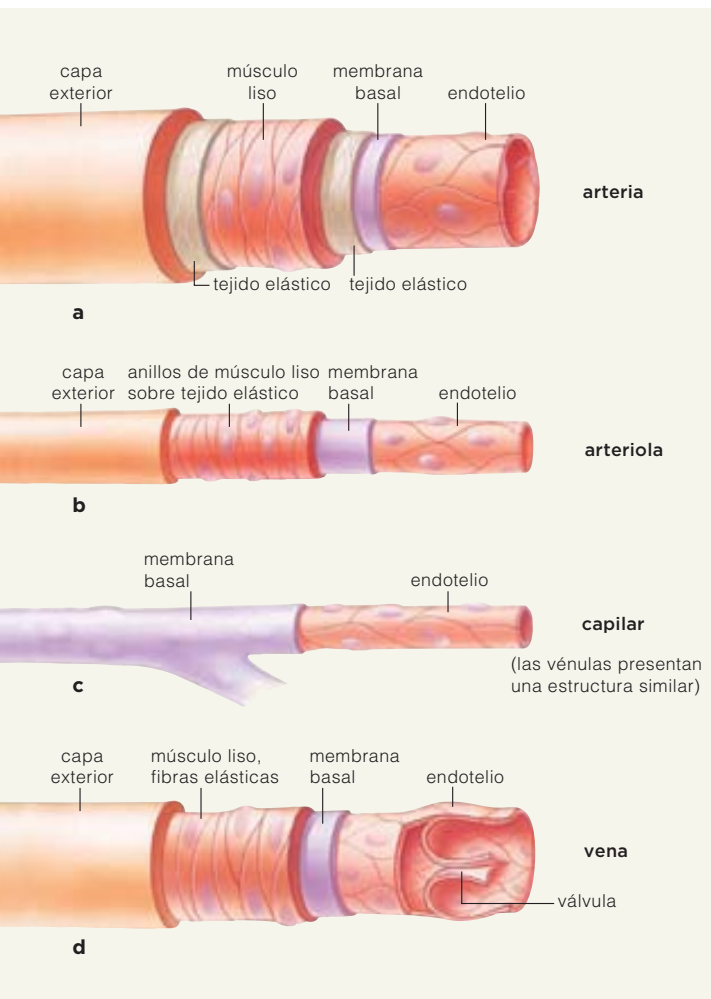


Figura 37.17 Comparación estructural de los vasos sanguíneos. Los dibujos no se encuentran a la misma escala.

La **presión sanguínea** es la tensión ejercida por la sangre sobre las paredes de los vasos que la rodean. Las contracciones ventriculares ejercen presión sobre la sangre, y porque el ventrículo derecho se contrae con menos intensidad que el izquierdo, la sangre que llega del circuito pulmonar se halla bajo menos presión que la que llega del sistémico. En ambos, la presión es mayor en las arterias y disminuye a medida que el flujo pasa por el circuito (figura 37.18). La velocidad de flujo entre dos puntos de un circuito depende de la diferencia de presión entre esos sitios y de la resistencia al flujo. Cuanto más amplio y liso es un vaso, menos resistencia hay y el fluido puede moverse más rápido en él.

Transporte rápido en arterias

Con sus amplios diámetros y baja resistencia, las arterias transportan con eficacia y velocidad la sangre oxigenada. También son reservas de presión que suavizan las diferencias durante cada ciclo cardíaco. Sus gruesas paredes musculares y elásticas se hinchan cada que un latido impulsa un gran volumen de sangre en ellas. Entre las contracciones, las paredes retroceden.

Distribución del flujo en las arteriolas

No importa cuán activo seas, toda la sangre de la mitad derecha de tu corazón corre a tus pulmones, y toda la proveniente de la mitad izquierda se distribuye a otros tejidos a lo largo del circuito sistémico. El cerebro la recibe de modo constante, pero en el caso de otros órganos varía con la actividad. Cuando reposas, el flujo se distribuye como se muestra en la figura 37.19.

Cuando te ejercitas, una menor cantidad fluye a los riñones e intestinos, y corre más a los músculos esqueléticos de tus piernas. Como policías de tránsito, tus arteriolas guían el flujo con base en las órdenes provenientes del sistema nervioso autónomo (sección 33.8) y el endocrino. Las seña-

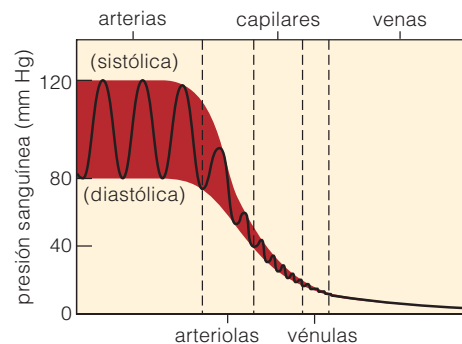


Figura 37.18 Gráfica de la presión del fluido para un volumen de sangre cuando avanza por el circuito sistémico. La presión sistólica se presenta al contraerse el ventrículo, mientras que la diastólica lo hace cuando los ventrículos están relajados.

les de ambos actúan sobre los anillos de células de músculo liso en las paredes de las arteriolas (figura 37.17b). Algunas ocasionan el ensanchamiento de un vaso al provocar que las células de músculo liso de su pared se relajen. Otras señales disminuyen el diámetro de los vasos al provocar que las paredes del músculo liso se contraigan. Cuando las arteriolas que alimentan a un órgano en particular se ensanchan, fluye más sangre a él.

Las arteriolas también responden a los cambios en las concentraciones de sustancias de un tejido. Por ejemplo, cuando haces ejercicio, las células de tus músculos esqueléticos aumentan su consumo de oxígeno. Además, la concentración del dióxido de carbono en sus alrededores se incrementa. Las arteriolas del músculo se ensanchan en respuesta a estos cambios. En consecuencia, corre más sangre oxigenada por el tejido y se extraen más productos de desecho. Cuando se relajan los músculos esqueléticos, requieren menos oxígeno. Su concentración se eleva de manera local y las arteriolas se estrechan.

Control de la presión

Generalmente medimos la presión en la arteria braquial de la parte superior del brazo (figura 37.20). En cada ciclo, la presión *sistólica* (pico) ocurre cuando los ventrículos en contracción impulsan a la sangre en las arterias. La *diastólica*, la más baja, se presenta al estar relajados al máximo los ventrículos. La presión se mide en milímetros de mercurio (mm Hg) y se le llama “presión sistólica sobre diastólica”, como en el caso de 120/80 mm Hg.

La presión depende del volumen total de la sangre, de cuánta bombean los ventrículos (la salida cardíaca) y de si las arteriolas se hallan contraídas o dilatadas. Los receptores en la aorta y en las arterias carótidas del cuello envían señales a un centro de control en la médula (cierta parte del tallo cerebral) cuando la presión aumenta o disminuye. En respuesta, esta región solicita cambios en la salida cardíaca y el diámetro de las arteriolas. Dicha respuesta refleja es un control de la presión a corto plazo. A largo, los riñones influyen en la presión mediante el ajuste de la pérdida de fluidos y la alteración consiguiente del volumen total sanguíneo. Cuanto mayor sea el volumen, tanto mayor será la presión.

Para repasar en casa

¿Qué determina la distribución y presión de la sangre?

- La frecuencia e intensidad de los latidos y la resistencia al flujo a través de los vasos sanguíneos determina la presión. La presión es máxima en los ventrículos en contracción y al inicio de las arterias.
- La cantidad de sangre que va a tejidos específicos varía con el tiempo y sufre alteraciones mediante ciertos ajustes del diámetro de las arteriolas.

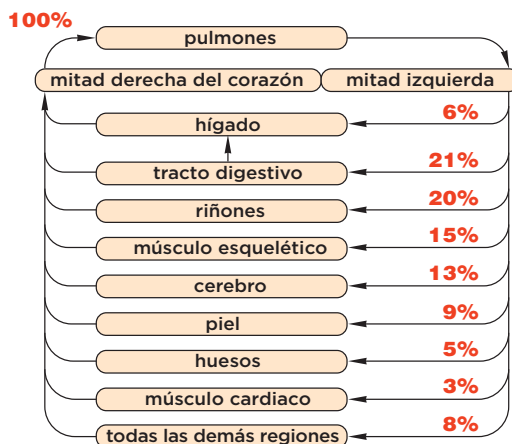


Figura 37.19 Distribución de la salida del corazón en una persona en reposo. La cantidad de sangre que se desplaza por un tejido dado puede ajustarse al estrechar y ensanchar selectivamente las arteriolas a todo lo largo del circuito sistémico.

Investiga: ¿Qué porcentaje de suministro sanguíneo del cerebro llega de la mitad derecha del corazón?

Respuesta: ninguno

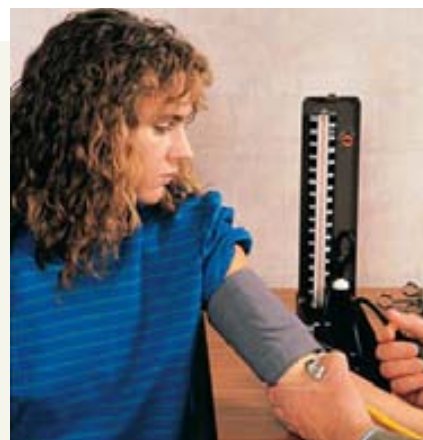


Figura 37.20 Animada Medición de la presión. A la izquierda, un manguito hueco inflable unido a un medidor de presión (manómetro) se coloca envolviendo la parte superior del brazo. Se pone un estetoscopio sobre la arteria braquial, precisamente por debajo del manguito.

El manguito se infla con aire a una presión por arriba de la presión más alta del ciclo cardíaco, cuando se contraen los ventrículos. Por arriba de esta presión, no escucharás sonido alguno a través del estetoscopio, porque no fluye sangre a través del vaso.

El aire en el manguito se libera con lentitud hasta que el estetoscopio captura sonidos del golpe suave. El flujo de sangre hacia la arteria bajo la presión de los ventrículos en contracción (la presión sistólica) provoca los sonidos. Cuando comienzan estos sonidos, el medidor generalmente muestra una lectura alrededor de los 120 mm Hg. Esta cantidad de presión obligará al mercurio (Hg) a elevarse unos 120 milímetros en una columna de vidrio de un diámetro estándar.

Se libera más aire del manguito, y eventualmente los sonidos dejan de escucharse. La sangre ahora está fluyendo de manera continua, aun cuando los ventrículos se encuentran relajados al máximo. La presión cuando los sonidos dejan de escucharse es la más baja durante un ciclo cardíaco. Esta presión diastólica se encuentra por lo regular alrededor de los 80 mm Hg.

A la derecha, los monitores compactos disponibles en la actualidad registran automáticamente la presión sanguínea tanto sistólica como diastólica.

■ Una red capilar es una zona de difusión, en la cual la sangre intercambia sustancias con el fluido intersticial que baña a las células antes que las venas la regresen.

■ Conexiones con Epitelio 32.2, Difusión 5.3, Endocitosis 5.5.

Función de los capilares

Un capilar es un cilindro de células endoteliales, de una célula de grosor, envuelto en una membrana de soporte (sección 32.2). La figura 37.21 muestra algunos de los 10 o 40 mil millones de capilares que sirven al cuerpo humano. En conjunto, ofrecen una inmensa área superficial para el intercambio de sustancias con el fluido intersticial. En casi todos los tejidos, las células se encuentran muy cerca de uno o más capilares. La proximidad es esencial. La difusión distribuye moléculas e iones tan lentamente que sólo resulta eficaz a distancias pequeñas.

Los glóbulos rojos, que tienen cerca de 8 micrómetros de diámetro, deben apretujarse en una sola fila a través de los capilares. El estrujamiento pone a las células rojas sanguíneas que transportan oxígeno y a los solutos en el plasma

en contacto directo o cercano con la superficie de intercambio: la pared de los capilares.

Para moverse entre la sangre y el fluido intersticial, una sustancia debe cruzar la pared de un capilar. El oxígeno, el dióxido de carbono y las pequeñas moléculas solubles en grasas quizá se difundan por las células endoteliales de un capilar. Las proteínas son demasiado grandes para difundirse a través de las membranas plasmáticas, pero algunas entran en las células endoteliales mediante endocitosis. Se difunden a través de la célula y posteriormente escapan por medio de exocitosis por el lado opuesto. También, el fluido con pocos solutos e iones se filtra de los capilares por los espacios entre células adyacentes.

En comparación con otros capilares, los del cerebro tienen mucho menos escapes. Sus células endoteliales se adhieren de tal manera entre sí que el plasma no pasa entre ellas. Esta propiedad crea la barrera hematoencefálica (sección 33.10).

A medida que la sangre corre por una típica red capilar, se encuentra sujeta a dos fuerzas opuestas: La presión hidrostática, dirigida al exterior, resulta de la contracción



Figura 37.21 Movimiento del fluido en una red capilar. El fluido cruza una pared capilar por medio de ultrafiltración y reabsorción. (a) En un capilar al final de una arteriola, la diferencia entre la presión sanguínea y la presión del líquido intersticial obliga al plasma hacia el exterior, pero sólo a pocas proteínas plasmáticas, a través de las hendiduras entre las células endoteliales de la pared capilar. La ultrafiltración es el flujo hacia el exterior del fluido a través de la pared capilar como resultado de la presión hidrostática.

(b) La reabsorción es el movimiento osmótico de cierta cantidad de fluido intersticial al interior del capilar. Ocurre cuando difiere la concentración de agua entre el fluido intersticial y el plasma. El plasma, con sus proteínas disueltas, tiene una mayor concentración de solutos, por lo tanto, una concentración menor de agua. La reabsorción cerca del extremo de una red capilar tiende a equilibrar la ultrafiltración desde su inicio. Por lo regular, sólo existe una pequeña filtración neta de fluido, la cual se devuelve a la sangre mediante los vasos del sistema linfático (sección 37.10).

Extremo de la arteriola del lecho capilar
<i>Presión dirigida hacia el exterior:</i>
Presión hidrostática de la sangre en el capilar: 35 mm Hg
Ósmosis debida a las proteínas intersticiales: 28 mm Hg
<i>Presión dirigida hacia el interior:</i>
Presión hidrostática del fluido intersticial: 0
Ósmosis debida a las proteínas plasmáticas: 3 mm Hg
<i>Presión neta de ultrafiltración:</i>
$(35 - 0) - (28 - 3) = 10 \text{ mm Hg}$
Se favorece la ultrafiltración

Extremo de una vénula de la red capilar
<i>Presión dirigida hacia el exterior:</i>
Presión hidrostática de la sangre en el capilar: 15 mm Hg
Ósmosis debida a las proteínas intersticiales: 28 mm Hg
<i>Presión dirigida hacia el interior:</i>
Presión hidrostática del fluido intersticial: 0
Ósmosis debida a las proteínas plasmáticas: 3 mm Hg
<i>Presión neta de reabsorción:</i>
$(15 - 0) - (28 - 3) = -10 \text{ mm Hg}$
Se favorece la reabsorción

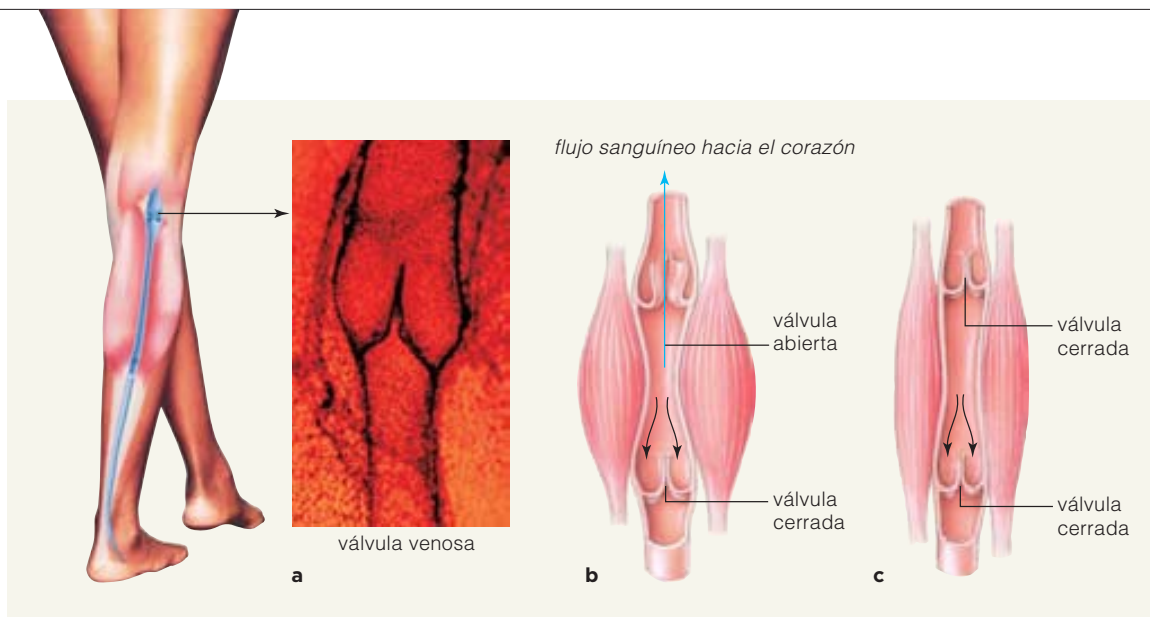


Figura 37.22 Acción de las válvulas venosas.

(a) Las válvulas en las venas de tamaño mediano impiden el retorno de la sangre.

Los músculos esqueléticos adyacentes ayudan a aumentar la presión del fluido en una vena.

(b) Se abultan en una vena al contraerse. La fuerza se eleva y contribuye a mantener a la sangre avanzando.

(c) Cuando los relajan, la presión que ejercían sobre la vena deja de realizarse. Las válvulas venosas se cierran y cortan el flujo de retorno.

de los ventrículos. La osmótica, encaminada al interior, proviene de las diferencias en la concentración de solutos entre la sangre y el fluido intersticial.

En el extremo arterial de un lecho capilar, la presión hidrostática es alta. Impulsa al fluido al exterior entre las células de la pared capilar, en dirección al fluido intersticial (figura 37.21a). Este proceso se llama **ultrafiltración**. El impulsado al exterior tiene altos niveles de oxígeno, iones y nutrientes, como la glucosa. La ultrafiltración desplaza grandes cantidades de sustancias esenciales desde la sangre hasta el fluido intersticial.

A medida que la sangre continúa hacia el extremo venoso del lecho capilar, la presión hidrostática decae y predomina la osmótica (figura 37.21b). Se extrae el agua por ósmosis desde el fluido intersticial con dirección al plasma rico en proteínas. Este proceso es la **reabsorción capilar**.

Normalmente existe un pequeño flujo de fluido al exterior desde los capilares, al que los vasos linfáticos regresan la sangre. Si la presión alta provoca que demasiado fluido salga o algo interfiere con su retorno, el fluido intersticial se recolecta en los tejidos. La hinchazón resultante se conoce como edema. Las infecciones provocadas por gusanos redondos que dañan los vasos linfáticos también pueden ocasionar un edema grave (sección 25.11).

Presión venosa

La sangre proveniente de varios capilares fluye en cada vénula. Estos vasos de paredes delgadas se juntan para formar venas, tubos de baja resistencia y gran diámetro que la llevan al corazón. Muchas venas, especialmente en las piernas, disponen de válvulas abatibles que ayudan a evitar el flujo de regreso (figura 37.22). Éstas se cierran automáticamente cuando la sangre da marcha atrás.

En ocasiones las válvulas pierden elasticidad. Entonces las venas se hacen más grandes y abultadas cerca de la

superficie de la piel. Esto ocurre de ordinario en las venas de las piernas. Se convierten en varicosas. La falla de las válvulas que rodean el ano provoca hemorroides.

Las paredes de las venas posiblemente se abultan un poco bajo presión, pero mucho más que la pared de las arterias. Así, actúan como reservas para grandes volúmenes de sangre. Cuando descansas, mantienen alrededor de 60% del volumen total de sangre.

Durante el ejercicio se incrementa la presión en las venas y se recolecta menos sangre en ellas. Las venas tienen un poco de músculo liso en sus paredes y las señales inducidas por la actividad provenientes del sistema nervioso hacen que éste se contraiga. La contracción las pone rígidas, de manera que no consiguen mantener tanta sangre y su presión se eleva. Al mismo tiempo, los músculos esqueléticos que mueven las extremidades se dilatan y presionan las venas. Por lo tanto, arrojan la sangre hacia el corazón (figura 37.22b,c).

La respiración profunda inducida por el ejercicio también eleva la presión. A medida que se expande el pecho, los órganos se comprimen y presionan a las venas adyacentes. Esto ayuda a mover la sangre en dirección al corazón.

Para repasar en casa

¿Cómo funcionan los capilares y el sistema venoso?

■ Las redes capilares son zonas de difusión donde la sangre intercambia sustancias con el fluido intersticial. El flujo hacia el exterior a través de las paredes de los capilares también contribuye a equilibrar los fluidos entre la sangre y el fluido intersticial.

■ Las vénulas entregan sangre de los capilares a las venas, reservas para el volumen sanguíneo. Su cantidad varía con el nivel del ejercicio.

■ La presión alta y la arterosclerosis aumentan el riesgo de sufrir un ataque cardíaco o un derrame cerebral.

■ Conexiones con Colesterol 3.4, Anemia de células falciformes o drepanocítica 3.6, 18.6, Hemofilia 12.6, Talasemia 14.5, Diabetes 35.9.

Trastornos de los glóbulos rojos Las anemias se caracterizan por presentar muy bajo conteo de glóbulos rojos. En consecuencia, falla la entrega de oxígeno y el metabolismo. La falta de aliento, la fatiga y los escalofríos aparecen a continuación. Las anemias hemorrágicas las generan súbitas pérdidas de sangre, como ocurre en una herida. Las crónicas se deben a una baja producción de glóbulos rojos o a una ligera pero persistente pérdida de sangre.

Las bacterias y los protozoarios que se reproducen en los eritrocitos provocan algunas anemias hemolíticas. Los patógenos entran en los glóbulos rojos, se dividen dentro de ellos y causan entonces que se dividan y mueran. Quienes toman muy poco hierro padecen la anemia por deficiencia de hierro, en la que los eritrocitos no logran fabricar suficientes grupos hemo que contienen hierro. La anemia de células falciformes o drepanocítica aparece por una mutación que altera la hemoglobina y permite que las células cambien de forma (sección 3.6).

La beta-talasemia se presenta cuando las mutaciones interrumpen o detienen la síntesis de cadenas de globulina de la hemoglobina (sección 14.5). Forman pocos glóbulos rojos y éstos son delgados y frágiles. Al exceso de eritrocitos se le llama policitemia. Se entrega más oxígeno, pero también la sangre se vuelve más viscosa y eleva la presión arterial.

Trastornos de los leucocitos El virus de Epstein-Barr provoca a veces mononucleosis infecciosa. Infecta a los linfocitos B y en respuesta el cuerpo produce muchísimos monocitos. Los síntomas por lo regular duran semanas. Cabe mencionar, entre otros, la garganta adolorida, fatiga, dolores musculares y fiebre.

Las leucemias consisten en cánceres que se originan en las células de la médula ósea. Provocan la sobreproducción de glóbulos blancos formados anormalmente, que no funcionan bien.

A los cánceres surgidos de los linfocitos B o T se les conoce como linfomas. La división de los linfocitos enfermos produce tumores en los nódulos linfáticos y otras partes de este sistema.

Males de la coagulación Demasiada o muy poca coagulación puede causar problemas. La hemofilia es un trastorno

genético en el que la coagulación se debilita (sección 12.4). Otros trastornos provocan que se formen espontáneamente en un vaso coágulos. Si permanecen allí se conoce como trombos. Si se suavizan y viajan por la sangre son émbolos. Ambos pueden bloquear vasos y causar problemas. Por ejemplo, se presenta un derrame cuando un vaso del cerebro se rompe o lo bloquea un émbolo. De cualquier forma se interrumpe el flujo a las células cerebrales. Quien sobrevive a un derrame a menudo tiene impedimentos provocados por las células muertas o privadas de alimento.

Arteriosclerosis En ella, la acumulación de grasas en las paredes arteriales estrecha el espacio dentro del vaso. Quizá sepas que el colesterol interviene en este “endurecimiento de las arterias”. El cuerpo requiere colesterol para fabricar membranas celulares, vainas de mielina, sales biliares y hormonas esteroideas (sección 3.4). El hígado fabrica suficiente colesterol para satisfacer tales necesidades, pero también se absorbe de los alimentos en el intestino. La genética determina cómo responden los diferentes organismos a un exceso de colesterol en la dieta.

La mayor parte del colesterol que se encuentra disuelta en la sangre se une con proteínas transportadoras. Los complejos son conocidos como lipoproteínas de baja densidad, o LDL (por sus siglas en inglés), y la mayoría de las células puede incorporarlas. Una menor cantidad está unida a lipoproteínas de alta densidad, o HDL (por sus siglas en inglés). Las células del hígado metabolizan las HDL y las utilizan en la formación de bilis, que el hígado secreta en el intestino. Con el tiempo, la bilis abandona el cuerpo por medio de las heces.

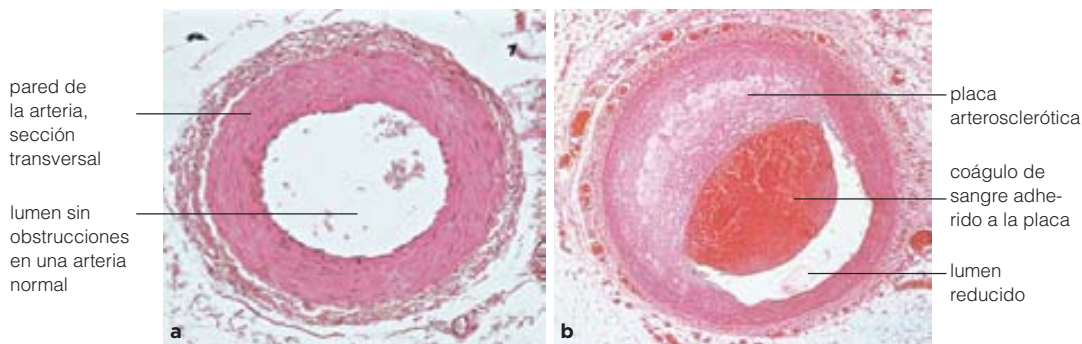
Cuando el nivel de LDL aumenta en la sangre, también aumenta el riesgo de sufrir arteriosclerosis. El primer síntoma es la acumulación de lípidos en el endotelio de una arteria (figura 37.23). Se forma tejido conectivo fibroso sobre toda esa masa. La masa, una placa arteriosclerótica, sobresale dentro del vaso, estrecha su diámetro y entorpece el flujo sanguíneo.

Una placa endurecida quizá rompa la pared de una arteria. Así desencadena la formación de un coágulo. Se presenta un infarto cuando una arteria cardíaca está completamente bloqueada, y un coágulo es la causa más común. Si la obturación no se elimina rápidamente, las células del músculo cardíaco mueren. Los fármacos disolventes de coágulos restablecen el flujo si se aplican antes de una hora. En consecuencia, en caso de que se sospeche de un infarto, debería recibirse atención inmediata.

En la cirugía de desviación coronaria (“bypass”), los médicos abren el pecho de un paciente y utilizan un vaso

Figura 37.23

Secciones de (a) una arteria normal y (b) una con el lumen reducido por una placa arteriosclerótica. Un coágulo de la tapa casi por completo.



sanguíneo de alguna otra parte del cuerpo (generalmente una vena de la pierna) para desviar la sangre alrededor de la arteria bloqueada (figura 37.24). En la angioplastia por láser, estos rayos vaporizan las placas. En la angioplastia por globo, los médicos insertan un pequeño globo en una arteria bloqueada para “aplanar” las placas. Un tubo de malla de alambre denominado “stent” (de “stenting” o endoprótesis vascular) se inserta entonces para mantener el vaso abierto.

Hipertensión: el asesino silencioso Consiste en tener la presión sanguínea crónicamente elevada (alrededor de 140/90). A menudo se desconoce la causa. La herencia es un factor, y los afroamericanos corren un riesgo elevado. También influye la dieta. Ingerir mucha sal provoca retención de agua, lo cual eleva la presión. Este mal se describe como asesino silencioso, porque numerosas víctimas lo ignoran. La hipertensión hace que el corazón trabaje más de lo normal, lo cual ocasiona a veces que se agrande y funcione con menos eficacia. Asimismo, aumenta el riesgo de aterosclerosis. Cerca de 180,000 norteamericanos mueren cada año de hipertensión.

Ritmos y arritmias Como leíste en la sección 37.6, el nodo SA controla los latidos. Los electrocardiogramas, o ECGs, registran la actividad eléctrica durante el ciclo cardíaco (figura 37.25a).

Pueden revelar arritmias, ritmos cardíacos anormales (figura 37.25b-d), las cuales no siempre resultan peligrosas. Por ejemplo, los atletas de alto rendimiento por lo regular experimentan bradicardia, una frecuencia cardíaca en reposo menor que el promedio. El ejercicio continuo ha vuelto más eficaces sus corazones, y el sistema nervioso ha ajustado la frecuencia de disparo del marcapasos cardíaco a un ritmo más lento. La taquicardia, frecuencia cardíaca más rápida de lo normal, la provoca en ocasiones el ejercicio, el estrés o algún problema subyacente del corazón.

En la fibrilación atrial, los atrios no se contraen normalmente. Tiemblan, lo que incrementa el riesgo de sufrir coágulos, apoplejía o derrames cerebrales. Con la fibrilación ventricular hay que tener mucho cuidado. Provoca que los ventrículos se agiten y su acción de bombeo falla o se detiene. El flujo se interrumpe y conduce a la pérdida de conciencia y muerte. Una descarga eléctrica administrada por un desfibrilador, como los nuevos AEDs mencionados en la introducción, puede recuperar el ritmo normal. Lo hace, restableciendo al marcapasos natural, el nodo SA.

Factores de riesgo Los trastornos cardiovasculares son la principal causa de muerte en Estados Unidos. Cada año afectan a cerca de 40 millones de personas y mueren casi un millón. El tabaco encabeza la lista de los factores de riesgo. Entre otros, aparece asimismo una historia familiar con esos trastornos: hipertensión, alto nivel de colesterol, diabetes mellitus y obesidad (sección 35.9). La edad también influye. Cuanto mayor llegues a ser, tanto mayor será el peligro. Igualmente, la inactividad física también incrementa el riesgo. Hacer ejercicio con regularidad contribuye a disminuirlo, aunque no sea extenuante. El género es otro factor. Hasta aproximadamente los cincuenta años, los varones corren un peligro mayor.

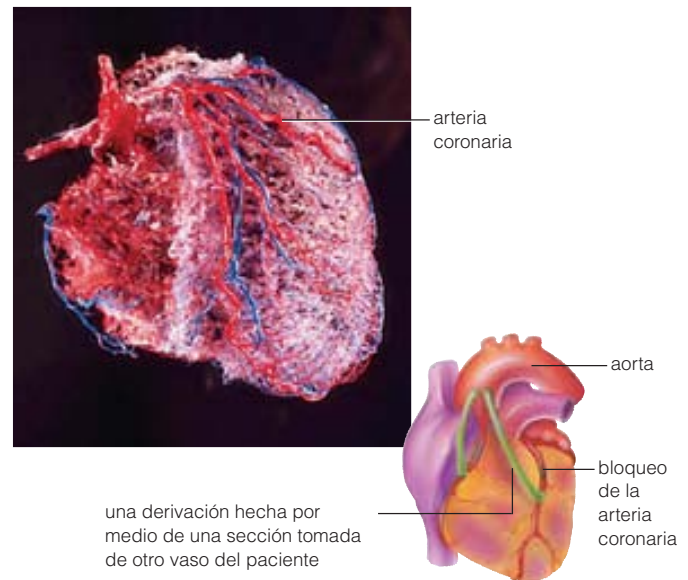


Figura 37.24 La fotografía muestra las arterias coronarias y otros vasos que atienden el corazón. Se inyectaron resinas dentro de ellos. Luego los tejidos cardíacos se disolvieron para construir un molde preciso de corrosión tridimensional. El dibujo deja ver dos derivaciones (*bypass*) coronarias (coloreadas en *verde*), las cuales se extienden desde la aorta para librar dos secciones obstruidas de las arterias coronarias.

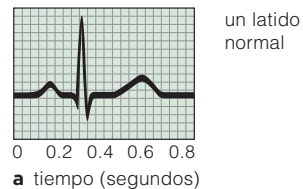
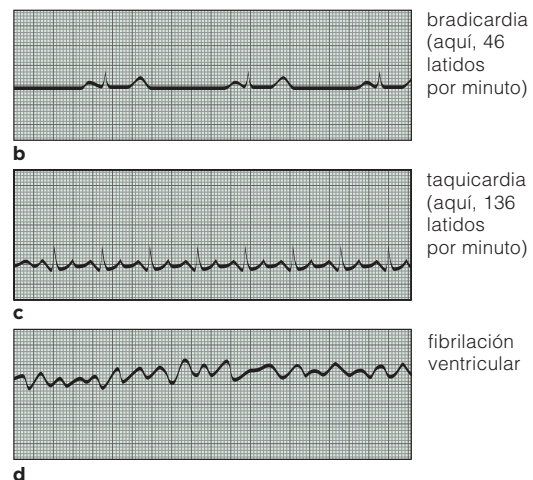


Figura 37.25 (a) ECG de un latido normal del corazón humano. (b-d) Registros que identificaron tres tipos de arritmias



37.10 Interacciones con el sistema linfático

- Los vasos y órganos del sistema linfático interactúan muy de cerca con el circulatorio.
- Conexión con Glándula timo 35.12.

Sistema vascular linfático

Una parte del sistema, conocida como el **sistema vascular linfático**, se compone de vasos que recolectan agua y solutos del fluido intersticial para luego entregarlos al circulatorio. El vascular linfático incluye los vasos y capilares linfáticos (figura 37.26). El fluido que se mueve a través de ellos se llama **linfa**.

Este sistema realiza tres funciones: En primer lugar, sus vasos actúan como canales de drenaje para el agua y las proteínas plasmáticas que se fugan de los capilares y deben volver al sistema circulatorio. En segundo, entrega a la sangre las grasas absorbidas de los alimentos en el intestino delgado. En tercero, trasporta desechos celulares, patógenos y células desconocidas a los nódulos linfáticos, los cuales los eliminan.

Este sistema se extiende hasta las redes capilares. Allí, el fluido excesivo entra a los capilares linfáticos, los cuales no poseen una entrada evidente. El agua y los solutos se mue-

amígdalas

defensa contra bacterias y otros agentes extraños.

conducto linfático derecho

Drena la parte superior derecha del cuerpo.

timo

sitio donde ciertos glóbulos blancos adquieren los medios para reconocer químicamente a ciertos invasores externos.

conducto torácico

Drena la mayor parte del cuerpo.

bazo

lugar principal de producción de anticuerpos, sitio donde se acaba con los glóbulos rojos viejos y desechos extraños, lugar en que se forman eritrocitos en el embrión.

algunos vasos linfáticos

Regresan a la sangre el fluido intersticial excesivo y los solutos reciclables.

algunos nódulos linfáticos

Filtran las bacterias y muchos otros agentes patógenos provenientes de la linfa.

médula

La médula ósea en algunos huesos es el lugar donde se producen las células sanguíneas que combaten infecciones (además de los eritrocitos y las plaquetas).

a

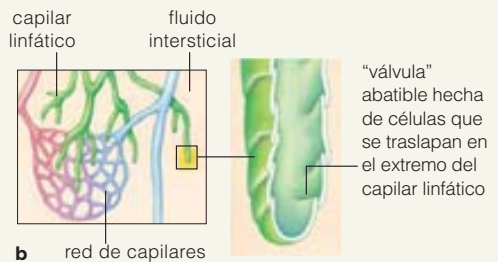


Figura 37.26 Animada (a) Componentes del sistema linfático y sus funciones. No se muestran las áreas de tejido linfático en el intestino delgado y en el apéndice. (b) Diagrama de los capilares linfáticos al principio de una red de drenaje; el sistema vascular linfático. (c) Vista en sección transversal de un nódulo linfático. En sus compartimentos internos se encuentran arreglos organizados de glóbulos blancos que combaten las infecciones.

ven a través de las uniones GAP entre las células. Como puedes ver en la figura 37.26b, las células endoteliales se traslapan y forman válvulas planas abatibles. Los capilares linfáticos se mezclan en vasos de diámetro más grande, que tienen músculo liso en sus paredes, y válvulas que evitan que regrese el flujo. Finalmente, los vasos convergen en conductos recolectores, los cuales se vacían en las venas de la zona inferior del cuello.

Órganos y tejidos linfáticos

La otra parte interviene en las respuestas de defensa del organismo a lesiones y ataques. Incluye los nódulos linfáticos, las amígdalas, las adenoides, el bazo y el timo, además de algunas secciones de tejidos en las paredes del intestino delgado y el apéndice.

Los **nódulos linfáticos** se localizan a intervalos a lo largo de los vasos (figura 37.26c). La linfa se filtra por al menos un nódulo antes de que entre en la sangre. Grandes cantidades de linfocitos (células B y T) que se formaron en la médula toman posiciones dentro de los nódulos. Cuando identifican elementos patógenos en la linfa, dan la señal de alarma, que provoca una respuesta inmune, como se describe con más detalle en el capítulo siguiente.

Las amígdalas son dos zonas de tejido linfático de la garganta. Las adenoides, segmentos de tejido semejantes en la parte trasera de la cavidad nasal. Ambas ayudan al cuerpo a responder rápidamente a los elementos patógenos inhalados.

El **bazo** es el órgano linfático más grande. Tiene casi las dimensiones del puño de un adulto promedio. Únicamente en los embriones funciona como un sitio de formación de células rojas. Después del nacimiento, el bazo filtra los elementos patógenos, los eritrocitos desgastados y las plaquetas provenientes de los numerosos vasos sanguíneos que pasan a través de él. El bazo contiene glóbulos blancos que envuelven y digieren patógenos y células alteradas. También mantiene las células B, productoras de anticuerpos. Quienes consiguen sobrevivir a la extirpación del bazo se vuelven más vulnerables a las infecciones.

En el **timo** se diferencian los linfocitos T y adquieren capacidad de reconocer y responder a patógenos particulares. La glándula también crea las hormonas que influyen en estas acciones. Es primordial para la inmunidad, tema central del capítulo siguiente.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las funciones del sistema linfático?

- El sistema vascular linfático se compone de tubos que recolectan y entregan los solutos y el agua en exceso del fluido intersticial en dirección a la sangre. También conduce las grasas absorbidas a ésta y entrega los agentes o elementos patógenos a los nódulos linfáticos.
- Los órganos linfáticos, que incluyen a los nódulos, participan en la defensa del organismo.

Resumen

Sección 37.1 Un **sistema circulatorio** mueve sustancias a y desde el fluido intersticial más rápido que lo que podría hacer sólo la difusión. El **fluido intersticial** llena los espacios entre las células. Intercambian sustancias con ellas y la **sangre**, medio fluido de transporte.

Algunos invertebrados tienen un **sistema circulatorio abierto**, en el que la sangre pasa parte del tiempo mezclándose con fluidos tisulares. En los vertebrados, uno **cerrado** confina la sangre en el **corazón**, un tipo de bomba muscular, y de vasos sanguíneos, de los cuales los más pequeños se llaman **capilares**.

A medida que los pulmones cobraron una importancia adicional para los vertebrados en la Tierra, el sistema circulatorio también evolucionó. Convirtió en más eficiente el intercambio de gases. En las aves y los mamíferos, el corazón posee cuatro cámaras, de manera que la sangre viaja en dos circuitos completamente separados. El **sistémico** la conduce del corazón a los tejidos y luego la regresa. La sangre en el **pulmonar** va del corazón a los pulmones y después vuelve.

- Usa la animación en CengageNOW para comparar los sistemas circulatorios en los animales.

Secciones 37.2, 37.3 La sangre es un tejido conectivo fluido que se compone de plasma, células sanguíneas y plaquetas. El **plasma** está compuesto en su mayoría por agua, en la que se encuentran disueltos diversos iones y moléculas. Los **glóbulos rojos**, o eritrocitos, contienen la hemoglobina, que transporta rápidamente oxígeno y, en menor medida, dióxido de carbono. No cuentan con núcleo cuando maduran. Una gran variedad de **glóbulos blancos**, o leucocitos, interviene en el mantenimiento y reparación cotidianos de los tejidos, y en la defensa en contra de los patógenos. Fragmentos de células conocidos como **plaquetas** interactúan con las células sanguíneas y las proteínas plasmáticas en la **hemostasis** después de que un vaso ha sufrido un daño. Las plaquetas y todas las células sanguíneas provienen de células troncales de la médula. Un conteo celular es el número de células sanguíneas de un tipo específico en un volumen dado.

Sección 37.4 Entre las moléculas que se hallan sobre la superficie de los glóbulos rojos hay glucolípidos y proteínas que pueden utilizarse para identificar el tipo de sangre de un individuo. El organismo monta un ataque contra cualquier célula que posea moléculas desconocidas, provocando una **aglutinación**, o agrupación de células. Los **tipos sanguíneos A, B, O** ayudan a relacionar la sangre de donantes y receptores para evitar problemas de transfusión. La **identificación del tipo de sangre Rh** y el tratamiento apropiado ahorran disgustos cuando los tipos sanguíneos Rh de la madre y el feto resultan diferentes.

- Usa la animación en CengageNOW para aprender acerca de los tipos sanguíneos y las transfusiones.

Sección 37.5 El corazón es una bomba muscular compuesta de cuatro cámaras, cuya contracción impulsa la sangre a través de dos circuitos separados. En el pulmonar, la pobre en oxígeno proveniente de la mitad derecha del corazón corre a los pulmones, capta oxígeno y posteriormente fluye a la mitad izquierda. En el sistémico, la sangre rica en oxígeno corre desde la mitad izquierda del corazón, sale por la **aorta** y se dirige a los tejidos. La pobre en oxígeno regresa a la mitad derecha.

El RCP alterna la acción de insuflar aire en la boca de una persona con las compresiones del pecho destinadas a inflar sus pulmones. El requerimiento de que haya contacto entre una boca y otra hace que pocos acepten utilizar este método con extraños. Un nuevo método, denominado resucitación cardiocerebral (CCR, por sus siglas en inglés) depende sólo de las compresiones del pecho. Puede resultar tan bueno o incluso mejor que la RCP tradicional como tratamiento para la mayoría de quienes han sufrido un paro cardíaco súbito o un infarto de miocardio.

¿Por qué opción votarías?

El conocimiento para aplicar RCP puede salvar vidas. ¿Deberían las escuelas de enseñanza media superior exigir que los estudiantes lo aprendan? Consulta CengageNOW para más detalles y luego vota en línea.



La mayor parte de la sangre fluye a través de sólo un sistema de capilares, pero en los capilares intestinales corre además por los del hígado. Éste metaboliza o almacena nutrientes y neutraliza algunas toxinas de la sangre.

■ Usa la animación en CengageNOW para explorar el sistema cardiovascular.

Sección 37.6 El corazón es una bomba doble que se compone principalmente de músculo. Se divide en dos mitades, cada una compuesta a su vez de dos cámaras: un **atrio** que recibe la sangre y un **ventrículo** que la expulsa.

Durante un **ciclo**, todas las cámaras del corazón experimentan una relajación (diástole) y una contracción (sístole) rítmicas. Cuando se inicia, cada atrio se expande a medida que la sangre la llena. Ambos ventrículos se llenan a medida que los atrios se contraen. Cuando los ventrículos se contraen, impulsan a la sangre hacia la aorta y las arterias pulmonares. La contracción ventricular proporciona la fuerza que impulsa su movimiento por los vasos. La atrial simplemente llena los ventrículos.

Un **sistema de conducción cardíaco** produce y distribuye la señal eléctrica que provoca el latido. Se compone de un nodo SA en el atrio derecho, que se halla vinculado funcionalmente por medio de fibras de conducción a un nodo AV.

El nodo SA, el **marcapasos cardíaco**, genera espontáneamente los potenciales de acción que establecen el paso para las contracciones. El sistema nervioso no inicia los latidos. Sólo ajusta su frecuencia e intensidad. Las ondas de excitación pasan sobre los atrios hacia abajo por las fibras en su septum y luego hacia arriba por las paredes de los ventrículos.

■ Usa la animación en CengageNOW para aprender acerca de la estructura y función del corazón.

Sección 37.7 La **presión sanguínea** varía en el sistema circulatorio. Es más alta en los ventrículos en contracción. Disminuye a medida que la sangre viaja a través de las **arterias**, las **arteriolas**, los **capilares**, las **vénulas** y las **venas** del circuito sistémico o pulmonar. Es más baja en los atrios relajados. La velocidad del flujo depende de la intensidad y frecuencia del latido y de la resistencia al flujo en los vasos. Al ajustar el diámetro de las arteriolas que dan suministro a diferentes partes del cuerpo, se redistribuye el volumen sanguíneo en la medida que se requiere. En cualquier intervalo, cuando un tejido necesita más sangre, las arteriolas que la suministran se ensanchan y permiten un aumento del flujo.

■ Usa la animación en CengageNOW para ver cómo se mide la presión sanguínea.

Sección 37.8 Las sustancias se trasladan entre la sangre y el fluido intersticial en las redes capilares. La **ultrafiltración** presiona una pequeña cantidad de fluido al exterior de los capilares. El fluido regresa mediante **reabsorción capilar**. Normal-

mente, las fuerzas que se dirigen al interior y al exterior están casi equilibradas, pero existe un pequeño flujo neto al exterior proveniente de una red capilar.

Varios capilares se vacían en cada vénula. Las venas son vasos de transporte que sirven como reserva de volumen sanguíneo donde se ajusta el volumen de flujo de vuelta al corazón.

Sección 37.9 En un trastorno sanguíneo, un individuo posee un número demasiado alto o demasiado bajo de glóbulos rojos, blancos, o los tiene anormales. La formación de coágulos de sangre dentro de los vasos puede generar problemas. Entre las enfermedades circulatorias más comunes figura la arteroesclerosis, la hipertensión (alta presión sanguínea crónica), infartos al miocardio, derrames cerebrales y cierto tipo de arritmias. Hacer ejercicio con regularidad, mantener el peso corporal en un nivel normal y no fumar disminuyen el riesgo de padecerlos.

Sección 37.10 Parte del fluido que abandona los capilares entra en el **sistema vascular linfático**. El fluido, llamado ahora **linfa**, se filtra mediante los **nódulos linfáticos**. Los glóbulos blancos que se encuentran en los nódulos atacan cualquier elemento patógeno. El bazo y el timo son órganos del sistema linfático. El **bazo** filtra la sangre y elimina cualquier célula roja desgastada o envejecida. El **timo** produce hormonas y en ella maduran los linfocitos T (una clase de célula blanca).

■ Aprende más acerca del sistema linfático humano con la animación en CengageNOW.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III.

- La velocidad del flujo sanguíneo _____ cuando la sangre entra en los capilares.
 - se incrementa
 - disminuye
 - permanece sin cambios
- Todos los vertebrados tienen _____.
 - un sistema circulatorio abierto
 - un sistema circulatorio cerrado
 - un corazón con cuatro cámaras
 - tanto la b como la c
- ¿Qué elemento(s) no se encuentra(n) en la sangre?
 - plasma
 - células sanguíneas y plaquetas
 - gases y sustancias disueltas
 - todas las anteriores se encuentran en ella
- Una persona que tiene tipo de sangre O _____.
 - puede recibir una transfusión de cualquier tipo
 - puede donarla a un individuo de cualquier tipo sanguíneo
 - puede donarla solamente a alguien de tipo O
 - no puede ser donante

Ejercicio de análisis de datos

El riesgo de muerte por infarto no es común en todo Estados Unidos. Los epidemiólogos le llaman “cinturón de los infartos” a una franja de estados del sureste debido a la creciente incidencia de fallecimientos por infarto al miocardio. Por una hipótesis, la alta frecuencia de muertes debidas a infartos en esta región obedece en gran medida a la relativa carencia de acceso a una atención médica inmediata. En comparación con otras partes del país, muchos residentes del cinturón de los infartos viven en zonas rurales con escasos servicios médicos.

La figura 37.27 compara la tasa de muertes por infarto al miocardio en esos estados de Estados Unidos (Alabama, Arkansas, Georgia, Mississippi, Carolina del Norte, Carolina del Sur y Tennessee) con la del estado de Nueva York. También distingue el riesgo en cada región por grupo étnico y por sexo.

1. ¿Cómo se compara la tasa de mortalidad por infarto entre los negros que habitan en el cinturón de los infartos y los blancos de la misma región?
2. ¿Cómo se compara la tasa de muertes por infarto entre los negros de Nueva York y los blancos de la misma región?
3. ¿Qué grupo presenta la tasa más alta de muertes por infarto? ¿Los negros de Nueva York o los blancos que viven en el cinturón de los infartos?
4. ¿Estos datos soportan la hipótesis de que contar con pocos o nulos servicios médicos es la causa de la alta incidencia de muertes por infarto al miocardio en esa zona?

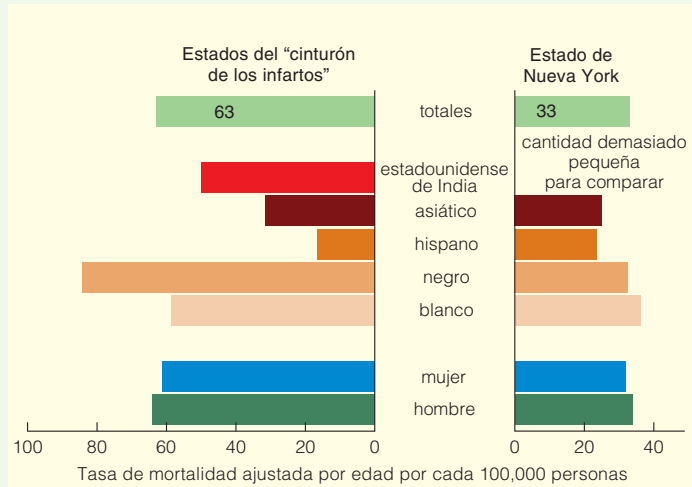


Figura 37.27 Comparación de la tasa de mortalidad debida a infartos y ajustada por edad en los estados del “cinturón de los infartos” y en el de Nueva York.

5. En la sangre, la mayor parte del oxígeno se transporta _____.
a. en los glóbulos rojos c. unido a la hemoglobina
b. en los blancos d. tanto a como c
6. ¿Cuál tiene una pared más muscular ____?
a. el atrio derecho b. el ventrículo izquierdo
7. La sangre fluye directamente del atrio izquierdo a _____.
a. la aorta c. el atrio derecho
b. el ventrículo izquierdo d. las arterias pulmonares
8. Todas las células sanguíneas descienden de las troncales en _____.
a. el bazo c. el atrio derecho
b. el ventrículo izquierdo d. la médula
9. La contracción de _____ dirige el flujo de la sangre a través de la aorta y las arterias pulmonares.
a. los atrio c. los ventrículos
b. las arteriolas d. el músculo esquelético
10. La presión es más alta en _____ y más baja en _____.
a. las arterias; las venas c. las venas; las arterias
b. las arteriolas; las vénulas d. los capilares; las arteriolas
11. En reposo, el volumen más abundante de sangre se encuentra en _____.
a. las arterias c. las venas
b. los capilares d. las arteriolas
12. Al comienzo de un lecho de capilares (el más cercano a las arteriolas), la ultrafiltración mueve _____.
a. las proteínas de los capilares
b. el fluido intersticial de los capilares
c. las proteínas del fluido intersticial
d. el agua, los iones y pequeñas cantidades de solutos del fluido intersticial
13. ¿Cuál de las siguientes no es una función del sistema linfático?
a. eliminación de elementos patógenos
b. retorno del fluido hacia el sistema circulatorio
c. ayuda para que maduren ciertos glóbulos blancos
d. distribución del oxígeno hacia los tejidos

14. Relaciona cada término de la izquierda con la descripción más adecuada de la derecha.

_____ red capilar	a. elimina elementos patógenos
_____ nódulo linfático	b. marcapasos cardíaco
_____ sangre	c. reserva principal de volumen de sangre
_____ ventrículo	d. arteria más grande
_____ nodo SA	e. tejido conectivo fluido
_____ venas	f. zona de difusión
_____ aorta	g. las contracciones conducen la circulación.

■ Visita [CengageNOW](#) para encontrar preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Las muertes ampliamente conocidas de unos cuantos viajeros en líneas aéreas llevaron a advertencias acerca del síndrome de “la clase económica”. La idea subyacente es que, al sentarse sin hacer ningún movimiento por largos periodos de tiempo durante los vuelos, se provoca que la sangre se estanque y forme coágulos en las piernas. Estudios más recientes sugieren que los vuelos largos ocasionan problemas en cerca de 1% de los viajeros. Además, el riesgo es el mismo sin importar si la persona se encuentra en un asiento de primera clase o en económica. Los médicos sugieren que los usuarios de las aerolíneas beban muchos fluidos y se levanten periódicamente para caminar. Dado lo que tú ya sabes acerca del flujo sanguíneo en las venas, explica por qué estas precauciones podrían reducir el riesgo.
2. Las mitocondrias ocupan aproximadamente 40% del volumen del músculo cardíaco, pero únicamente alrededor de 12% del volumen del músculo esquelético. Explica esta diferencia.
3. En algunas personas la válvula que se encuentra entre un atrio y el ventrículo no cierra de manera apropiada. Este mal puede diagnosticarse al escuchar cuidadosamente el corazón. El examinador oye una especie de susurro, que se conoce como soplo, cuando se contrae el ventrículo de la cámara afectada. ¿Qué ocasiona este sonido?

IMPACTOS Y PROBLEMAS

La última voluntad de Frankie

En octubre de 2000, hacía meses que Frankie McCullough sentía que algo no andaba bien. Desde hacía mucho tiempo no se había realizado ninguna revisión médica. Después de todo, solamente tenía 31 años y había sido saludable toda su vida. Nunca se le ocurrió dudar de su invulnerabilidad hasta el momento en que vio alterarse el rostro de su ginecólogo cuando examinaba su cuello uterino. Frankie tenía cáncer cérvico-uterino.

Se llama cérvix uterino a la parte más baja de la matriz. Existe la posibilidad de que su epitelio, o células endocrinas, se vuelvan cancerosas. Pero el proceso suele ser lento. Las células pasan a través de varias etapas precancerosas, que pueden detectarse con pruebas rutinarias de Papanicolaou (figura 38.1). Las células precancerosas, e incluso las que se hallan en las etapas iniciales del cáncer, pueden extirparse antes que se dispersen a otras partes del cuerpo. Sin embargo, muchas mujeres como Frankie no aprovechan la ventaja de los exámenes periódicos. Las que terminan en el consultorio con dolor o sangrado quizá experimenten síntomas de un cáncer cervical avanzado. Y su tratamiento ofrece únicamente alrededor de 9% de oportunidades de supervivencia. Unas 3,600 mujeres mueren cada año a consecuencia de él en Estados Unidos. Muchas más pierden la vida en lugares donde no son comunes las pruebas ginecológicas de rutina.

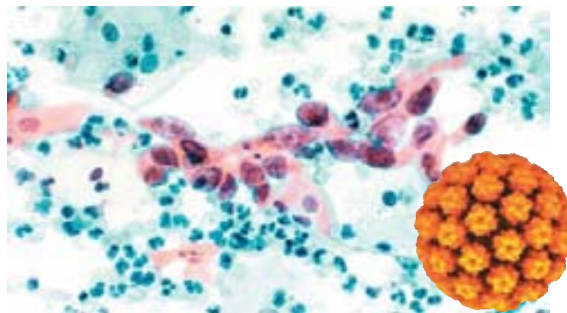
¿Qué ocasiona el cáncer? Al menos en el caso del cérvico-uterino conocemos la respuesta: las células cervicales sanas se transforman en cancerosas debido a la infección con el virus del papiloma humano (VPH). Se trata de un virus de ADN que infecta la piel y las membranas mucosas. Existen cerca de 100 tipos diferentes de VPH. Algunos provocan verrugas en las manos, los pies, o la boca. Alrededor de otros 30 infectan el área genital.

En ocasiones provocan verrugas. Pero por lo regular no existen síntomas. El VPH genital se contagia muy fácilmente por contacto sexual. Al menos 80% de las mujeres han sido infectadas para cuando cumplen 50 años.

Una infección genital por VPH normalmente desaparece por sí sola, pero no siempre es así. Una infección persistente con una de las 10 cepas es el principal factor de riesgo para el cáncer cervical. Los tipos 16 y 18 son particularmente peligrosos. Uno de ellos se encuentra en más de 70% de todos los cánceres cervicales. En 2006, la FDA aprobó Gardasil, una vacuna en contra de cuatro tipos de VPH genital, incluyendo el 16 y el 18. La vacuna previene el cáncer ocasionado por estas cepas del VPH. Resulta más efectiva en chicas que todavía no llevan una vida sexual activa porque tienen menos probabilidad de que las hayan infectado con cualquiera de las cuatro cepas.

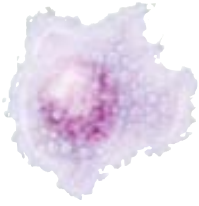
La vacuna contra el VPH llegó muy tarde para Frankie McCullough. A pesar de la radiación y la quimioterapia, su cáncer se propagó pronto. Ella murió el 16 de septiembre de 2001 y dejó un mensaje para otras mujeres creen conciencia: "Si pudiera decirle algo a una joven para convencerla de realizarse un examen anual, sería que no piense que su juventud la protegerá. El cáncer no discrimina. Ataca al azar, y hay una solución: la detección temprana". Tenía razón. Casi la totalidad de las mujeres a las que se les ha diagnosticado recientemente cáncer cervical invasivo no se habían sometido a una prueba de Papanicolaou en cinco años o más, y muchas nunca lo habían hecho.

Las pruebas de Papanicolaou, las vacunas y otros tratamientos y pruebas son beneficios directos de nuestra creciente comprensión de la interacción del organismo con sus patógenos, una interacción que conocemos como inmunidad.



¡Mira el video! Figura 38.1 El VPH y el cáncer cervical. A la izquierda, Frankie McCullough (que saluda con la mano) murió de cáncer en 2001. Arriba, una prueba de Papanicolaou revela las células cancerosas (con los núcleos agrandados y de forma irregular) entre las células epiteliales escamosas normales del cérvix. Las células de núcleos múltiples denotan infección por el VPH. La esfera en color *naranja* es un modelo de un virus VPH16.

Conceptos básicos



Perspectiva general de las defensas del cuerpo

El cuerpo de los vertebrados dispone de tres líneas de defensa inmunológica. Las barreras superficiales evitan la invasión de agentes patógenos, siempre presentes. Las respuestas innatas generales lo libran de la mayoría de los patógenos. Las respuestas adaptativas se enfocan específicamente en esos agentes y en las células cancerosas. **Sección 38.1**



Barreras de defensa superficial

La piel, las membranas mucosas y las secreciones de las superficies del organismo funcionan como barreras que descartan a la mayoría de los microbios. **Secciones 38.2, 38.3**



Inmunidad innata

Las respuestas de inmunidad innatas involucran un conjunto de defensas generales inmediatas contra los agentes invasores. Entre ellas figuran los glóbulos blancos, los fagocitos, las proteínas plasmáticas, la inflamación y la fiebre. **Sección 38.4**



Inmunidad adaptativa

En la respuesta inmune adaptativa, los glóbulos blancos destruyen agentes patógenos específicos o células alteradas. Algunos crean anticuerpos en una respuesta inmune mediada por ellos. Otros destruyen a las células enfermas en una respuesta mediada por células. **Secciones 38.5-38.8**



La inmunidad en nuestra vida

Las vacunas constituyen una parte importante de cualquier programa de salud. Los mecanismos fallidos producen a veces alergias, inmunodeficiencias o trastornos autoinmunes. El mismo sistema es un blanco del virus de la inmunodeficiencia humana (VIH). **Secciones 38.9-38.12**

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo integrarás lo que has aprendido sobre los causantes de enfermedades y sus víctimas (sección 21.8). Aplicarás tus conocimientos relativos a células procariotas y virus (4.4, 4.5, 16.1, 21.1, 21.2), conforme aprendes acerca de sus interacciones con los eucariontes.
- Volveremos a hablar de la estructura de las proteínas (3.5), el sistema endomembranal (4.9), las proteínas de membrana (5.2), la endocitosis y la fagocitosis (5.5), la ósmosis (5.6), la fiebre (6.3), el splicing alternativo (14.3), las uniones celulares (32.1) y la apoptosis (27.6), para comprender las defensas inmunológicas.
- Este capítulo contiene varios ejemplos de qué ocurre cuando los patógenos invaden el ambiente interno (27.1). Entre ellos figuran el sistema nervioso (33.13), las articulaciones (36.5) y el sistema cardiovascular (37.9).
- Las secciones anteriores acerca de señalización celular (27.3, 33.6, 35.1) te proporcionaron los fundamentos para entender los mecanismos de señalización inmunológica. Verás cómo los sistemas, incluyendo el circulatorio (37.2, 37.8), el linfático (37.10), las glándulas exocrinas (32.2) y la piel (32.7), trabajan en conjunto para combatir las infecciones.

¿Por qué opción votarías? Los ensayos clínicos de vacunas se efectúan en países en vías de desarrollo que poseen menos regulaciones que Estados Unidos con respecto a pruebas realizadas con humanos. ¿Deberían mantener los mismos estándares éticos los ensayos sin importar dónde se lleven a cabo? Consulta CengageNOW para más detalles y luego vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- En los vertebrados, el sistema inmune innato y el adaptativo colaboran en el combate a las infecciones y lesiones.
- Conexiones con Fagocitosis 5.5, Coevolución de los agentes patógenos y los huéspedes 21.8, Neuropeptidos 33.6, Células sanguíneas blancas (glóbulos blancos) 37.2.

Evolución de las defensas del organismo

Los humanos continuamente se cruzan en su camino con una enorme cantidad de virus, bacterias, hongos, parásitos y otros patógenos. Pero no debes perder el sueño pensando al respecto. Los humanos han coevolucionado con ellos, de manera que tienes defensas que protegen a tu cuerpo. La **inmunidad**, la capacidad de resistir y combatir las infecciones, comenzó a surgir antes de que los eucariontes multicelulares evolucionaran de las células libres vivas.

Hace cerca de 1 millón de años, el reconocimiento de los elementos extraños también había evolucionado. Las células de todos los eucariontes multicelulares modernos llevan



Figura 38.2 Una barrera física contra la infección: la mucosa y la acción mecánica de los cilios evitan que los patógenos pongan un pie en las vías aéreas de camino a los pulmones. Las bacterias y otras partículas quedan adheridas en la mucosidad secretada por las células calciformes (en dorado). Los cilios (rosa) sobre otras células barren la mucosa hacia la garganta para que sea deshechada.

Tabla 38.1 Comparación de la inmunidad innata y la inmunidad adaptativa

	Inmunidad innata	Inmunidad adaptativa
Tiempo de respuesta	Inmediato	Una semana aproximadamente
Cómo se detecta el antígeno	Conjunto fijo de receptores para patrones moleculares hallados en los patógenos	Recombinaciones aleatorias de secuencias génicas que originan miles de millones de receptores
Especificidad de la respuesta	Ninguna	Dirigida a antígenos específicos
Persistencia	Ninguna	A largo plazo

Tabla 38.2 Algunas armas químicas en la inmunidad

Sustancia	Funciones
Complemento	Dirigen la lisis celular y mejoran las respuestas de los linfocitos.
Citocinas	Comunicación entre célula y célula, y de la célula con los tejidos.
Interleucinas	Inflamación, proliferación y diferenciación de las células B y las T, estimulación de células madre de la médula ósea, quimiotaxis de los neutrófilos, activación de las células NK, fiebre.
Interferones	Resistencia a las infecciones por virus y activación de las células NK.
Factor de Necrosis Tumoral (TNF, por sus siglas en inglés)	Inflamación, destrucción de células tumorales.
Otros productos químicos	Actividades antimicrobianas, lisis celular, activación y unión del complemento, coagulación, señalización y otras funciones.
Enzimas, péptidos, factores de coagulación, toxinas, hormonas, inhibidores de proteasa.	

un conjunto de receptores capaces de reconocer aproximadamente 1,000 pistas o claves extrañas, las cuales se conocen como Patrones Moleculares Asociados a Patógenos (PAMP, por sus siglas en inglés). Como su nombre lo sugiere, los PAMP se presentan principalmente sobre o en los patógenos. Entre ellos, algunos componentes de las paredes de las células procariontes, los flagelos de las bacterias y las proteínas del pilus, el ARN de doble cadena, único de algunos virus, y así sucesivamente. Cuando los receptores de una célula se unen a un PAMP en consecuencia, desatan de inmediato un conjunto de reacciones de defensa general. Por ejemplo, en los mamíferos, la unión dispara la activación del **complemento**. Se trata de un conjunto de proteínas que circulan en forma inactiva por todo el cuerpo. El complemento activado destruye microorganismos o los señala para el proceso de la fagocitosis (sección 5.5).

Los receptores de patrones y respuestas que comienzan forman parte de la **inmunidad innata**, un conjunto de rápidas defensas contra infecciones en general. Todos los organismos multicelulares nacen con ellas y no se modifican jamás.

Los vertebrados poseen otro conjunto de defensas, que realizan células, tejidos y proteínas al interactuar. Esta **inmunidad adaptativa** ajusta la defensa inmunológica a un vasto espectro de patógenos específicos que un individuo puede encontrar a lo largo de su vida. Lo dispara un antígeno: un PAMP o cualquier otra molécula o partícula que el organismo no reconozca como propia. La mayoría de los antígenos son polisacáridos, lípidos y proteínas específicamente presentes en virus, bacterias u otras células extrañas, células tumorales, toxinas y alérgenos.

Tres líneas de defensa

Los mecanismos de la inmunidad adaptativa evolucionaron en el contexto de la inmunidad innata. Alguna vez se

pensó que funcionaban de manera independiente, pero ahora sabemos que no es así.

Los describimos juntos basándonos en tres líneas de defensa. La primera comprende las barreras físicas, químicas y mecánicas que mantienen a los patógenos fuera del organismo (figura 38.2). La inmunidad innata, la segunda línea de defensa, comienza después que el tejido sufre un daño o cuando se detecta un PAMP. Sus mecanismos de respuesta liberan al cuerpo de numerosas clases de invasores antes que sus poblaciones lleguen a establecerse en el medio interno.

La activación de la inmunidad innata echa a andar la tercera línea de defensa, la adaptativa. Los glóbulos blancos forman inmensas poblaciones que se dirigen a un antígeno específico y destruyen cualquier cosa que lo contenga. Algunas de las células persisten al terminar la infección. Si el antígeno regresa, éstas montan de memoria una respuesta secundaria. A veces, el tercer sistema se dirige específicamente a miles de millones de antígenos. La tabla 38.1 compara los dos tipos de inmunidad.

Los defensores

Los leucocitos (figura 38.3) se encargan de todas las reacciones inmunes. Muchos circulan en la sangre y la linfa. Otros pululan en los nódulos linfáticos, el bazo y otros tejidos. Algunos son fagocíticos. Pero todos secretan, por ejemplo, moléculas de señalización célula a célula, conocidas como **citocinas**. Estos péptidos y proteínas coordinan los aspectos de la inmunidad. Entre las de los vertebrados cabe mencionar las interleucinas, los interferones y los factores de necrosis tumoral (tabla 38.2).

Los diferentes tipos de glóbulos blancos se especializan en tareas específicas, como la fagocitosis. Los **neutrófilos** son el fagocito más abundante. Los **macrófagos**, monocitos maduros, recorren la sangre patrullando fluidos tisulares. Las **células dendríticas** dan la alerta al sistema adaptativo sobre la presencia de un antígeno.

Algunos glóbulos blancos contienen vesículas secretoras, gránulos llenos de citocinas, enzimas o toxinas destructoras de patógenos. Los **eosinófilos** se dirigen a parásitos demasiado grandes como para ser fagocitados. Los **basófilos** que circulan en la sangre y los **mastocitos** anclados en los tejidos secretan sustancias contenidas en sus gránulos en respuesta a lesiones o antígenos. Los mastocitos también reaccionan a los neuropéptidos (sección 33.6), de manera que se vinculan el sistema nervioso y el inmunológico.

Los linfocitos son una categoría especial de glóbulos blancos, fundamentales para la inmunidad adaptativa. Los **linfocitos B y T** (células B y T) pueden reconocer de manera colectiva miles de millones de antígenos específicos. Hay varias clases de células T, como las que atacan a algunas infectadas o cancerosas. Las **asesinas naturales** (o células NK, por sus siglas en inglés) destruyen las que no detectan las células T citotóxicas.

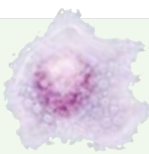
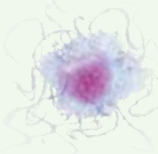
Macrófago		fagocito. Presenta el antígeno a las células T ayudadoras. Secreta citocinas. Circula en la sangre en forma inmadura. Madura solamente después de que entra al tejido dañado.
Neutrófilo		Es el fagocito de acción rápida y el más abundante. Circula en la sangre. Emigra a los tejidos dañados.
Eosinófilo		Gránulos que contienen enzimas, que son dirigidas a los gusanos parásitarios. Circula en la sangre. Viaja a los tejidos dañados.
Basófilo		Gránulos que contienen histamina y otras sustancias que provocan la inflamación. Circula en la sangre.
Mastocito		Se encuentra anclado en los tejidos. Gránulos que contienen histamina y otras sustancias que provocan inflamación. Contribuye a las alergias.
Célula dendrítica		Fagocito que presenta antígeno a las células inmaduras. Circula en la sangre en forma inmadura. Ocupa su lugar en los tejidos cuando madura.
Linfocitos		
		<i>Actúan en la mayoría de las respuestas inmunes. Después de identificar el antígeno se forman poblaciones "clonales" de células efectoras y de memoria que circulan en la sangre y en los fluidos tisulares.</i>
Célula B		Reconoce a los antígenos mediante los anticuerpos unidos a la membrana. Es el único tipo de célula que produce anticuerpos.
Célula T		Las células T ayudadoras coordinan todas las respuestas inmunes y activan a las células B y T inmaduras. Las células T citotóxicas identifican a los complejos antígeno-MHC y eliminan a las células cancerosas o extrañas.
Célula asesina natural (NK)		Es citotóxica. Acaba con las células estresadas que carecen de marcadores MHC. También elimina las marcadas por anticuerpos.

Figura 38.3 Células sanguíneas blancas (leucocitos) o glóbulos blancos. La tinción muestra detalles, como los gránulos citoplásmicos que contienen enzimas, toxinas y moléculas de señalización.

Para repasar en casa

¿Qué es la inmunidad?

- El sistema inmune innato es un conjunto de defensas generales en contra de un número fijo de antígenos. Actúa de inmediato para prevenir infecciones.
- A un sistema de defensas que puede atacar específicamente a miles de millones de antígenos se le llama inmunidad adaptativa.
- Ninguno de estos sistemas consigue trabajar sin los glóbulos blancos. Las moléculas de señalización, como las citocinas, integran sus actividades.

38.2 Barreras de superficie

■ Un patógeno puede causar infección solamente si se introduce al ambiente interno al penetrar la piel u otras barreras protectoras en la superficie del organismo.

■ Conexiones con Paredes celulares de las bacterias 4.4, Medio ambiente interno 27.1, Folículos capilares y piel 32.7.

Tu piel se encuentra en contacto constante con el medio externo, de manera que interactúa con muchos microorganismos. Normalmente se encuentra llena de aproximadamente 200 clases diferentes de levaduras, protozoarios y bacterias (figura 38.4a). Si tomaste una ducha hoy, tal vez existan millares de ellas en cada centímetro cuadrado de tu superficie externa. De lo contrario, puede haber miles de millones. Tienden a florecer en los lugares más calientes y húmedos, como entre los dedos de los pies. Inmensas poblaciones habitan en cavidades y orificios aéreos que se abren al exterior del cuerpo, como los ojos, la nariz, la boca y las aperturas anales y genitales.

A los microorganismos que suelen vivir en las superficies de nuestro organismo, incluyendo las cavidades y tubos interiores de los tractos digestivo y respiratorio, se le llama **flora normal**. Allí les proporcionamos un ambiente estable y nutrientes. En compensación, sus poblaciones impiden que otras especies más agresivas colonicen (y penetren) las superficies del cuerpo. Nos ayudan a digerir los alimentos y fabrican nutrientes de los que dependemos, incluyendo una vitamina con cobalto (B_{12}), producida únicamente por bacterias.

La flora normal sirve tan sólo fuera de los tejidos. Considera un tipo de bacteria en forma de bastón, componente principal de esta flora, la *Propionibacterium acnes* (figura 38.4b). Vive de sebo, mezcla grasosa de lípidos, ceras y glicéridos que lubrican el cabello y la piel. Las glándulas sebáceas secretan el sebo en los folículos pilosos (sección 32.7). Durante la pubertad, niveles mayores de hormonas esteroideas excitan a las glándulas herbáceas para que fabriquen más sebo. El exceso de sebo se combina con las

Tabla 38.3 Barreras de superficie de los vertebrados

Física	La piel intacta y los epitelios que bordean los tubos y cavidades, como los del intestino y las cuencas oculares; las poblaciones establecidas de flora normal.
Mecánica	Las mucosas; la acción de barrido de los cilios; la de lavado de las lágrimas, la saliva, la micción y la diarrea.
Química	Las secreciones (el sebo y otros recubrimientos cerosos); el bajo pH de la orina, los jugos gástricos, el tracto urinario y el vaginal; la lisozima.

células muertas desechadas por la piel para bloquear los orificios de los folículos pilosos. La *P. acnes* puede sobrevivir sobre la superficie de la piel, pero prefiere los hábitats anaeróbicos, como el interior de los folículos pilosos bloqueados. Allí, se multiplican de manera impresionante. Las secreciones de las florecientes poblaciones de *P. acnes* se filtran en los tejidos internos y atraen neutrófilos, que inician la inflamación del tejido alrededor de los folículos. A las pústulas resultantes se le denomina acné.

La flora normal puede ocasionar graves enfermedades si invaden los tejidos. El agente bacteriano del tétano, *Clostridium tetani*, pasa con tanta frecuencia a través de los intestinos que lo consideramos un inquilino normal. La bacteria responsable de la difteria, *Corynebacterium diphteriae*, radicaba en la piel hasta antes del uso extendido de la vacuna que erradicó la enfermedad. El *Staphylococcus aureus*, residente de la piel, las membranas nasales y los intestinos, también causa trastornos bacterianos (figura 38.4c). La flora normal provoca o agudiza la neumonía, úlceras, colitis, tosferina, meningitis, abscesos de pulmones y cerebro, y cáncer de colon, estómago e intestino.

A diferencia de la superficie, el fluido sanguíneo y el tisular de la gente sana están regularmente libres de micro-

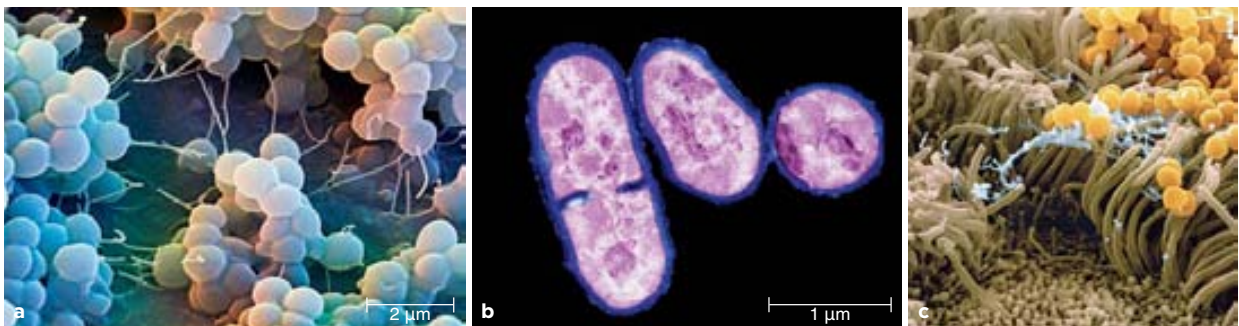


Figura 38.4 Algunos microbios que habitan las superficies humanas. (a) El *Staphylococcus epidermidis*, el colonizador más común de la piel. (b) El *Propionibacterium acnes*, la bacteria que causa el acné.

(c) Las células del *Staphylococcus aureus* (en amarillo) se adhieren a los sitios recubiertos de mucosidad de las células epiteliales nasales humanas. El *S. aureus* habita comúnmente la piel y los revestimientos de la boca, nariz, garganta e intestinos. También es la principal causa de enfermedades bacterianas. Hoy se han extendido cepas resistentes a los antibióticos del *S. aureus*. Una clase muy peligrosa (MRSA) que resiste a todas las penicilinas es ahora endémica en la mayoría de los hospitales de todo el mundo. Al MRSA se le conoce como un "super-microbio".

38.3 No olvides el hilo dental

- Nueve de cada diez pacientes con enfermedad cardiovascular sufren un mal periodontal grave. Existe una relación.
- Conexiones con Biopelículas 4.5, Uniones celulares 32.1, Enfermedades cardiovasculares 37.9.

A los microorganismos les encanta vivir en tu boca porque les ofrece abundancia de nutrientes, calidez, humedad y superficies por colonizar. En consecuencia, abriga inmensas poblaciones de diversas especies de *Streptococcus*, *Lactobacillus*, *Staphylococcus* y otras bacterias.

Algunas de las 400 o más especies de microorganismos que habitan normalmente en la boca causan la **placa** dental, una gruesa biopelícula de diversas bacterias y ocasionalmente arqueas (archaea), sus productos extracelulares y glucoproteínas de la saliva. La placa se adhiere tenazmente a los dientes (figura 38.6). Algunas bacterias que viven en ella son fermentadoras. Descomponen fragmentos de carbohidratos que se adhieren a los dientes y entonces secretan ácidos orgánicos. Éstos disuelven el esmalte del diente y crean cavidades en él.

En las personas jóvenes y sanas, las uniones Gap (sección 32.1) entre el epitelio de la encía y los dientes forman una barrera que mantiene a los microorganismos orales fuera del ambiente interno. A medida que envejecemos, el tejido conectivo que se halla debajo del epitelio de las encías se adelgaza y la barrera se hace vulnerable. Se forman bolsillos profundos entre los dientes y las encías, y se acumula un conjunto muy desagradable de bacterias y arqueas anaeróbicas en éstos. Sus nocivas secreciones, como enzimas y ácidos destructivos, inflaman los tejidos circundantes de las encías, trastorno llamado periodontitis.

La *Porphyromonas gingivalis* es una de esas especies anaeróbicas. Junto con todas las otras clases de bacterias orales asociadas con la periodontitis, la *P. gingivalis* también se presenta en la placa aterosclerótica (sección 37.9). Las lesiones periodontales son una puerta abierta al sistema circulatorio y sus arterias.

La aterosclerosis es una enfermedad inflamatoria. Los macrófagos y las células T se atraen a depósitos de lípidos en las paredes de los vasos. Sus secreciones inician la inflamación que atrae más lípidos y la lesión se incrementa a medida que las células inmunes mueren y se convierten en parte de los depósitos. El papel que los microorganismos orales desempeñan en esta obra aún no se conoce con claridad, pero sin duda contribuyen a la inflamación que empeora el mal de las arterias coronarias.

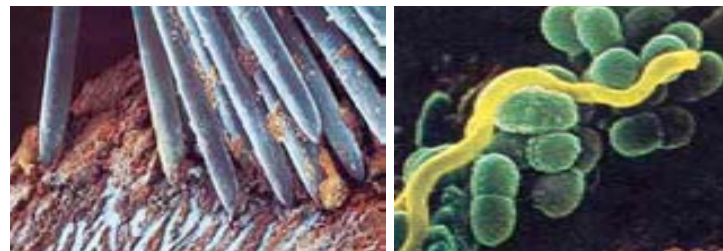


Figura 38.6 Placa. Izquierda, microfotografía de las cerdas de un cepillo dental que raspan la placa sobre la superficie de un diente. Derecha, la principal causa de la placa, el *Streptococcus mutans*.

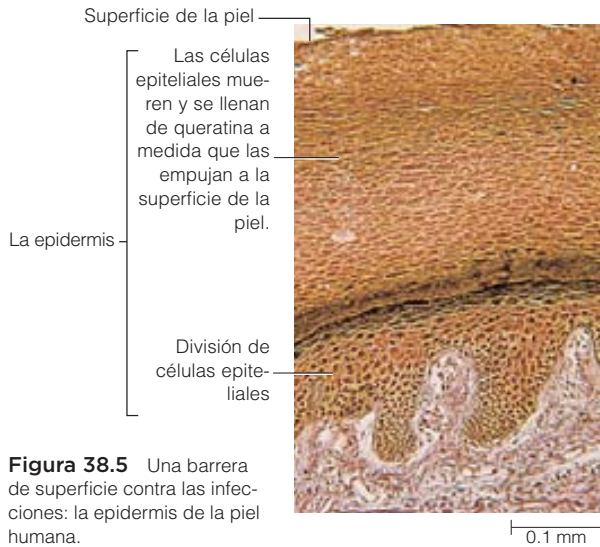


Figura 38.5 Una barrera de superficie contra las infecciones: la epidermis de la piel humana.

organismos. Las barreras físicas, químicas y mecánicas los mantienen fuera de los tejidos (tabla 38.3). Por ejemplo, la piel intacta saludable actúa como una eficiente barrera física. La piel cuenta con una resistente capa exterior (figura 38.5). Los microorganismos florecen sobre ella, pero rara vez la penetran.

La mucosa pegajosa que recubre las superficies de muchos recubrimientos epiteliales los atrapa. Los cilios en forma de cepillo o escoba que se encuentran sobre las células de los recubrimientos barren hacia el exterior a los capturados (figura 38.4c). La mucosa también contiene lisozima, enzima que corta o reduce los polisacáridos en las paredes celulares de las bacterias. Así destruye sus estructuras. Gracias a la lisozima, las que se adhieren a la mucosa no sobreviven el tiempo suficiente para abrir brechas en las paredes de los senos y el tracto respiratorio inferior.

La flora normal de la boca resiste la lisozima de la saliva. La mayoría de los microorganismos que entran en el estómago son destruidos por el fluido gástrico, potente mezcla de ácidos y enzimas digestivas de proteínas. Las sales biliares acaban con casi todos los que sobreviven y alcanzan el intestino delgado. Los más fuertes, que consiguen llegar al intestino grueso, deben competir con alrededor de 500 especies residentes. Cualquiera que vence a la flora normal por lo regular se expulsa con una diarrea.

El ácido láctico producido por *Lactobacillus* ayuda a mantener el pH vaginal fuera del intervalo de tolerancia de más de 50% de los hongos y otras bacterias. La micción normalmente impide que los agentes patógenos colonicen el tracto urinario.

Para repasar en casa

¿Qué evita que los microorganismos eternamente presentes se introduzcan al medio interno del cuerpo?

- Las barreras superficiales impiden que entren.

38.4 Respuestas inmunes innatas

- Los mecanismos inmunes innatos protegen a los animales de los agentes patógenos que invaden a los tejidos internos.
- Conexiones con Ósmosis 5.6, Fiebre 6.3, Lisis 21.2, Efectores 27.3, Prostaglandinas 35.1, Sangre 37.2, Función de los capilares 37.8.

¿Qué ocurre si un patógeno se escapa de las defensas superficiales y se introduce al ambiente interno del cuerpo? Todos los animales normalmente nacen con un conjunto de defensas inmunes de acción rápida, listas para intervenir y que pueden evitar que un patógeno invasor establezca una población en el ambiente interno. Estas defensas incluyen la acción de fagocitos y complemento, inflamación y fiebre, todos mecanismos generales que normalmente no cambian mucho a lo largo de la vida de un individuo.

Fagocitos y complemento Los macrófagos son fagocitos grandes que envuelven y digieren esencialmente cualquier cosa, excepto células no dañadas. Patrullan en el fluido intersticial. Así pues, con frecuencia son los primeros glóbulos blancos en encontrar un patógeno invasor. Cuando los receptores de un macrófago se unen al antígeno, la célula comienza a secretar citocinas. Estas moléculas de señalización atraen a más macrófagos, neutrófilos y células dendríticas hacia el sitio de la invasión.

El antígeno también activa al complemento (figura 38.7a,b). Aproximadamente 30 tipos diferentes de proteí-

nas de complemento circulan en forma inactiva por toda la sangre y el fluido intersticial. Algunos se activan cuando encuentran un antígeno o un anticuerpo unido a él (volveremos a ver a los anticuerpos en la sección 38.6). Las proteínas del complemento activadas son enzimas que cortan otras proteínas inactivas del complemento, que se activan por esta acción y a su vez cortan otras proteínas inactivas, y así sucesivamente. Estas reacciones en cascada producen pronto inmensas concentraciones de complemento activado localizado en el sitio de la invasión.

El complemento activado atrae a las células fagocíticas. Como sabuesos rastreadores, éstas pueden seguir los gradientes de complemento de regreso a un tejido afectado. Algunas proteínas de complemento se unen directamente a los patógenos. Los fagocitos poseen receptores de complemento, de modo que un patógeno recubierto de complemento se reconoce y envuelve con más rapidez que un patógeno no recubierto. Otras proteínas de complemento activadas se autoensamblan en complejos que perforan las paredes celulares o membranas plasmáticas de las bacterias (figura 38.7c-e).

Las proteínas del complemento activado también participan en la inmunidad adaptativa, pues guían la maduración de las células inmunes y median en algunas interacciones.

Inflamación El complemento activado y las citocinas desencadenan la **inflamación**, una respuesta local al daño

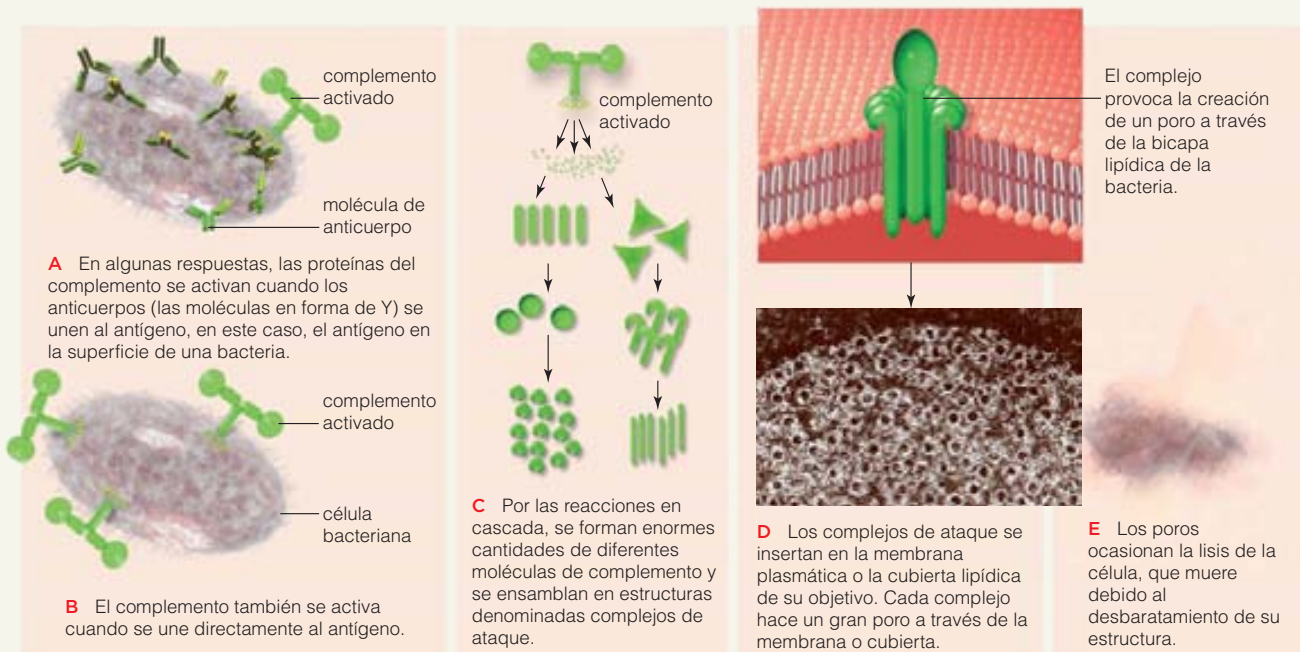
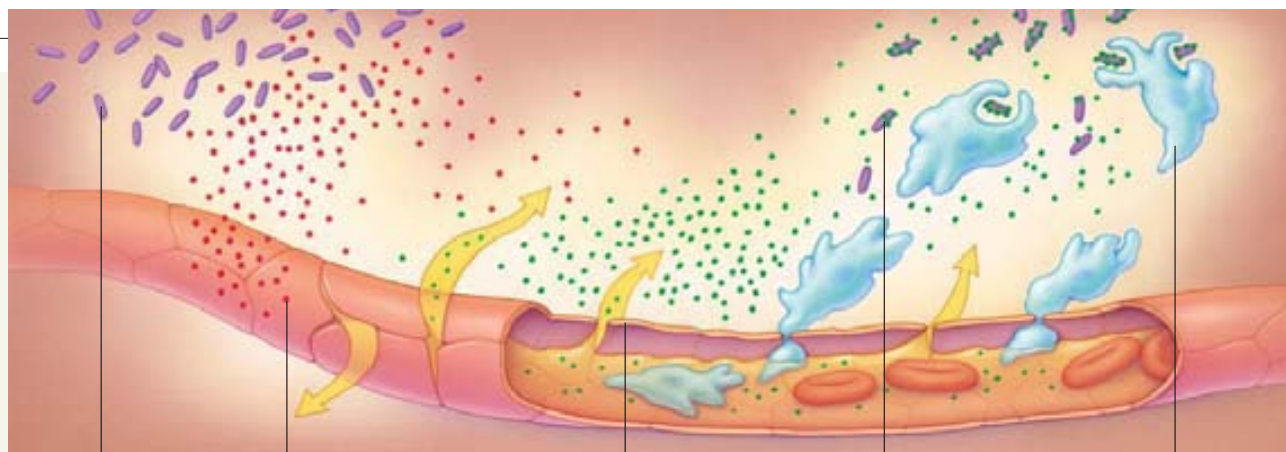


Figura 38.7 Animada Efecto de la activación de las proteínas de complemento. La puesta en marcha provoca que se formen complejos de poros que inducen la lisis. La microfotografía muestra los huecos en la superficie de un patógeno que realizaron los complejos de ataque de la membrana.



A Las bacterias invaden un tejido y liberan toxinas o productos metabólicos dañinos.

B Los mastocitos liberan histamina, la cual ensancha las arteriolas, con lo cual ocasiona enrojecimiento y calor, e incrementa la permeabilidad de los capilares.

C El fluido y las proteínas plasmáticas se escapan de los capilares. Se produce edema localizado (hinchazón de los tejidos) y dolor.

D Las proteínas del complemento atacan a las bacterias. Los factores de coagulación también tapan el área inflamada.

E Los neutrófilos y macrófagos envuelven a los invasores y sus desechos. Las secreciones de los macrófagos acaban con las bacterias, atraen más linfocitos e inician la fiebre.

Figura 38.8 Animada La inflamación es respuesta de una infección bacteriana. *Arriba*, en este ejemplo, leucocitos y proteínas de plasma penetran un tejido dañado. *Derecha*, la microfotografía muestra un fagocito atravesando una pared de vasos sanguíneos.



de los tejidos. Los síntomas incluyen enrojecimiento, calor, hinchazón y dolor. La inflamación se inicia cuando los receptores de patrones en los basófilos, los mastocitos o los neutrófilos se unen al antígeno. Asimismo, cuando los mastocitos se unen directamente al complemento activado. En respuesta a la unión, las células liberan prostaglandinas, histaminas y otras sustancias en el tejido afectado (sección 35.1).

Éstas tienen dos efectos. En primer lugar, que las arteriolas cercanas se ensanchen. Por lo tanto, se incrementa el flujo sanguíneo en dirección al área, con lo cual se enrojece y calienta el tejido. El flujo incrementado acelera la llegada de más fagocitos, que atraen las citocinas. En segundo, las moléculas de señalización causan que los espacios entre las células de las paredes capilares se ensanchen y hacen que los capilares de un tejido afectado se vuelvan “más permeables”. Los fagocitos y las proteínas plasmáticas se apiñan y escurren entre las células, fuera del vaso y hacia el fluido intersticial (figura 38.8). La transferencia modifica el equilibrio osmótico por la pared de los capilares, de modo que se difunde más agua de la sangre al tejido, que se hincha con el fluido, en consecuencia, ejerce presión sobre las terminales del nervio libres y así incrementan las sensaciones de dolor.

Fiebre Se trata de un incremento temporal en la temperatura por arriba de la cifra normal de 37°C (98.6°F), que se presenta frecuentemente en respuesta a una infección. Algunas citocinas estimulan las células cerebrales para fabricar y liberar prostaglandinas, las cuales actúan sobre el hipotálamo para elevar el punto establecido para la temperatura interna. Mientras ésta se encuentra debajo del

nuevo punto establecido, el hipotálamo indica a los efectores (sección 27.3) que originen una sensación de frío para constreñir los vasos sanguíneos de la piel y provocar “escalofríos”. Todas estas respuestas ayudan a elevar la temperatura interna.

La fiebre mejora las defensas inmunológicas porque incrementa la velocidad de la actividad enzimática. Así acelera el metabolismo, la reparación de los tejidos y la formación y actividad de los fagocitos. Algunos patógenos se multiplican con más lentitud a mayores temperaturas, de manera que los glóbulos blancos pueden tener una ventaja fundamental contra ellos en la carrera de la proliferación. Una fiebre indica que el organismo combate algo, de manera que nunca debería pasarse por alto. Sin embargo, una fiebre de 40.6°C (105°F) o menor no necesariamente requiere de tratamiento en un adulto generalmente saludable. La temperatura no suele elevarse por encima de ese punto. Si lo hiciera, se recomienda hospitalización inmediata, pues una fiebre de 42°C (107.6°F) puede producir daño cerebral o la muerte.

Para repasar en casa

¿Qué es la inmunidad innata?

- La inmunidad innata es el juego de defensas inmunes generales que genera el organismo.
- El complemento, los fagocitos, la inflamación y la fiebre eliminan rápidamente a buena parte de los invasores antes que establezcan sus poblaciones.

- La inmunidad adaptativa es el reconocimiento de elementos propios y extraños, la especificidad, la diversidad y la memoria.
- Conexiones con Lisosomas 4.9, Proteínas de reconocimiento 5.2, Fagocitosis 5.5, Sistema linfático 37.10.

Si los mecanismos de inmunidad innata no acaban pronto con un patógeno invasor, pueden establecerse en los tejidos. En ese momento, los mecanismos adaptativos a largo plazo comenzarán a dirigirse de manera específica a los invasores.

Adaptación de las reacciones ante amenazas específicas

La vida tiene tanta diversidad que los antígenos son innumerables. Ningún sistema puede reconocerlos en su totalidad, pero la inmunidad adaptativa se acerca mucho. A diferencia de la inmunidad innata, este sistema cambia. Se “adapta” a los diferentes antígenos de un individuo durante su vida. Los linfocitos y fagocitos interactúan para efectuar las cuatro características que definen a la inmunidad adaptativa: el reconocimiento de elementos propios y extraños, la especificidad, la diversidad y la memoria.



marcador MHC

El autorreconocimiento contra el reconocimiento a agentes extraños comienza con los patrones moleculares que proporcionan a cada clase de célula o virus una identidad única. La membrana plasmática de tus células poseen **marcadores MHC** (véase la figura a la izquierda), proteínas de autorreconocimiento nombradas por los genes que las codifican. Tus células T también poseen receptores de antígenos denominados receptores de células T, o **TCR** (por sus siglas en inglés). Parte de un TCR identifica a los marcadores MHC como propios. Otra reconoce un antígeno como extraño.

La **especificidad** significa que las defensas se adaptan para dirigirse a ciertos antígenos.

La **diversidad** se refiere a los receptores de antígenos en una colección de células B y T. Potencialmente hay miles

de millones de diferentes receptores de antígenos, de modo que un individuo puede contrarrestar esa cantidad de amenazas.

La **memoria** habla de la capacidad del sistema adaptativo para “recordar” un antígeno. Las células B y T se tardan unos días en responder la primera vez que encuentran un antígeno en gran número. Si surge de nuevo, efectúan una respuesta más rápida y fuerte. Por esto no te enfermas con la misma intensidad la segunda vez.

Primer paso: la alerta de los antígenos

El primer paso de la respuesta adaptativa consiste en identificar un antígeno concreto. Una célula B o T recién creada es inexperta o inocente (se denominan células B o T naive). Todavía ningún antígeno se ha unido a sus receptores. Una vez que ocurre, comienza a dividirse por mitosis y forma inmensas poblaciones.

Los receptores de la célula T no reconocen a un antígeno a menos que se lo presente una célula encargada de hacerlo, es decir, los macrófagos, las B y las dendríticas. En primer lugar, éstas envuelven un elemento antigénico (figura 38.9a). Se forman vesículas que contienen la partícula antigénica en el citoplasma y se fusionan con lisosomas. Las enzimas lisosomales digieren la partícula en fragmentos (secciones 4.9 y 5.5).

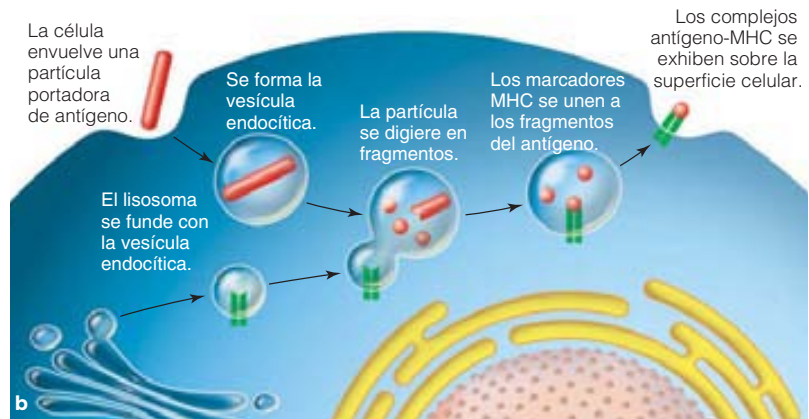
Los lisosomas también contienen marcadores MHC, que se unen a algunos de los fragmentos del antígeno. Los complejos resultantes antígeno-MHC se exhiben en la superficie de la célula cuando las vesículas se fusionan —y se vuelven parte de ella— con la membrana plasmática (figura 38.9b). La exhibición de los marcadores MHC emparejados con los fragmentos del antígeno equivale a una llamada para combatir.

Cualquier célula T que lleva un receptor de este antígeno se unirá al complejo antígeno-MHC. Entonces comenzará a secretar citocinas, lo que indica a todas las otras células B o T que contienen el mismo receptor de antígeno que deben dividirse una y otra vez. A la vuelta de unos días se forman inmensas poblaciones de células B y T. Cada una de ellas reconoce el mismo antígeno. La mayoría son **células efectoras**,

Figura 38.9 Procesamiento del antígeno.

(a) Un macrófago ingiere una célula extraña.

(b) Lo que ocurre desde el encuentro hasta la exhibición, cuando una célula B, un macrófago o una célula dendrítica envuelven una partícula antigénica, en este caso, una bacteria. Estas células envuelven, procesan y posteriormente muestran el antígeno unido a marcadores MHC. El antígeno exhibido se presenta a las células T.



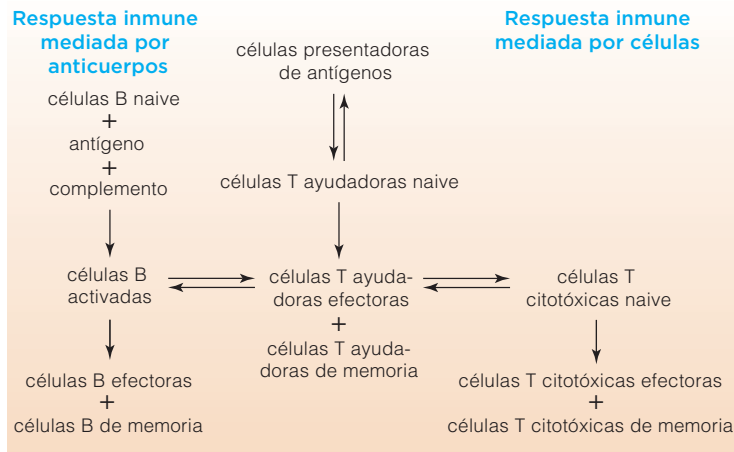


Figura 38.10 Perspectiva general de las interacciones clave entre las respuestas mediadas por anticuerpos y las mediadas por células: las dos ramas de la inmunidad adaptativa. Se llama “naive” o inmadura a la célula que no ha hecho contacto con su antígeno específico.

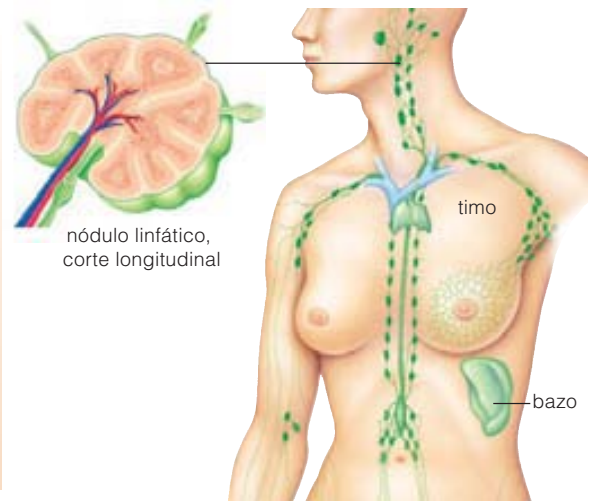


Figura 38.11 Campos de batalla de la inmunidad adaptativa. Los nódulos linfáticos que se encuentran a lo largo de las carreteras vasculares linfáticas contienen a los macrófagos, las células dendríticas, las células B y T. El bazo filtra las partículas antigénicas de la sangre.

linfocitos diferenciados que actúan inmediatamente. Algunas son **células de memoria**, células B y T de larga vida reservadas para futuros encuentros con el antígeno.

Dos armas de la inmunidad adaptativa

Como el famoso golpe “uno-dos” de un boxeador, este sistema dispone de dos armas por separado: las reacciones realizadas con ayuda de anticuerpos y de células (figura 38.10). Ambas trabajan en conjunto para eliminar diversas amenazas.

No todas las amenazas se presentan de la misma manera. Por ejemplo, las bacterias, los hongos y las toxinas pueden circular en la sangre o el fluido intersticial. Estas células son interceptadas rápidamente por las células B y otros fagocitos que interactúan en la **respuesta inmune mediada por anticuerpos**. Así, las células B producen anticuerpos, proteínas que se unen a partículas portadoras de antígenos específicos. Volveremos a ver los anticuerpos en la sección siguiente.

Las células B no detectan ciertas amenazas. Por ejemplo, las que ha alterado el cáncer, algunos virus, bacterias, hongos y protistas que pueden ocultarse y reproducirse. Las detectan sólo brevemente, cuando se deslizan fuera de una célula para infectar a otras. Tales patógenos intracelulares son señalados principalmente por la **respuesta inmune mediada por células**, la cual no involucra a los anticuerpos. En esta respuesta, las células T citotóxicas y las NK identifican y destruyen a las células alteradas o infectadas.

Interceptando y eliminando los antígenos

Después de envolver una partícula portadora de antígeno, una célula dendrítica o macrófago migra a un nódulo linfático (sección 37.10). Ahí presentará el antígeno a numerosas células T que se filtran a través del nódulo (figura

38.11). Diariamente, cerca de 25,000 millones de células T pasan por cada nódulo. Las que reconocen y se unen al antígeno presentado por un fagocito inician una respuesta adaptativa.

Las partículas que contienen antígeno en el fluido intersticial se desplazan en los vasos linfáticos hacia un nódulo, donde se encuentran con arreglos de células B residentes, dendríticas y macrófagos. Éstos envuelven, procesan y presentan el antígeno a las células T que pasan a través del nódulo. Cualquier partícula antigénica que se escapa de un nódulo para introducirse en la sangre es capturada por el bazo.

Durante una infección, los nódulos linfáticos se hinchan debido a que las células T se acumulan en su interior. Al enfermarte, adviertes los nódulos inflamados, como bultos suaves bajo la mandíbula o en otro sitio.

El ritmo de la batalla cambia cuando las células efectoras y sus secreciones destruyen a la mayoría de los agentes nocivos. Habiendo menos antígenos, se reclutan menos combatientes. Las proteínas de complemento colaboran en la limpieza porque se unen a los complejos anticuerpo-antígeno, formando grandes grupos que el hígado y el bazo eliminan rápidamente de la sangre. Las respuestas inmunes disminuyen después que las partículas antigénicas se exterminan.

Para repasar en casa

¿Qué es el sistema adaptativo?

- Los fagocitos y los linfocitos interactúan para llevar a cabo la inmunidad adaptativa, la cual tiene cuatro características definitorias: reconocimiento de antígenos propios o extraños, especificidad, diversidad y memoria.
- Las dos armas de la inmunidad adaptativa trabajan en conjunto. Las respuestas logradas con ayuda de anticuerpos se encargan de los antígenos de la sangre o el fluido intersticial. Las mediadas por células, se encargan de las células alteradas.

- Los receptores proporcionan a los linfocitos el potencial para reconocer miles de millones de antígenos.
- Conexiones con Estructura de las proteínas 3.5, Proteínas de membrana 5.2, Splicing alternativo 14.3, Glándulas exocrinas 32.2.

Estructura y función de los anticuerpos

Si comparamos a las células B con asesinos, entonces todas disponen de una asignación genética para liquidar un tipo en particular: un patógeno extracelular o toxina portadores de un antígeno. Los anticuerpos son sus balas moleculares. Se trata de proteínas, receptores de antígenos formados sólo por células B y con forma de Y. Cada uno se une al antígeno que originó su síntesis. Muchos circulan en la sangre y se introducen al fluido intersticial durante la inflamación, pero no destruyen directamente patógenos. En cambio, activan el complemento, facilitan la fagocitosis, evitan que los patógenos se unan a las células y neutralizan las toxinas.

Cualquier anticuerpo se compone de cuatro polipéptidos idénticos: dos cadenas “ligeras” y dos “pesadas” (figura 38.12). Todas poseen una región variable y una constante.

Cuando se pliegan juntas como un anticuerpo intacto, las cadenas variables forman los sitios de unión con el antígeno que tiene una distribución específica de elevaciones, surcos y carga. Estos sitios constituyen la parte receptora de antígenos de un anticuerpo. Se unen sólo al antígeno que posea una distribución complementaria de las elevaciones, surcos y carga del anticuerpo.

Además de los sitios de unión, cada anticuerpo posee una región constante que determina su identidad estructural, o clase. Existen cinco clases de anticuerpos: IgG, IgA, IgE, IgM e IgD (Ig viene de inmunoglobulina, otro nombre para anticuerpo). Cada una ejerce diferentes funciones (tabla 38.4). La mayoría de los anticuerpos que circulan en el flujo sanguíneo y los fluidos tisulares son IgG, los cuales se unen a los patógenos, neutralizan toxinas que activan el complemento. Sólo IgG logra cruzar la placenta para proteger a un feto antes de que su propio sistema inmune se active. IgA es el anticuerpo principal en las mucosas y otras secreciones de glándulas exocrinas (sección 32.2). Unido al antígeno, interactúa con los mastocitos, basófilos, macrófagos y células NK para comenzar la inflamación. IgA se secreta en forma de dímero (dos anticuerpos unidos), que lo vuelve bastante estable para patrullar ambientes hostiles,

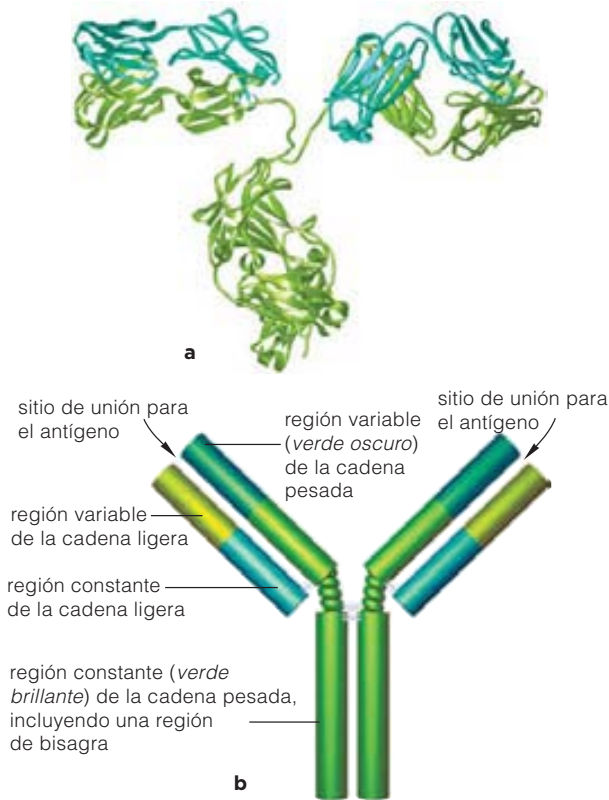


Figura 38.12 Estructura del anticuerpo. (a) Una molécula de anticuerpo posee cuatro cadenas de polipeptídicas unidas en una configuración en forma de Y. En este modelo de listón, las dos cadenas pesadas se ilustran en verde, mientras que las dos ligeras están en color azul verdoso. (b) Cada cadena tiene una región variable y una constante.

Tabla 38.4 Clases estructurales de anticuerpos

Anticuerpos secretados

IgG		Principal anticuerpo en la sangre. Activa el complemento, neutraliza toxinas, protege al feto y se secreta en la leche materna.
IgA		Abundante en secreciones glandulares exocrinas (entre otros, las lágrimas, la saliva, la leche, el moco), donde se presenta en forma de dímero (como se ilustra). Interfiere con la unión de bacterias y virus con las células.

Anticuerpos unidos a membrana

IgE		Anclados a la superficie de los basófilos, mastocitos, eosinófilos y algunas células dendríticas. La unión de IgE con el antígeno induce a la célula anclada a liberar histaminas y citocinas. Es un factor en las alergias y el asma.
IgD		Receptor de célula B.
IgM		Un receptor de célula B como monómero. También es secretado como pentámero (un grupo de cinco, mostrado).

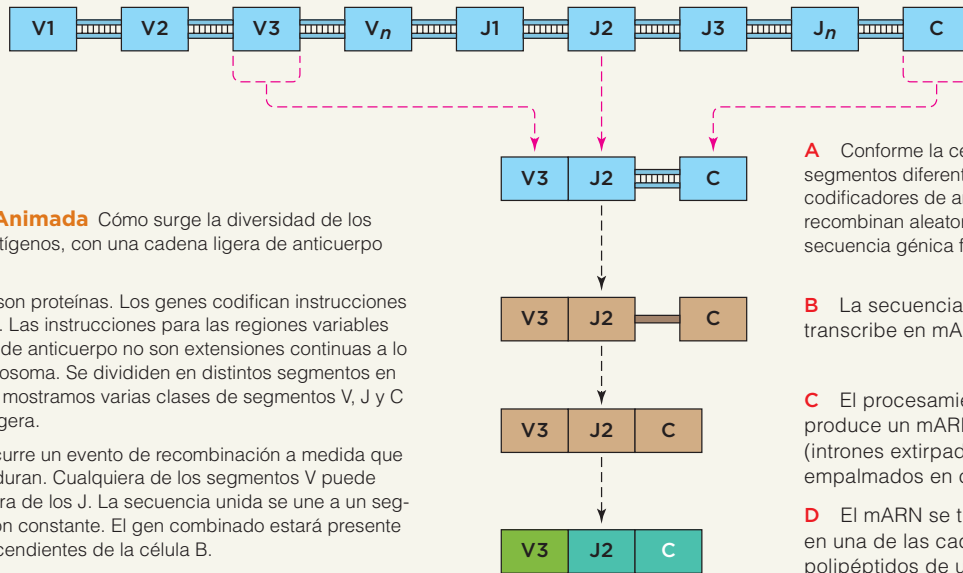


Figura 38.13 Animada Cómo surge la diversidad de los receptores de antígenos, con una cadena ligera de anticuerpo como ejemplo.

Los anticuerpos son proteínas. Los genes codifican instrucciones para sintetizarlos. Las instrucciones para las regiones variables de una molécula de anticuerpo no son extensiones continuas a lo largo de un cromosoma. Se dividen en distintos segmentos en su longitud. Aquí mostramos varias clases de segmentos V, J y C de una cadena ligera.

En esta región ocurre un evento de recombinación a medida que las células B maduran. Cualquiera de los segmentos V puede unirse a cualquiera de los J. La secuencia unida se une a un segmento de la región constante. El gen combinado estará presente en todos los descendientes de la célula B.

como el interior del tracto digestivo. Allí, IgA encuentra patógenos antes de que entren en contacto con las células. IgE está incorporado en la membrana plasmática de los mastocitos, los basófilos y algunos tipos de células dendríticas. La unión del antígeno con IgE provoca que la célula de anclaje libere histaminas y citocinas. Una nueva célula B está repleta de **receptores de células B**, que son anticuerpos IgM o IgD unidos a la membrana. Los pentámeros (polímeros de cinco) de IgM secretados se unen eficazmente al antígeno y activan el complemento.

La fabricación de receptores de antígenos

Más de la mitad de los humanos fabrican alrededor de 2.5 mil millones de receptores únicos. Esta diversidad obedece a que los genes que codifican los receptores no aparecen en una recta continua en un cromosoma. En cambio, se encuentran en varios segmentos en cromosomas y existen varias versiones. Se empalman juntos durante la diferenciación de células B y T, pero es aleatoria la versión de cada segmento que se acopla en el gen del receptor de una célula en particular (sección 14.3 y figura 38.13). Cuando una célula B o una T se diferencian, terminan con uno de los cerca de 2.5 mil millones de combinaciones de segmentos génicos.

Antes de que una nueva célula B abandone la médula ósea, ya se encuentra sintetizando sus receptores antígenicos únicos. La región constante de cada uno está incrustada en la bicapa lipídica de la membrana plasmática de la célula, y los dos brazos se proyectan por encima de ella. Con el tiempo, la célula B se satura con más de 100,000 receptores. Es ahora una célula B naíve, es decir, que todavía no ha encontrado su antígeno.

Las células T también se forman en la médula, pero maduran únicamente después de pasar por el timo (sección 37.10). Allí hallan hormonas que las estimulan para fabricar receptores MHC y receptores de células T.

Por el empalme aleatorio de los segmentos génicos del receptor, los TCRs de algunas nuevas células T se unen a proteínas corporales en lugar de a antígenos, y casi ninguno reconoce los marcadores MHC. Así pues, ¿cómo termina un individuo con un conjunto funcional de células T que no atacan su propio cuerpo? Las células del timo disponen de un control de calidad integrado que separa los TCRs “malos” o disfuncionales. Cortan pequeños péptidos de diversas proteínas y las pegan a los marcadores MHC. Las células T que se unen a un complejo péptido-MHC poseen TCRs que identifican una proteína propia. Las que no se unen a ningún complejo no reconocen los marcadores MHC. Ambos tipos de células mueren. De este modo, cualquier célula T que abandona el timo para empezar su viaje a través del sistema circulatorio está repleta de TCRs funcionales.

Para repasar en casa

¿Qué son los receptores de antígenos?

- El sistema inmune adaptativo puede identificar unos 2.5 mil millones de antígenos por medio de los receptores en las células B o T.
- Se secretan anticuerpos o receptores de antígenos unidos a membrana. Los fabrican únicamente las células B.

- En una respuesta así, las células B reciben un estímulo para producir anticuerpos dirigidos a un antígeno concreto.
- Conexión con Endocitosis mediada por receptores 5.5.

Una respuesta mediada por anticuerpos

Supongamos que accidentalmente te aplastas tu dedo. Algunas células de *Staphylococcus aureus* de tu piel invaden a tiempo tu medio interno. Los complementos del fluido intersticial se unen rápidamente a los carbohidratos en las paredes celulares de las bacterias, y comienzan la cascada de activación del complemento. En el transcurso una hora, las bacterias recubiertas de complementos pasan a lo largo de los vasos linfáticos hasta alcanzar un nódulo linfático en tu codo. Allí pasan por el filtro de un ejército de células B naive.

Por casualidad, una de las células B naive en ese nódulo fabrica receptores que reconocen un polisacárido en las paredes celulares de *S. aureus*. Ésta y todas las demás poseen receptores que descubren un complemento recubriendo las bacterias. La unión con el antígeno y el complemento estimula a la célula B a envolver una de las bacterias por endocitosis mediada por receptores (sección 5.5). La célula B se encuentra ahora activada (figura 38.14a).

Mientras tanto, más células de *S. aureus* han secretado productos metabólicos en el fluido intersticial alrededor de tu herida. Las secreciones atraen fagocitos. Una célula dendrítica envuelve varias bacterias y luego emigra al nódulo linfático en tu codo. Durante el tiempo que se tarda en llegar, ya digerido la bacteria y ahora muestra sus fragmentos unidos a marcadores MHC en su superficie (figura 38.14b).

Cada hora, unas 500 células T naturales viajan por el nódulo linfático, inspeccionando las células dendríticas residentes. En este caso, una de estas células T tiene un TCR que se une a los complejos antígeno de *S. aureus*-MHC exhibidos por la célula dendrítica.

Durante las siguientes 24 horas trabajan juntas la célula T y la dendrítica. Cuando se desconectan, la célula T regresa al sistema circulatorio y se comienza a dividir (figura 38.14c). Se forma una inmensa población de células T genéticamente idénticas. Cada una posee receptores que se unen al antígeno del *S. aureus*. Estas clonas se diferencian en células T ayudadoras y células T de memoria.

Mediante la teoría de la selección clonal, la célula T fue “elegida” porque sus receptores se unen con el antígeno. Las células T que no se unen con el antígeno no se dividen para formar grandes poblaciones.

- A** Los receptores de la célula B en una célula B naive se juntan con un antígeno específico en la superficie de una bacteria. El recubrimiento de complemento de la bacteria provoca que la célula B la envuelva. Los fragmentos de la bacteria se unen a los marcadores MHC y los complejos se exhiben en la superficie de la célula B, ahora activada.
- B** Una célula dendrítica envuelve la misma clase de bacteria que halló la célula B. Los fragmentos digeridos de la bacteria se unen a los marcadores MHC, y los complejos se exhiben en la superficie de la célula dendrítica, que se convirtió ya en una célula presentadora de antígenos.
- C** Los complejos antígeno-MHC en la célula presentadora son reconocidos por los receptores de una célula T naive. La unión causa que la célula T se divida y se diferencie en células T ayudadoras efectoras y de memoria.
- D** Los receptores de antígenos de una de las células T ayudadoras efectoras se unen a los complejos antígeno-MHC en las células B. La unión hace que la célula T secrete citocinas.
- E** Las citocinas provocan la división de la célula B y dan origen a muchas células B idénticas. Las células se diferencian en B efectoras y B de memoria.
- F** Las células efectoras comienzan a fabricar y secretar grandes cantidades de IgA, IgG o IgE, todas las cuales reconocen el mismo antígeno que el receptor de la célula B original. Los nuevos anticuerpos circulan por todo el organismo y se juntan con cualquier bacteria remanente.

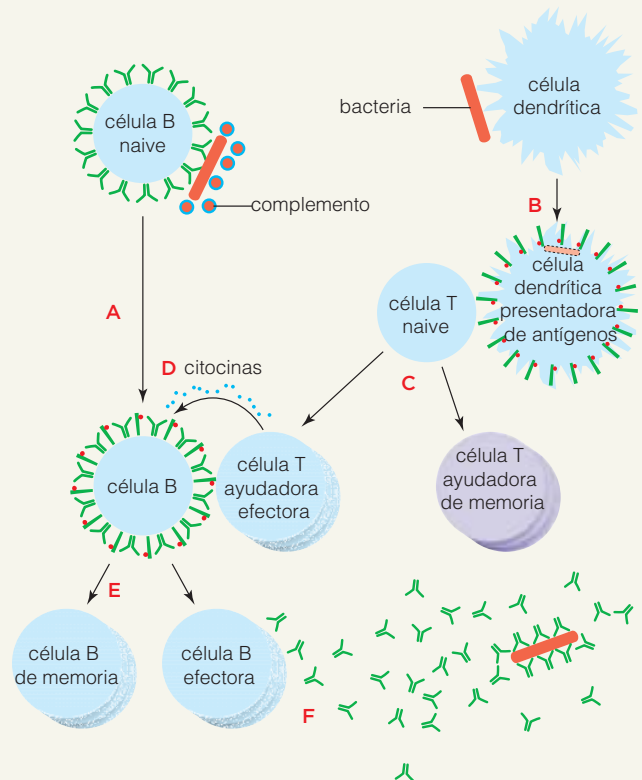


Figura 38.14 Animada Ejemplo de una respuesta inmune mediada por anticuerpos.

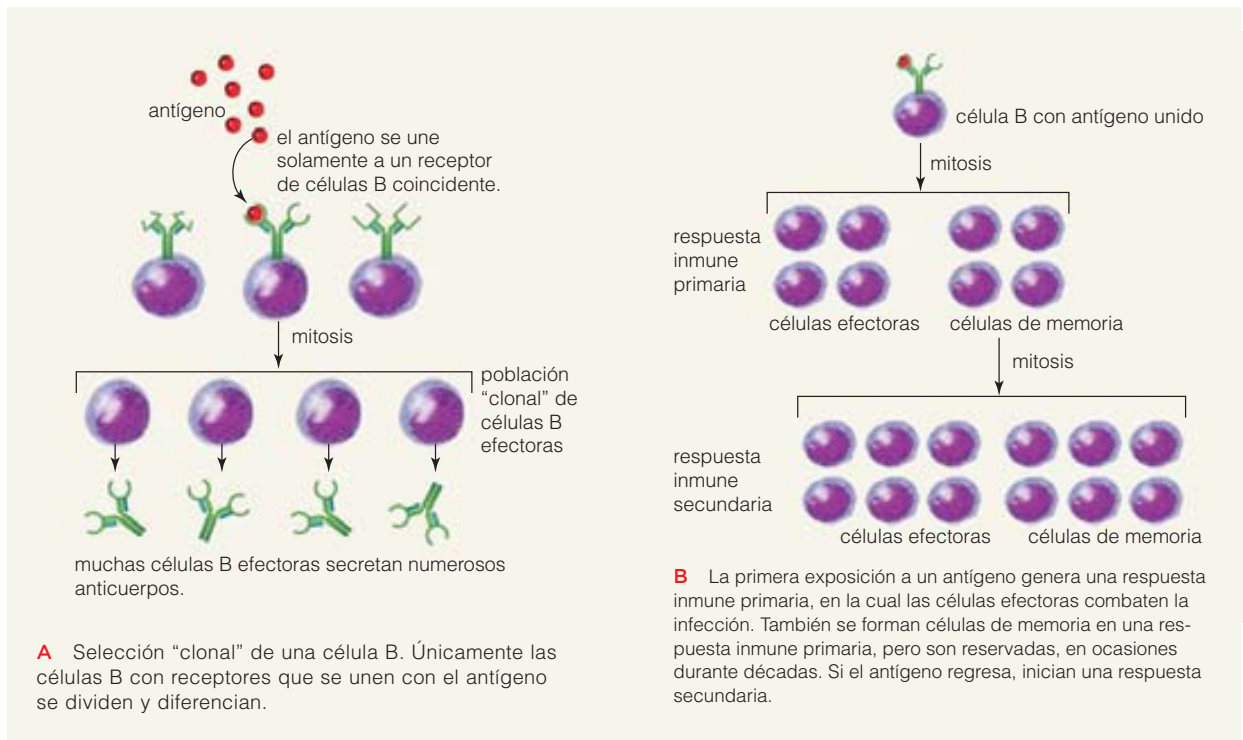


Figura 38.15 Animada Maduración de la célula B.

Regresemos a la célula B del nódulo linfático. Por ahora, ha digerido la bacteria y muestra fragmentos de *S. aureus* unidos a moléculas MHC en su membrana plasmática. Una de las nuevas células T ayudadoras identifica los complejos antígeno-MHC exhibidos por la célula B. Como viejos amigos, la célula B y la T ayudadora se juntan durante un momento y se comunican.

Uno de sus mensajes consiste en citocinas secretadas por la célula T ayudadora. Éstas estimulan a la célula B para iniciar la mitosis una vez que se hayan separado (figura 38.14d).

Las células efectoras se ponen a trabajar de inmediato. Intercambian clases de anticuerpos, empiezan a producir y secretar IgG, IgA o IgE, en lugar de fabricar receptores de la célula B unidos a membrana. Las nuevas moléculas de anticuerpos identifican el mismo antígeno de *S. aureus* que el de la célula B original. Ahora circulan por todo el organismo y se pegan a cualquier célula bacteriana restante. Un recubrimiento de anticuerpos evita que las bacterias se unan con las células y las marca para su fagocitosis y eliminación (figura 38.14f).

También se forman células B y T de memoria, pero no actúan en seguida. Persisten mucho después que finaliza la infección inicial.

Si el mismo antígeno se introduce un tiempo después, las células de memoria realizarán una respuesta secundaria (figuras 38.15b y 38.16). En ella, poblaciones mayores de clonas



Figura 38.16 Niveles de anticuerpos en una respuesta inmune primaria y una secundaria. La segunda es más rápida y fuerte que la primera.

de células efectoras se forman mucho más rápidamente que como lo hicieron en la respuesta primaria, de manera que se producen más anticuerpos en un tiempo menor.

Para repasar en casa

¿Qué ocurre durante una respuesta inmune mediada por anticuerpos?

- Las células presentadoras de antígenos, las células T y B participan cuando deben atacar a un antígeno específico.
- Se forman poblaciones de células B, que fabrican y secretan anticuerpos que reconocen y se unen al antígeno.

■ Las células T citotóxicas y las NK se estimulan para matar células infectadas o alteradas.

■ Conexión con Apoptosis 27.6.

Si las células B actúan a manera de asesinas, las células T citotóxicas se especializan en el combate individual. Las respuestas que originan anticuerpos combaten eficazmente a los patógenos que circulan en la sangre y el fluido intersticial. Pero no son tan efectivas contra patógenos ocultos en las células. Si ocurre una respuesta inmune en la que intervienen células, las T citotóxicas eliminarán a las células enfermas a las que quizá se pase por alto en respuesta mediada por anticuerpos. Por lo regular exhiben antígenos. Las células cancerosas dejan ver proteínas alteradas y las células infectadas con patógenos intracelulares exhiben los polipéptidos del agente infeccioso. A ambos los detectan y eliminan las células T citotóxicas.

Un caso típico de respuesta inmune mediada por células comienza en el fluido intersticial durante la inflamación cuando una célula dendrítica identifica, envuelve y digiere una célula enferma o sus residuos (figura 38.17a). La célula dendrítica empieza a exhibir el antígeno que pertenecía a la célula enferma y emigra al bazo o a un nódulo linfático. Allí, la dendrítica presenta sus complejos antígeno-MHC a inmensas poblaciones de células T ayudadoras y a las células T citotóxicas, todas ellas hasta ese momento son células naíve o no maduras. Algunas contienen TCRs que reconocen los complejos en la dendrítica. Entonces se activan las células T ayudadoras y las células citotóxicas que se unen a los complejos antígeno-MHC en la célula dendrítica.

Las células T ayudadoras activadas se dividen y forman tres grupos: T ayudadoras, efectoras y de memoria (figura 38.17b). Las efectoras inmediatamente comienzan a secretar citocinas. Las células T citotóxicas activadas identifican las citocinas como señales para dividirse y diferenciarse, y se

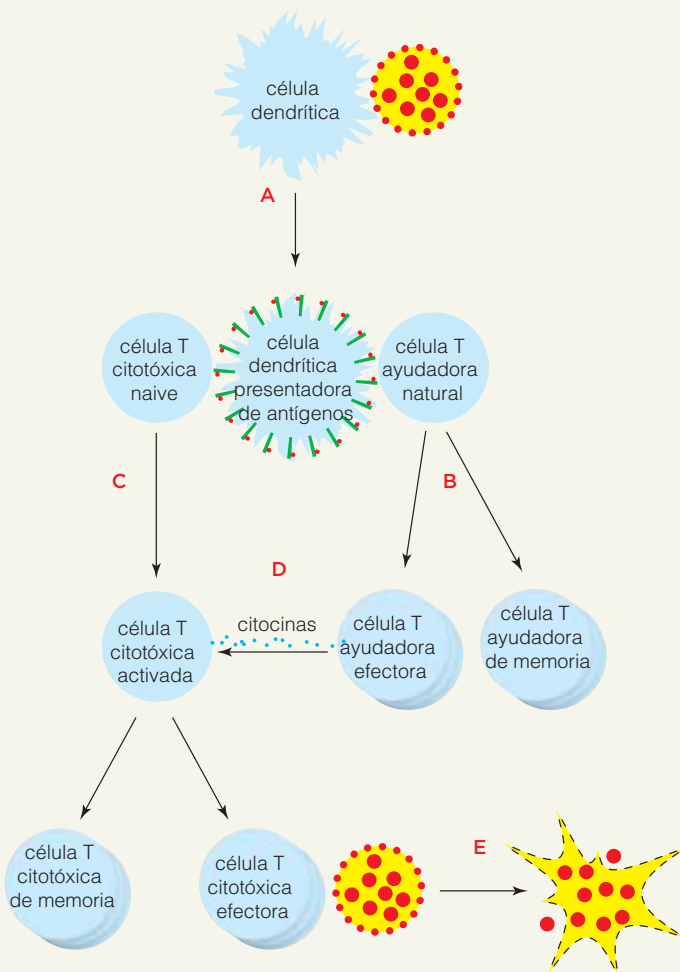


Figura 38.17 Animada Ejemplo de una respuesta primaria inmune mediada por células.

Investiga: ¿Qué representan los puntos rojos grandes?

Respuesta: Virus

38.9 Alergias

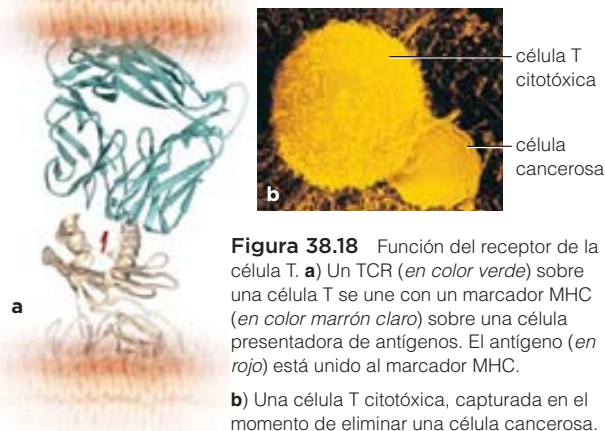


Figura 38.18 Función del receptor de la célula T. **a)** Un TCR (en color verde) sobre una célula T se une con un marcador MHC (en color marrón claro) sobre una célula presentadora de antígenos. El antígeno (en rojo) está unido al marcador MHC.

b) Una célula T citotóxica, capturada en el momento de eliminar una célula cancerosa.

crean gigantescas poblaciones de células T citotóxicas efectoras y de memoria (figura 38.17c,d). Todas reconocen y se unen al mismo antígeno: el que exhibía la primera célula enferma. Como en una respuesta mediada por anticuerpos, las células de memoria que se forman en una respuesta primaria mediada por células montarán una respuesta secundaria si el antígeno vuelve a presentarse tiempo después.

Las células T citotóxicas efectoras ponen manos a la obra de inmediato. Circulan por todo el cuerpo y el fluido intersticial y se unen a cualquier otra célula que muestre el antígeno original junto con los marcadores MHC (figura 38.18a). Después de que se une a una célula enferma, una célula T citotóxica libera perforina y proteasas, toxinas que hacen perforaciones en la célula enferma y la inducen a morir por apoptosis (figuras 38.17e y 38.18b).

Las células T citotóxicas también identifican los marcadores MHC de las células extrañas (son responsables del rechazo de los órganos trasplantados). Asimismo, deben reconocer las moléculas MHC en la superficie de una célula a fin de eliminarla. Sin embargo, algunas infecciones o el cáncer alteran a veces una célula de manera que pierda parte o la totalidad de sus marcadores MHC. Las NK (por "Natural Killer" o "asesinas naturales") son cruciales para combatirlos. A diferencia de las células T citotóxicas, las células NK pueden eliminar las células que carecen de marcadores. Las citocinas secretadas por las células T ayudadoras (figura 38.17d) igualmente estimulan la división de las células NK. Las poblaciones resultantes de células NK efectoras atacan a las marcadas para su destrucción mediante anticuerpos. Asimismo, identifican a ciertas proteínas que muestran las células corporales bajo estrés. Las células corporales estresadas con marcadores normales no se eliminan. Únicamente aquéllas con marcadores alterados o perdidos.

Para repasar en casa

¿Qué ocurre durante una respuesta inmune mediada por células?

■ Las células presentadoras de antígenos, las células T y las NK colaboran cuando se trata de combatir a células alteradas por cáncer o infectadas.

■ Una reacción a una sustancia inofensiva se conoce como alergia. Algunas ocasionan simples molestias, y otras pueden ser una amenaza para la vida.

En millones de personas, la exposición a sustancias ino-cuas crean una respuesta inmune. Al causante se le llama **alergeno**. La sensibilidad a un alergeno se denomina **alergia**. Los fármacos, los alimentos, el polen, los ácaros del polvo, las esporas de hongos, la hiedra venenosa, las abejas, las avispas y otros insectos se encuentran entre los más comunes.

Algunas personas están genéticamente predispuestas a las alergias. Las infecciones, el estrés emocional y los cambios en la temperatura del aire suelen provocarlas. Una primera exposición estimula al sistema inmune para fabricar IgE, la cual queda anclada a los mastocitos y basófilos. Con exposiciones posteriores, el antígeno se une al IgE. La unión provoca que la célula anclada secrete histamina y citocinas, que inician la inflamación. Si esta respuesta se presenta en el revestimiento del tracto respiratorio, se secreta una copiosa cantidad de mucosidad y las vías aéreas se constriñen, lo que da como resultado estornudos, senos nasales congestionados y escurrimientos por la nariz (figura 38.19a). El contacto con un alergeno que penetra las capas exteriores de la piel ocasiona enrojecimiento, inflamación y sensación de comezón.

Los antihistamínicos alivian los síntomas porque disminuyen los efectos de las histaminas. Actúan sobre los receptores de histamina y también inhiben la liberación de citocinas e histaminas provenientes de los basófilos y los mastocitos.

Hay quienes son hipersensibles a los fármacos, piquetes de insectos, alimentos o vacunas. Una segunda exposición produce a veces un choque anafiláctico, una reacción alérgica severa general. Enormes cantidades de citocinas e histaminas liberadas en todo el cuerpo provocan una respuesta sistémica inmediata. El fluido que se escapa de la sangre a los tejidos causa que la presión descienda demasiado (choque) y se inflamen los tejidos. El tejido hinchado constriñe las vías aéreas y quizá las bloquee. El choque anafiláctico es raro, pero peligroso para la vida y requiere de un tratamiento inmediato (figura 38.19c). Puede presentarse en cualquier momento por la exposición de incluso una diminuta cantidad de alergeno. Los riesgos incluyen una reacción alérgica previa de cualquier clase.

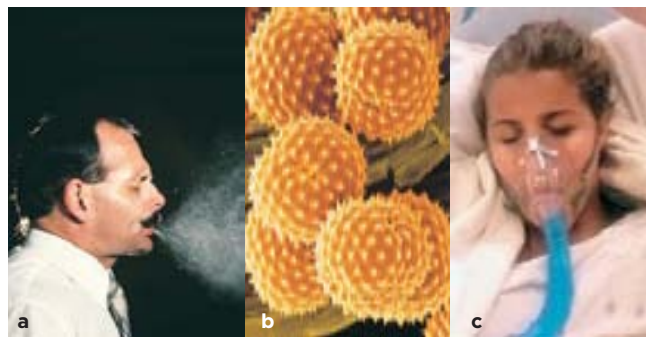


Figura 38.19 Alergias. **(a)** Una alergia benigna puede provocar síntomas en las vías respiratorias superiores. **(b)** Polen de ambrosía, un alergeno común. **(c)** El choque anafiláctico es una reacción alérgica grave que requiere de un tratamiento inmediato.

38.10 Vacunas

■ Las vacunas se han diseñado para provocar la inmunidad a una enfermedad.

La **inmunización** se refiere a los procesos diseñados para inducir la. En la inmunización activa se administra de manera oral o inyectada una preparación que contiene el antígeno (una **vacuna**). La primera inmunización produce una respuesta primaria, como lo haría una infección. Una segunda, o revacunación, provoca una respuesta inmune secundaria para potenciar o mejorar la inmunidad.

En la inmunización pasiva, la gente recibe anticuerpos purificados provenientes de la sangre de otro individuo. El tratamiento ofrece un beneficio inmediato para alguien que haya estado expuesto a un agente potencialmente letal, como el tétanos o la rabia, el virus del Ebola o un veneno o toxina. Debido a que los anticuerpos no fueron fabricados por los linfocitos del receptor, no se forman células de memoria, de modo que los beneficios solamente se obtienen mientras duran los anticuerpos inyectados.

La primera vacuna fue el resultado de intentos desesperados para sobrevivir a las epidemias de viruela que se extendían repetidamente a través de ciudades de todo el mundo. Se trata de una grave enfermedad que mata hasta una tercera parte de los infectados (figura 38.20). Antes de

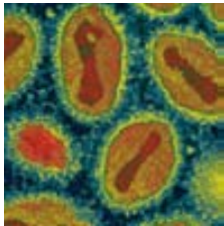


Figura 38.20 Una joven sobreviviente y la causa de su enfermedad: la viruela. El uso mundial de la vacuna erradicó los casos naturales de la enfermedad. Las vacunaciones terminaron en 1972.

1880, nadie sabía qué causaba las enfermedades infecciosas o cómo protegerse de ellas, pero había algunas pistas. En el caso de la viruela, los sobrevivientes rara vez la contraían una segunda vez. Quedaban inmunes.

La idea de adquirir inmunidad contra la viruela resultaba tan atractiva que las personas habían arriesgado su vida por ella durante 2,000 años. Por ejemplo, muchos ponían en pequeñas perforaciones sobre su piel pedacitos de costras o hilos bañados con pus. Algunos sobrevivieron a estas rudimentarias prácticas y llegaron a obtener inmunidad contra la viruela, pero muchos otros no lo lograron.

A fines de la década de 1700, todos sabían que las lecheras no se contagiaban de viruela si ya se habían recuperado de la viruela bovina (enfermedad benigna que afecta al ganado vacuno y a los humanos). En 1796, Edward Jenner, médico inglés, inyectó el líquido proveniente de una úlcera de viruela bovina en el brazo de un chico saludable. Seis semanas más tarde lo inyectó con líquido proveniente de una úlcera de viruela. Afortunadamente, el chico no se enfermó. El experimento de Jenner demostró que el agente de la viruela bovina producía la inmunidad contra la viruela. Jenner bautizó a su procedimiento como “vacunación”, por la palabra latina para la viruela de vaca (*vacinia*). El uso de esa vacuna se extendió rápidamente por toda Europa, y luego al resto del mundo. El último caso conocido de viruela fue en 1977, en Somalia. La vacuna ha erradicado el mal.

Ahora sabemos que el virus de la viruela bovina es una vacuna efectiva para la viruela porque los anticuerpos que produce también reconocen a los antígenos de la viruela. Nuestro conocimiento de cómo funciona el sistema inmune nos ha permitido desarrollar muchas otras vacunas que salvan millones de vidas cada año. Éstas constituyen una parte importante de los programas de salud pública del mundo (tabla 38.5).

Para repasar en casa

¿Cómo funciona la inmunización?

■ La inmunización es la administración de una vacuna portadora del antígeno, diseñada para producir la inmunidad para una enfermedad específica.

Tabla 38.5 Programa de inmunización recomendado

Vacuna	Edad de vacunación
Contra la hepatitis B	desde el nacimiento hasta los 2 meses
Revacunaciones contra la hepatitis B	de 1 a 4 meses y de 6 a 18 meses
Contra el rotavirus	a los 2, 4 y 6 meses
DTP: difteria, tétanos y tosferina (por sus siglas en inglés)	de 2, 4 y 6 meses
revacunaciones de DTP	de 15 a 18 meses, de los 4 a los 6 años y de los 11 a los 12
HiB (<i>Haemophilus influenzae</i>)	de 2, 4 y 6 meses
Revacunaciones contra HiB	de los 12 a los 15 meses
Contra el neumococo	a los 2, 4 y 6 meses
Revacunaciones contra el neumococo	de los 12 a los 15 meses
Virus inactivado de la polio	a los 2 y 4 meses
Revacunaciones del virus inactivado de la polio	de los 6 a los 18 meses y de los 4 a los 6 años
Contra la influenza	anualmente, desde los 6 meses hasta los 18 años
MMR: sarampión, paperas, rubéola (por sus siglas en inglés)	de los 12 a los 15 meses
Revacunaciones de MMR	de los 4 a los 6 años
Contra la varicela	de los 12 a los 15 meses
Revacunaciones contra la varicela	de los 4 a los 6 años
Serie contra la hepatitis A	desde el año hasta los 2 años
Serie contra el VPH	entre los 11 y los 12 años
Contra el meningococo	entre los 11 y los 12 años

Fuente: Centros para el Control y Prevención de las Enfermedades (CDC, por sus siglas en inglés), 2008.

38.11 La inmunidad puede equivocarse

- El sistema inmunológico de algunos no funciona de manera apropiada. El resultado es a menudo grave o mortal.
- Conexiones con Esclerosis múltiple 33.13, Artritis 36.5.

A pesar de las redundancias de las funciones del sistema inmune y los controles de calidad integrados, la inmunidad no siempre trabaja como debería. Su absoluta complejidad constituye parte del problema, pues existen demasiados puntos en los cuales algo podría ir mal. Los trastornos autoinmunes se presentan cuando una respuesta inmune ataca de manera equivocada las propias células de la persona. En las inmunodeficiencias, la respuesta inmune es insuficiente para proteger a una persona de las enfermedades.

Trastornos autoinmunes

En ocasiones los linfocitos y anticuerpos fallan al distinguir lo propio de lo extraño. Cuando eso ocurre, montan una **respuesta autoinmune**, una respuesta inmune que se dirige a los propios tejidos.

Por ejemplo, la autoinmunidad se presenta en la artritis reumatoide, un mal en el que se forman anticuerpos propios y se unen al tejido blando en las articulaciones. La inflamación resultante acaba desintegrando el hueso y el cartilago en las articulaciones (sección 36.5).

Los anticuerpos para las proteínas propias se pueden unir a receptores de hormonas, como en la enfermedad de Graves. Los anticuerpos propios que se unen a los receptores estimuladores de la tiroides causan que ésta produzca un exceso de hormona tiroidea, lo que acelera la tasa metabólica global. Los anticuerpos no forman parte de los circuitos de retroalimentación que normalmente regulan la producción de esa hormona. Así, los anticuerpos continúan uniéndose sin control, la tiroides sigue liberando demasiada hormona tiroidea y la tasa metabólica queda fuera de control. Entre los síntomas de la enfermedad de Graves cabe mencionar una pérdida de peso incontrolable, latidos cardíacos rápidos e irregulares, insomnio, cambios de humor pronunciados y ojos saltones.

Un trastorno neurológico, la esclerosis múltiple, ocurre cuando las células T autorreactivas luchan contra las vainas de mielina de los axones en el sistema nervioso central (sección 33.13). Los síntomas van desde debilidad y pérdida del equilibrio hasta parálisis y ceguera. Los alelos del gen MHC específico incrementan la susceptibilidad, pero una infección bacteriana o viral puede desencadenar el trastorno.

Las respuestas inmunes suelen ser más intensas en las mujeres que en los hombres, y la autoinmunidad abunda más en ellas. Sabemos que los receptores de estrógenos forman parte de controles de expresión génica por todo el cuerpo. Las células T cuentan con receptores para estrógenos y, por lo tanto, estas hormonas potencian a veces la activación de células en trastornos autoinmunes. Las mujeres poseen más estrógeno, de modo que las interacciones entre las células B y las T pueden amplificarse.

Inmunodeficiencia

Una mala función inmune es peligrosa y en ocasiones mortal. Las deficiencias hacen a los individuos vulnerables a



Figura 38.21 Un caso de inmunodeficiencia severa combinada (SCID, por sus siglas en inglés). Cindy Cutshaw nació con un sistema inmune deficiente. Ella posee un gen con una mutación para la adenosina deaminasa (ADA). Sin ella, sus células no pueden descomponer completamente la adenosina, de modo que un producto de esta reacción que resulta tóxico para los glóbulos blancos se acumulaba en su cuerpo. Sufría fiebres altas, graves infecciones del oído y pulmones, diarrea y la incapacidad de ganar peso.

En 1991, a los nueve años, ella y sus padres consintieron en la aplicación de una de las primeras terapias genéticas para humanos. Los ingenieros insertaron el gen normal de la ADA en el material genético de un virus inofensivo. El virus modificado proporcionó copias del gen normal a las células de su médula ósea. Algunas células incorporaron el gen en su ADN y comenzaron a fabricar la enzima perdida.

Ahora, a los 20 años, Cindy se encuentra bien. Requiere todavía inyecciones semanales para complementar su producción de ADA. Aparte, es capaz de llevar una vida normal. Es una fuerte partidaria de la terapia génica.

infecciones provocadas por agentes oportunistas que por lo regular son inofensivos para la gente sana. Las deficiencias inmunes primarias, las cuales se presentan en el nacimiento, constituyen el resultado de mutaciones. Son ejemplos las Inmunodeficiencias Severas Combinadas (Severe Combined Immuno-Deficiencies, SCID, por sus siglas en inglés). Un trastorno genético conocido como deficiencia de adenosina deaminasa (ADA) es un tipo de SCID (figura 38.21). La deficiencia inmune secundaria es la pérdida de la función inmune después de la exposición a un agente externo, como un virus. Del SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida), hablaremos en la siguiente sección. Se trata de la deficiencia inmune secundaria más común.

Para repasar en casa

¿Qué ocurre cuando el sistema inmunológico no funciona bien?

- La inmunidad mal dirigida o comprometida, que en ocasiones ocurre como resultado de la mutación o factores medio ambientales, en ocasiones tiene resultados graves o mortales.

■ El SIDA es el resultado de las interacciones entre el virus de la inmunodeficiencia humana (VIH) y el sistema inmune.

■ Conexiones con DNAc 16.1, Virus 21.1, Replicación del VIH 21.2.

El Síndrome de Inmunodeficiencia Adquirida o SIDA, constituye una constelación de trastornos que se presentan como consecuencia de la infección con el VIH, el virus de inmunodeficiencia humana (figura 38.22a). El virus deja lisiado al sistema inmune y vuelve el cuerpo muy susceptible a infecciones y formas raras de cáncer. En el mundo, aproximadamente 39.5 millones de individuos padecen SIDA hoy en día (tabla 38.6 y figura 38.22b).

No hay manera de librar al cuerpo del VIH. No hay cura para los infectados. Al principio, la víctima parece sana, quizá combatiendo “un brote de gripe”. Pero con el tiempo emergen los síntomas que lo anteceden: fiebre, muchos nódulos linfáticos agrandados, fatiga crónica, pérdida de peso y un sudor intenso durante las noches. Posteriormente vienen las infecciones causadas por microorganismos normalmente inofensivos. Se presentan con frecuencia levaduras en la boca, el esófago y la vagina, además de una forma de neumonía provocada por el hongo *Pneumocystis carinii*. Salen moretones, evidencia del sarcoma de Kaposi, tipo de cáncer común entre los enfermos de SIDA (figura 38.22c).

Retomando el VIH El VIH es un retrovirus con envoltura lipídica, pequeño fragmento de membrana plasmática que adquiere una partícula de virus al emerger de una célula (sección 21.2). Las proteínas virales sobresalen de la envoltura, la atraviesan y bordean su superficie interna. Justo detrás de la envoltura, más proteínas encierran dos cadenas de ARN y copias de transcriptasa reversa. Cuando una partícula de virus infecta una célula, la transcriptasa copia el ARN

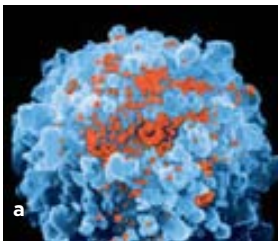


Tabla 38.6 Número de casos mundiales de VIH y SIDA

Región	Casos de SIDA	Nuevos casos de VIH
África subsahariana	22,500,000	1,700,000
Sureste de Asia del Sur	4,000,000	340,000
Asia Central y Europa Oriental	1,600,000	150,000
Latinoamérica	1,600,000	100,000
Norteamérica	1,300,000	46,000
Asia Oriental	800,000	92,000
Europa Occidental y Central	760,000	31,000
Oriente Medio y África del Norte	380,000	35,000
Islas del Caribe	230,000	17,000
Australia y Nueva Zelanda	75,000	14,000
Total mundial	33,200,000	2,500,000

Fuente: Joint United Nations Programme HIV/AIDS (Programa de las Naciones Unidas para el VIH y el SIDA), datos de 2007.

viral en el ADN de la célula hospedera, el cual se integra en él.

Una lucha titánica El VIH infecta principalmente macrófagos, células dendríticas y células T auxiliares. Al entrar en el cuerpo las partículas del virus, las células dendríticas las envuelven. Entonces emigran a los nódulos linfáticos, donde presentan el antígeno del VIH procesado a las células T naíve. Se forma un ejército de anticuerpos IgG neutralizadores de VIH y de células T citotóxicas específicas para el VIH.

Apenas hemos descrito una típica respuesta inmune adaptativa. Ésta libra al cuerpo de la mayoría (pero no de la totalidad) de los virus. En esta primera respuesta, el VIH infecta unas cuantas células T ayudadoras de unos cuantos nódulos linfáticos. Por años o quizá décadas, los anticuerpos IgG mantienen bajo el nivel del virus en la sangre, y las células T citotóxicas eliminan a las células infectadas.

Los pacientes se contagian durante esta etapa, aunque en ocasiones no muestran ningún síntoma. Los virus persisten en algunas células T ayudadoras, en ciertos nódulos linfáticos. Con el tiempo, el nivel de la IgG que neutraliza el virus en la sangre se desploma y la producción de células T se reduce. Aún no se sabe con certeza por qué disminuye, pero sin lugar a dudas el sistema inmune adaptativo se vuelve cada vez menos eficiente para combatir el virus. El número de partículas virales incrementa. Se forman hasta mil millones de virus al día. Hasta 2 mil millones de células

Figura 38.22 SIDA. (a) una célula T humana (en azul), infectada con VIH (en rojo). (b) Este bebé rumano contrajo el SIDA de la leche de su madre. No vivió el tiempo suficiente para desarrollar lesiones del sarcoma de Kaposi, (c) Un cáncer sumamente común en pacientes mayores de SIDA.

T ayudadoras llegan a infectarse. La mitad de los virus se destruyen y la mitad de las células T ayudadoras se reemplazan cada dos días. Los nódulos linfáticos comienzan a hincharse con células T infectadas.

Con el tiempo, la batalla se inclina hacia uno de los bandos a medida que el cuerpo fabrica cada vez menos células T ayudadoras de reemplazo y la capacidad del organismo para la inmunidad adaptativa desaparece. Otros tipos de virus crean más partículas en un día, no obstante, el sistema inmune tarde o temprano gana. El VIH destruye el sistema inmune. Las infecciones secundarias y los tumores matan al paciente.

Trasmisión El VIH casi siempre se transmite teniendo relaciones sexuales sin protección con una pareja infectada. El virus se presenta en el semen y las secreciones vaginales, y se introduce por los revestimientos epiteliales del pene, la vagina, el recto y la boca. El riesgo se incrementa con el tipo del acto sexual. Por ejemplo, el sexo anal eleva hasta 50 veces el riesgo respecto al oral.

Las madres infectadas pueden transmitir el VIH a un niño durante el embarazo, el parto o el amamantamiento. También viaja en cantidades diminutas de sangre infectada en las jeringas compartidas por los adictos a las drogas intravenosas, o por pacientes de hospitales en los países pobres. El virus no se transmite por contacto superficial.

Pruebas La mayoría de análisis verifican la presencia de anticuerpos en la sangre, la saliva o la orina, que se unen a los antígenos del VIH. Estos anticuerpos se pueden detectar en 99% de los infectados dentro de los tres meses de la exposición. Una prueba puede identificar el ARN unos 11 días después de la exposición. Actualmente, las únicas pruebas confiables se realizan en laboratorios clínicos. Las caseras a veces producen falsos negativos. Esto ocasiona que una víctima transmita el virus sin enterarse.

Fármacos Ningún medicamento cura el SIDA, pero sí puede retardar su progreso. De los cerca de veinte fármacos que ha aprobado la FDA, la mayoría se enfoca a procesos únicos de replicación retroviral. Por ejemplo, a los análogos de nucleótidos de ARN, como el AZT, se les llama inhibidores de la transcriptasa inversa. Éstos interrumpen la replicación del VIH cuando sustituyen los nucleótidos normales en el proceso de síntesis viral de RNA a ADN (secciones 16.1 y 21.2). Otras medicinas, como los inhibidores de la proteasa, afectan diferentes etapas del ciclo de replicación del virus.

Una combinación de tres fármacos, compuesta de un inhibidor de la proteasa más dos de la transcriptasa inversa, es hoy el tratamiento más exitoso. Ha cambiado el curso de la enfermedad de una sentencia de muerte a corto plazo a una enfermedad a menudo manejable a largo plazo.

Mientras se escribe esto, varias organizaciones de todo el mundo se hallan probando 42 diferentes vacunas contra

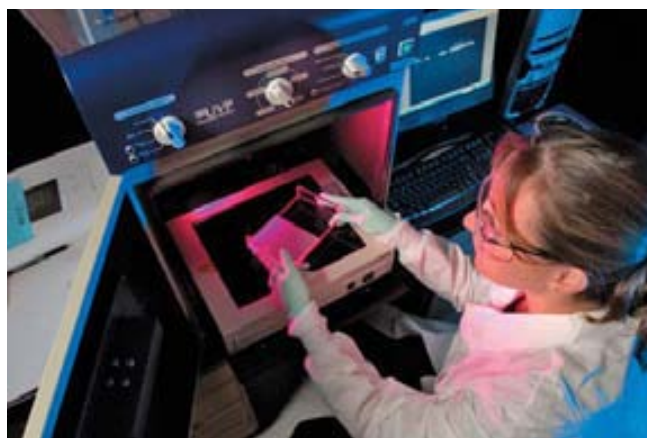


Figura 38.23 En el Laboratorio Internacional del Programa Global para el SIDA, perteneciente al Centro Nacional para la Prevención del SIDA y VIH, Hepatitis Viral, ETS y TB (tuberculosis), la investigadora Amanda McNulty examina un gel de electroforesis de ADN. Ella investiga la resistencia a los fármacos de VIH en los africanos, vietnamitas y haitianos.

el SIDA. La mayoría consisten de proteínas o péptidos aislados del VIH, y muchas entregan los antígenos en vectores virales. El virus vivo pero debilitado es una vacuna efectiva en chimpancés, pero el riesgo de infección de las vacunas supera con creces sus beneficios potenciales en humanos. Otras casi no sirven. El anticuerpo IgG ejerce una presión selectiva sobre el virus, que tiene una tasa de mutación muy alta porque se replica demasiado rápido. El sistema inmune humano simplemente no logra producir anticuerpos con la suficiente rapidez para mantenerse al corriente de las mutaciones (figura 38.23).

En la actualidad, nuestra mejor opción es la prevención. Debemos enseñar a las personas a no contagiarse. Evitar los comportamientos de riesgo. Casi siempre, la infección es la consecuencia de una decisión: tener relaciones sexuales sin protección o utilizar una aguja usada para aplicarse drogas intravenosas. Los programas educativos alrededor del mundo han tenido un efecto: en muchos países, aunque no en todos, la incidencia anual de nuevos casos de VIH ha comenzado a disminuir. No obstante, la batalla no se ha ganado todavía.

Para repasar en casa

¿Qué es el SIDA?

■ Este síndrome se presenta como resultado de un contagio del VIH, virus que infecta a los linfocitos e inhabilita al sistema inmunológico humano.

La vacuna Gardasil VHP se compone de proteínas de la cápside viral que se ensambla automáticamente en partículas tipo viral (VLP, por Virus-Like Particles, en inglés). Estas proteínas son producidas por una levadura recombinante, la *Saccharomyces cerevisiae*, que trasporta genes para una proteína de la cápside de cada una de cuatro cepas de VHP. Así que los VLP no contienen ADN viral y, por lo tanto, no resultan infecciosas. Pero las proteínas antigénicas de que están compuestas provocan una respuesta inmune por lo menos tan fuerte como un contagio con el virus VPH.

¿Por qué opción votarías?

¿Deberían los ensayos clínicos de vacunas potenciales mantener los mismos estándares éticos sin importar dónde se realicen? Consulta CengageNOW para saber más detalles y luego vota en línea.



Resumen

Sección 38.1 Tres líneas de defensa nos protegen de las infecciones. Un patógeno que contiene un antígeno que traspase las barreras de superficie echa a andar la **inmunidad innata**, conjunto de defensas en general que por lo regular evita que las poblaciones de patógenos lleguen a establecerse en el ambiente interno. La **inmunidad adaptativa**, la cual se dirige específicamente a miles de millones de antígenos, es la que continúa. En ella, el **complemento** y moléculas de señalización, como las **citocinas**, coordinan a los glóbulos blancos (**células dendríticas**, **macrófagos**, **neutrófilos**, **basófilos**, **mastocitos**, **eosinófilos**, **linfocitos B** y **T**, y las **células NK**).

Secciones 38.2, 38.3 Los vertebrados se defienden de los patógenos como aquellos que causan la placa dental en las superficies corporales con mediante barreras físicas, mecánicas y químicas (incluyendo la lisozima). Buena parte de la **flora normal** no causa enfermedades a menos que penetren los tejidos internos.

Sección 38.4 Una respuesta inmune innata incluye respuestas generales rápidas capaces de eliminar a los invasores antes que una infección se establezca. El complemento atrae los fagocitos y perfora algunos invasores. La **inflamación** comienza cuando los mastocitos del tejido liberan histamina, la cual incrementa el flujo de sangre y también causa que los capilares dejen entrar y salir fagocitos y proteínas plasmáticas. La **fiebre** combate la infección porque incrementa la tasa metabólica.

■ Usa la animación en CengageNOW para investigar la inflamación y la acción del complemento.

Sección 38.5 La inmunidad adaptativa se caracteriza por el reconocimiento de antígenos propios y extraños, la especificidad de los blancos, la diversidad (capacidad de interceptar a miles de millones de patógenos diferentes) y la memoria. Las células B y T llevan a cabo estas respuestas.

La **respuesta inmune mediada por anticuerpos** y la **mediada por células** colaboran para encontrar el cuerpo de un patógeno específico. Los macrófagos, las dendríticas y las células B envuelven y digieren bacterias y virus en fragmentos. Los fagocitos presentan entonces los fragmentos antigénicos en sus superficies unidos a los **marcadores MHC** (automarcadores). Las células T, que reconocen los complejos mediante sus **receptores** (TCR, por sus siglas en inglés), inician la formación de muchas **células efectoras** que se dirigen a otras partículas portadoras del antígeno. También se crean las **células de memoria**, reservadas para encuentros posteriores con el mismo antígeno.

Secciones 38.6, 38.7 Las células B, asistidas por las células T y las moléculas de señalización, realizan las respuestas mediadas por anticuerpos. Las células B fabrican **anticuerpos**, que se unen a antígenos específicos. Los receptores de antígenos, los receptores de las células T y los receptores de las células B (un tipo de anticuerpo), identifican antígenos específicos. Éstos constituyen la base de la capacidad del sistema inmune de reconocer miles de millones de antígenos diferentes.

■ Usa las animaciones en CengageNOW para observar una respuesta inmune mediada por anticuerpos. Asimismo, cómo se genera la diversidad de receptores de antígenos y la selección "clonal" de las células B.

Sección 38.8 Las células presentadoras de antígenos, las células T y las células NK participan en la respuesta inmune mediada por células. Se dirigen a las células alteradas por infección o cáncer y las eliminan.

■ Usa la animación en CengageNOW para observar una respuesta inmune mediada por células.

Secciones 38.9-38.11 Los **alergenos** son sustancias normalmente inofensivas que inducen una respuesta inmune. La sensibilidad a un alérgeno se conoce como **alergia**. La **inmunización** con **vacunas** diseñadas para producir inmunidad a enfermedades salvan millones de vidas al año. En una **respuesta auto-inmune**, las células del cuerpo se reconocen por error como extrañas y sufren ataques. La inmunodeficiencia es la capacidad reducida de montar una respuesta inmune.

Sección 38.12 El **SIDA** es provocado por el VIH, un virus que destruye el sistema inmune, principalmente al infectar las células T ayudadoras. Hasta hoy no existe cura.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- _____ es/son la primera línea de defensa contra las amenazas.
 - Piel, membranas mucosas
 - Lágrimas, saliva, fluido gástrico
 - Flujo de orina
 - Bacterias residentes
 - Desde a hasta c
 - Todas las anteriores
- Las proteínas de complemento _____.
 - forman complejos de poro
 - promueven la inflamación
 - neutralizan toxinas
 - a y b
- _____ echan a andar las respuestas inmunes.
 - Las citocinas
 - Las lisozimas
 - Las inmunoglobulinas
 - Los antígenos
 - Las histaminas
 - Todos los anteriores
- Menciona una característica que defina la inmunidad innata.
- Menciona una característica de la inmunidad adaptativa.
- Los anticuerpos son _____.
 - receptores de antígenos
 - fabricados solamente por las células B
 - proteínas
 - todas las anteriores
- _____, unido al antígeno, desata reacciones alérgicas.
 - IgA
 - IgE
 - IgG
 - IgM
 - IgD
- Las respuestas mediadas por anticuerpos trabajan contra _____.
 - patógenos intracelulares
 - patógenos extracelulares
 - células cancerosas
 - a y b
 - b y c
 - a, b y c

Ejercicio de análisis de datos

En 2003, Michelle Khan y sus colaboradores publicaron sus hallazgos acerca de un estudio de 10 años en el cual hicieron un seguimiento de la incidencia del cáncer cervical y el estado del VPH en 20,514 mujeres. Todas se hallaban libres de cáncer cervical cuando comenzó la prueba. Los investigadores les tomaron pruebas de Papanicolaou a intervalos regulares y utilizaron una prueba de hibridación del ADN para detectar la presencia de tipos específicos del VPH en las células cervicales.

Los resultados se muestran en la figura 38.24, una gráfica de la tasa de incidencia de cáncer cervical por el tipo del VPH. Las que tuvieron VPH positivo están afectadas frecuentemente con más de un tipo. Así, los datos se clasificaron en grupos que se basaron en el estado del VPH evaluado por tipo: positivo para el VPH16, o negativo para el VPH16 y positivo para el VPH18, o negativo para el VPH16 y VPH18 y positivo para cualquier otra cepa de VPH que provoca cáncer, o negativo para todos las cepas de VPH que causan cáncer.

1. A los 110 meses del estudio, ¿qué porcentaje de mujeres que no presentaban ningún tipo del VPH causante de cáncer tuvieron cáncer cervical? ¿Qué porcentaje de las que estaban infectadas con el VPH16 sufrieron también cáncer cervical?
2. ¿En qué grupo entrarían las mujeres infectadas con VPH16 y con VPH18?
3. ¿Es posible estimar a partir de esta gráfica el riesgo global de padecer cáncer cervical asociado con la infección del VPH causante de cáncer de cualquier tipo?
4. ¿Apoyan estos datos la conclusión de que al estar infectados con VPH16 o VPH18 se eleva el riesgo de presentar cáncer cervical?

9. Las respuestas mediadas por células combaten _____.
 - a. patógenos intracelulares
 - b. patógenos extracelulares
 - c. células cancerosas
 - d. a y b
 - e. a y c
 - f. a, b y c

10. _____ son objetivos de las células T citotóxicas.
 - a. Las partículas de virus extracelulares en la sangre
 - b. Las células tumorales o infectadas por virus
 - c. Duelas (tremátodos) infectando el hígado
 - d. Células bacterianas en la pus
 - e. Granos de polen en la mucosa nasal

11. Las alergias se presentan cuando el cuerpo responde a _____.

- a. los patógenos
- b. las sustancias normalmente inofensivas
- c. las toxinas
- d. todas las anteriores

12. Relaciona los conceptos de inmunidad.

- | | |
|--------------------------------|---|
| _____ choque anafilático | a. neutrófilo |
| _____ secreción de anticuerpos | b. célula B efectora |
| _____ fagocito | c. defensa general |
| _____ memoria inmunológica | d. respuesta inmune contra el propio cuerpo |
| _____ autoinmunidad | e. respuesta secundaria |
| _____ receptor de antígenos | f. receptor de célula B |
| _____ inflamación | g. hipersensibilidad a un alérgeno |

■ Visita [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.

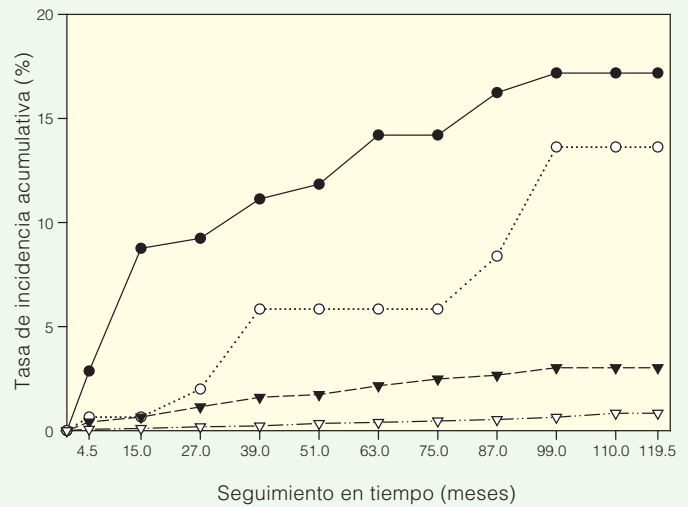


Figura 38.24 Tasa de incidencia acumulativa del cáncer cervical correlacionado con el estado del VPH en 20,514 mujeres con 16 años y más.

Los datos fueron agrupados como sigue: VPH16 positivo (círculos llenos), VPH18 positivo (círculos vacíos) o todos los otros tipos del VPH causantes de cáncer combinados (triángulos llenos). Con los triángulos vacíos se representa que no fue detectado ningún VPH causante de cáncer.

Pensamiento crítico

1. Como se describió en la sección 38.10, Edward Jenner corrió con suerte. Él realizó un experimento peligroso en un niño que consiguió sobrevivir al procedimiento. ¿Qué pasaría si un Jenner moderno intentara hacer lo mismo hoy en día en Estados Unidos?
2. Elena presentó varicela cuando se encontraba en el primer año de la escuela. Tiempo después, ya adulta, cuando sus hijos contrajeron varicela, permaneció sana aun cuando se expuso diariamente a incontables partículas de virus. Explica por qué.
3. Antes de cada temporada de gripa se te aplica una inyección, una vacuna contra la influenza. Este año, pescaste “la gripa” de todos modos. ¿Qué ocurrió? Existen por lo menos tres explicaciones.
4. Se crean anticuerpos “monoclonales” al inmunizar a un ratón con un antígeno particular y extirpándole posteriormente el bazo. Las células B individuales que producen anticuerpos de ratón específicos para el antígeno se aíslan del bazo del ratón y se fusionan con células B cancerosas de una línea de mieloma. Las células resultantes híbridas del mieloma (de hibridoma) se toman o reproducen en un cultivo de tejido como líneas celulares separadas. Cada una produce y secreta anticuerpos que reconocen el antígeno con el cual se inmunizó al ratón. Estos anticuerpos “monoclonales” pueden purificarse y emplearse en la investigación u otros propósitos. Los anticuerpos “monoclonales” en ocasiones se utilizan en la inmunización pasiva. Suelen funcionar, pero solamente a muy corto plazo. La IgG producida por el propio sistema inmune dura hasta unos seis meses en el flujo sanguíneo. Sin embargo, los anticuerpos “monoclonales” desarrollados en la terapia de inmunización pasiva duran de ordinario menos de una semana. ¿Por qué esta diferencia?

Respiración

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Y el humo sube

Diariamente, más de 3,000 adolescentes se unen a las filas de los fumadores en Estados Unidos. La mayoría aún no cumplen los 15 años de edad. Cuando encienden un cigarrillo por primera vez, tosen y se asfixian debido a los irritantes que hay en el humo. La mayoría se marea y siente náuseas, aparte de presentar dolores de cabeza. ¿Esto te suena divertido? Difícilmente lo es. Entonces, ¿por qué ignoran las señales de esta amenaza para el cuerpo y se esfuerzan tanto por convertirse en un fumador? Principalmente, para ser aceptados en su círculo social. Para muchos adolescentes, una percepción equivocada de los beneficios sociales supera las aparentemente lejanas amenazas a su salud (figura 39.1).

A pesar de lo que piensan los adolescentes, los cambios que pueden hacer que esa amenaza se convierta en una realidad comienzan de forma inmediata. Las células ciliadas evitan que muchos agentes patógenos y contaminantes que se introducen a las vías aéreas lleguen hasta los pulmones. Estas células pueden quedar inmovilizadas durante horas enteras por el humo de un solo cigarrillo. El humo también elimina los glóbulos blancos que patrullan y defienden los tejidos respiratorios. Los agentes patógenos se multiplican en las vías aéreas ya sin defensa. El resultado implica más resfriados, más ataques de asma y más bronquitis.

La muy adictiva y estimulante nicotina constriñe los vasos sanguíneos, lo que incrementa la presión sanguínea. El corazón tiene que trabajar más duro para bombear la sangre a través de los conductos estrechados. La nicotina también provoca una elevación del colesterol "malo" (LDL, por sus siglas en inglés) y una disminución del "bueno" (HDL, también por sus siglas en inglés) en la sangre. Esto hace que la sangre se vuelva más viscosa, lo que fomenta la formación de coágulos que pueden bloquear los vasos sanguíneos.

El humo del tabaco contiene más de 40 carcinógenos conocidos; y 80% de los cánceres pulmonares se presentan en fumadores. Las mujeres que fuman son más susceptibles al cáncer que los hombres. En promedio, las mujeres desarrollan el cáncer más pronto y con menos exposición al tabaco. Menos del 15% de las mujeres diagnosticadas con cáncer de pulmón sobreviven cinco años. El hábito de fumar también aumenta el riesgo de tener cáncer de mama; las mujeres que comienzan a fumar en su época de adolescentes tienen aproximadamente 70% más probabilidad de padecer cáncer de mama que aquellas mujeres que nunca han fumado. Por lo tanto, la tendencia creciente del hábito de fumar entre las mujeres en los países menos desarrollados es especialmente problemática.

Los familiares, colaboradores y amigos de los fumadores reciben dosis sin filtrar de los carcinógenos presentes en el humo del tabaco. Anualmente en Estados Unidos, el cáncer de pulmón en fumadores pasivos mata alrededor de 3,000 de ellos. Los niños expuestos al humo de los fumadores también tienen más probabilidades de desarrollar infecciones crónicas del oído medio, asma y otros problemas respiratorios.

Este capítulo muestra unos cuantos sistemas respiratorios. Todos intercambian gases con el medio ambiente exterior. También contribuyen a la homeostasis, manteniendo las condiciones de operación interna del cuerpo dentro de intervalos tolerables para las células. Si tú o alguien que conoces fuma, puedes utilizar el capítulo como una guía para ver el impacto del hábito de fumar sobre su salud. Para tener una idea más gráfica, investiga lo que pasa diariamente con los fumadores en las salas de emergencia o las unidades de cuidado intensivo de los hospitales. No hay ningún "glamour", elegancia o encanto ahí. No hay nada genial en ello y no es nada agradable.



¡Mira el video! **Figura 39.1.** Aprender a fumar es fácil, en comparación a los intentos para dejar el vicio de hacerlo. En una investigación, dos terceras partes de las mujeres fumadoras que tenían de 16 a 24 años deseaban abandonar el hábito de fumar por completo. De aquéllas que lo intentaron, únicamente 3% permaneció sin fumar por todo un año.

Conceptos básicos



Principios de intercambio de gases

La respiración es la suma de procesos que moviliza el oxígeno desde el aire o el agua del medio ambiente a todos los tejidos metabólicamente activos y moviliza el dióxido de carbono de esos tejidos hacia el exterior. Los niveles de oxígeno son más estables en el aire que en el agua.

Secciones 39.1, 39.2



Intercambio de gases en los invertebrados

El intercambio de gases ocurre a través de la superficie del cuerpo o las branquias de los invertebrados acuáticos. En los grandes invertebrados terrestres, ocurre a través de una superficie respiratoria interna húmeda o en los extremos llenos de líquido de tubos ramificados que se extienden desde la superficie hasta los tejidos internos.

Sección 39.3



Intercambio de gases en los vertebrados

Las branquias o los pulmones son los órganos de intercambio de gases en la mayoría de los vertebrados. La eficiencia del intercambio de gases es mejorada mediante mecanismos que provocan que la sangre y el agua fluyan en direcciones opuestas en las branquias, y mediante contracciones musculares que mueven el aire hacia el interior y el exterior de los pulmones.

Secciones 39.4-39.7



Problemas respiratorios

La respiración puede ser interrumpida por daños a los centros respiratorios del cerebro, obstrucciones físicas, enfermedades infecciosas y la inhalación de contaminantes, incluyendo el humo de los cigarrillos.

Sección 39.8



Intercambio de gases en medios ambientes extremos

En sitios de gran altitud, el cuerpo humano hace ajustes a corto y largo plazo respecto al aire enrarecido. Los mecanismos respiratorios integrados y comportamientos especializados permiten a las tortugas de mar y a los mamíferos marinos mantenerse bajo el agua, a grandes profundidades, durante largos periodos de tiempo.

Sección 39.9

Conexiones a conceptos anteriores

- La comprensión de la respiración por difusión (sección 5.3) y aeróbica (8.1) te ayudará a entender la necesidad del intercambio de gases y el proceso por medio del cual ocurre. También volverás a revisar la intervención de los glóbulos rojos (37.2) y la hemoglobina que ellos transportan (3.6).
- Aprenderás acerca del papel del tallo cerebral (33.10), el sistema nervioso autónomo (33.8) y los quimiorreceptores (34.1) en la regulación de la respiración. También recordarás el papel que juega el sistema respiratorio en la regulación de la temperatura (27.3).
- Verás cómo las adaptaciones de los planos corporales de los animales (25.1, 17.1) y los cambios evolutivos que acompañaron la movilización de los vertebrados sobre la Tierra (26.5) permiten la respiración en medio ambientes específicos.
- También se estudiarán los efectos respiratorios de los florecimientos de algas (22.5), la tuberculosis (21.8) y el uso de la marihuana (33.7).

¿Por qué opción votarías? El tabaco es una amenaza a la salud y un producto rentable para las compañías estadounidenses. A medida que el uso del tabaco disminuye en Estados Unidos, ¿debería el gobierno de Estados Unidos estimular los esfuerzos internacionales para reducir el uso del tabaco en todo el mundo? Consulta CengageNOW para ver los detalles y luego vota en línea. Sólo disponible en inglés.

39.1 La naturaleza de la respiración

- Todos los animales deben suministrar oxígeno a sus células y liberar al cuerpo del dióxido de carbono.
- Conexiones con Difusión 5.3, Respiración aeróbica 8.1.

Todos los animales mueven su cuerpo o partes del cuerpo durante al menos algún intervalo de su ciclo de vida. Este movimiento requiere energía, la cual por lo regular es suministrada por el ATP. La forma más eficaz para conseguir ATP es la respiración aeróbica, una vía que requiere oxígeno y libera dióxido de carbono como un subproducto derivado (sección 8.1). ¿Cómo suministra un animal a sus células el oxígeno necesario para la respiración aeróbica y se libra de los desechos de dióxido de carbono? En los animales que tienen sistemas orgánicos, un sistema respiratorio lleva a cabo estas tareas. En los humanos y otros vertebrados, el sistema respiratorio interactúa con otros sistemas como se muestra en la figura 39.2.

Los fundamentos del intercambio de gases

La **respiración** es el proceso fisiológico por medio del cual un animal intercambia oxígeno y dióxido de carbono con su medio ambiente. La respiración depende de la tendencia del oxígeno gaseoso (O_2) y el dióxido de carbono (CO_2) a difundirse según sus gradientes de concentración, o, como se dice para los gases, sus gradientes de presión, entre los medio ambientes externo e interno.

Los animales acuáticos viven en un medio ambiente donde la disponibilidad de O_2 puede variar mucho de un sitio a otro y cambiar a través del tiempo. El aire es una fuente más confiable de oxígeno. La atmósfera de la Tierra se compone de un 78% de nitrógeno, 21% de oxígeno, 0.04% de dióxido de carbono y 0.06% de otros gases. La presión atmosférica total, como se mide con un barómetro de mer-

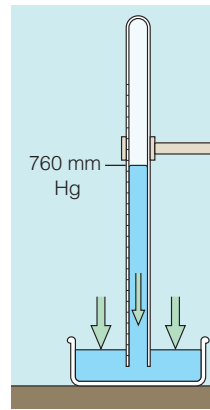


Figura 39.3 Cómo un barómetro de mercurio mide la presión atmosférica. Esa presión hace que el mercurio (Hg), un líquido viscoso, se eleve o descienda en un estrecho tubo. Al nivel del mar, se eleva a 760 milímetros (29.91 pulgadas) desde la base del tubo. La presión atmosférica varía con la altitud. En la cima del Monte Everest, la presión atmosférica es sólo una tercera parte de la presión al nivel del mar.

curio, es de 760 mm a nivel del mar (figura 39.3). La contri-bución del oxígeno total, su **presión parcial**, es 21% de 760, es decir, 160 mm Hg. “Hg” es el símbolo del mercurio.

Los gases entran y abandonan el medio ambiente in-terno al cruzar una **superficie respiratoria**, o sea una capa húmeda suficientemente delgada para que los gases se difundan a través de ella. La superficie tiene que ser húmeda porque los gases sólo pueden difundirse rápida-mente a través de una membrana si primero se disuelven en un líquido.

Los factores que afectan las tasas de difusión

Varios factores afectan la velocidad y la cantidad que se difunde a través de una superficie respiratoria. Por ejem-plo, entre más pronunciado sea el gradiente de presión par-cial, más rápida será la velocidad de difusión.

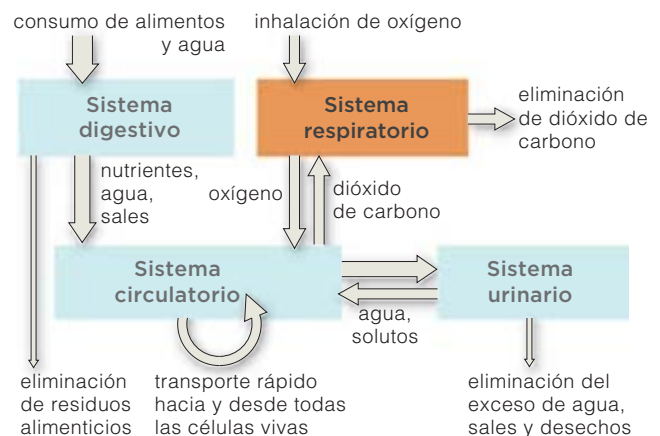


Figura 39.2 La respiración de un perro le ayuda a satisfacer las necesidades de oxígeno de sus células. En los perros y otros vertebrados, el sistema respiratorio interactúa con otros sistemas orgánicos que contribuyen a la homeostasis.

39.2 Jadeando por el oxígeno

Proporción superficie-volumen Entre más grande sea una superficie respiratoria, más moléculas pueden cruzarla en algún intervalo dado. Recuerda, a medida que un animal crece, su volumen aumenta más rápido que su área superficial (sección 4.2). Si un animal no tiene órganos respiratorios especializados, por lo regular tiene un cuerpo pequeño y aplanado. En esos animales, sólo la difusión brinda oxígeno suficiente a las células, debido a que ninguna célula está a más de unos cuantos milímetros de distancia de los gases al exterior del cuerpo.

Ventilación El aire o el agua en movimiento que atraviesa una superficie respiratoria mantiene elevado el gradiente de presión a través de la superficie y de ese modo incrementa la velocidad de intercambio de gases. Por ejemplo, las ranas y los humanos respiran hacia el interior y hacia el exterior, lo que ventila sus pulmones. La respiración impulsa al aire viciado con CO_2 de desecho hacia afuera de la superficie respiratoria de los pulmones, y lleva hacia adentro aire fresco con más O_2 . Los peces y otros animales que viven en el agua tienen mecanismos que mantienen al agua en movimiento a través de sus superficies respiratorias.

Proteínas respiratorias Las **proteínas respiratorias** contienen uno o más iones metálicos que se unen a los átomos de oxígeno de manera reversible. Los átomos de oxígeno se unen a estas proteínas cuando la presión parcial del oxígeno es alta, y son liberados cuando la presión parcial del oxígeno disminuye. Al unirse de manera reversible al oxígeno, las proteínas respiratorias ayudan a mantener un gradiente de presión parcial pronunciado para el oxígeno que se encuentra entre las células y la sangre. El gradiente es pronunciado debido a que ningún átomo de oxígeno que se encuentre unido a una molécula en solución no contribuye a la presión parcial del O_2 en esa solución.

La **hemoglobina**, una proteína respiratoria que contiene hierro, se encuentra en los glóbulos rojos de los vertebrados (secciones 3.6 y 37.2). También circula en la sangre de los anélidos, los moluscos y los crustáceos, los cuales no tienen glóbulos rojos. Las proteínas respiratorias hemeritrina (con hierro) y hemocianina (con cobre) también ayudan al transporte de oxígeno en algunos invertebrados. La **mioglobina**, una proteína respiratoria que contiene el grupo hemo, se encuentra en los músculos de vertebrados y algunos invertebrados. Ayuda a estabilizar el nivel de oxígeno dentro de las células musculares.

Para repasar en casa

¿Qué es la respiración y qué factores influyen sobre ella?

- La respiración proporciona oxígeno a las células para la respiración aeróbica y elimina los desechos de dióxido de carbono.
- El intercambio de gases ocurre por difusión a través de una superficie respiratoria, que es una membrana delgada y húmeda.
- El área de una superficie respiratoria y los gradientes de presión parcial a través de ella influyen en la velocidad del intercambio. La ventilación y las proteínas respiratorias ayudan a mantener los gradientes de presión parcial pronunciados y así mejoran el intercambio de gases.

- La elevación de la temperatura del agua, la reducción de la velocidad de los arroyos y los contaminantes orgánicos reducen el oxígeno disponible para las especies acuáticas.
- Conexión con Florecimiento de algas 22.5.

Cualquier animal puede tolerar únicamente un tiempo limitado de condiciones ambientales. Para los animales acuáticos, el contenido de oxígeno disuelto en agua (DO, por sus siglas en inglés) es uno de los factores más importantes que afectan su supervivencia. Se disuelve más oxígeno en el agua fresca que fluye rápidamente, que en el agua más cálida y en calma. Cuando la temperatura del agua aumenta o el agua se estanca, las especies acuáticas con altas necesidades de oxígeno se sofocan (figura 39.4).

A medida que bajan los niveles de oxígeno en el agua, también lo hace la biodiversidad. La contaminación puede hacer que disminuya el DO. Un lago enriquecido con escorrentía que contiene abono o aguas residuales ofrecen un estímulo nutricional para las bacterias aeróbicas que viven en el fondo del lago. Las bacterias descomponen materia. A medida que sus poblaciones crecen, emplean cada vez más cantidades de oxígeno, de manera que la cantidad disponible para otras especies disminuye vertiginosamente. Lo mismo puede ocurrir después de que los fertilizantes ricos en fosfatos o ricos en nitrógeno provocan un florecimiento de algas, o sea una explosión poblacional de protistas tales como los dinoflagelados (sección 22.5). Los protistas se multiplican rápidamente y luego mueren. Su descomposición agota el oxígeno del agua.

En los lagos y arroyos de agua dulce, las larvas acuáticas de las efímeras y las ninfas son los primeros invertebrados en desaparecer cuando los niveles de oxígeno disminuyen. Estas larvas de insectos son depredadores activos que requieren una cantidad considerable de oxígeno. Los caracoles con branquias también desaparecen. La desaparición de estos invertebrados tiene efectos en cascada sobre los peces que se alimentan de ellos. Algunos peces son afectados más directamente. La trucha y el salmón tienen una intolerancia especial a los bajos niveles de oxígeno. Las carpas (incluyendo el koi o carpa japonesa y las carpas doradas) se encuentran entre los más tolerantes a la disminución del oxígeno; sobreviven incluso en estanques cálidos ricos en algas o peceras para carpas diminutas.

Cuando los niveles de oxígeno caen por debajo de cuatro partes por millón, ningún pez puede sobrevivir.

Las sanguijuelas prosperan a medida que la mayoría de sus competidores invertebrados desaparecen. En las aguas con concentración de oxígeno más escasa, a menudo los anélidos conocidos como *Tubifex* son los únicos animales que existen. Son de color rojo a causa de las grandes cantidades de hemoglobina. En comparación a la hemoglobina de la mayoría de los organismos, la hemoglobina del *Tubifex* está optimizada para unirse al oxígeno cuando los niveles de este gas son bajos. Una gran afinidad por el oxígeno les permite a estos gusanos explotar los hábitats con pocas cantidades de este gas, tales como los sedimentos en lagos profundos, donde la comida es abundante y son escasos tanto los competidores como los depredadores.

Figura 39.4 La muerte de los peces. Cuando el nivel de oxígeno en el agua disminuye, los peces y otros organismos se pueden asfixiar.



■ Los invertebrados surgieron en el agua pero algunos grupos desarrollaron órganos respiratorios que les permitieron respirar aire.

■ Conexión con Planos corporales de los animales 25.1.

Intercambio integumentario

Algunos invertebrados no tienen ningún órgano respiratorio (figura 39.5a,b). Las esponjas, los cnidarios, los platelmintos y las lombrices de tierra son algunos ejemplos. Esos animales viven en ambientes acuáticos o ambientes terrestres continuamente húmedos y dependen del **intercambio integumentario**, o sea la difusión de los gases a través de sus superficies corporales exteriores, o integumentos. Los animales que dependen de este método de intercambio de gases por lo regular son pequeños y planos, o cuando son más grandes, tienen células que se encuentran acomodadas en capas delgadas. El intercambio integumentario también complementa los efectos de los órganos respiratorios en muchos invertebrados que tienen branquias, e incluso en algunos vertebrados.

Las branquias de los invertebrados

Las **branquias** son órganos respiratorios filamentosos que aumentan la superficie disponible para el intercambio de gases en la gran mayoría de los animales acuáticos. Los vasos sanguíneos de los filamentos de las branquias obtienen el oxígeno y lo distribuyen por todo el cuerpo.

La mayoría de los moluscos acuáticos acarrear agua a la cavidad del manto, donde fluye a través una branquia (como se mostró anteriormente en las figuras 25.23, 25.25 y 25.26). En algunas babosas de mar, las branquias son visibles sobre la superficie del cuerpo (figura 39.5c).

Muchos artrópodos acuáticos como las langostas y los cangrejos tienen branquias en forma de plumas dentro de sus exoesqueletos, donde sus delicados tejidos están protegidos de cualquier daño. Las branquias evolucionaron a partir de las patas para caminar.

Caracoles con pulmones

Los caracoles y las babosas que pasan algún tiempo sobre tierra tienen un pulmón aparte de, o en adición a, sus branquias. Un **pulmón** es un órgano respiratorio en forma de saco. Dentro de él, tubos ramificados entregan el aire a una superficie respiratoria irrigada por muchos vasos sanguíneos. En los caracoles y las babosas, puede abrirse un poro al lado del cuerpo para permitir que el aire se introduzca al pulmón y puede cerrarse para conservar el agua (figura 39.6).

Tubos traqueales y pulmones tipo libro

Los invertebrados terrestres que respiran aire con mayor eficiencia son los insectos y los arácnidos, como las arañas. Tienen un integumento rígido que ayuda a conservar el agua pero que también bloquea el intercambio de gases.

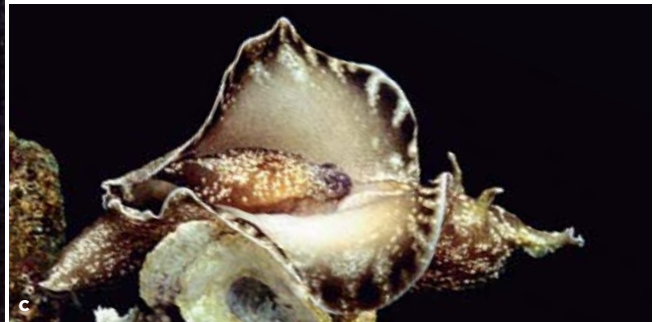
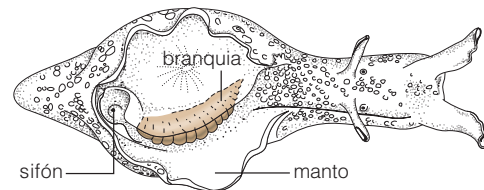


Figura 39.5 Respiración en el agua. (a) Una medusa y (b) un platelminto marino no tienen órganos respiratorios. Todas las células en esos animales se encuentran bajo la superficie del cuerpo, de modo que el intercambio de gases tiene lugar por difusión a través de esa superficie.

(c) Las branquias de la babosa de mar *Aplysia*, un molusco. Tener branquias incrementa el área superficial para el intercambio de gases. Los vasos sanguíneos que corren a través de las branquias conducen los gases hacia y desde los tejidos del cuerpo.



Figura 39.6 Un caracol terrestre (*Helix aspersa*) con la abertura que conduce a su pulmón visible a la izquierda. Compara con la figura 25.24.

Los insectos y algunas arañas tienen un **sistema traqueal** que se compone de tubos llenos de aire que se ramifican repetidamente y están reforzados con quitina.

Los tubos traqueales comienzan en los espiráculos, pequeñas aberturas a través del integumento (figura 39.7). Por lo regular, hay un par de espiráculos por segmento, uno a cada lado del cuerpo y pueden abrirse o cerrarse para regular la cantidad de oxígeno que entra al cuerpo. Las sustancias que obstruyen los espiráculos se utilizan como insecticidas. Por ejemplo, los aceites utilizados para horticultura que se dispersan sobre los árboles frutales eliminarán a los insectos, pulgones y ácaros mediante la obstrucción de sus espiráculos.

En los extremos o puntas de las ramificaciones traqueales más finas hay un poco de líquido en el cual se disuelven los gases. Las puntas de los tubos bronquiales del insecto son adyacentes a las células del cuerpo, y el oxígeno junto con el dióxido de carbono se difunden entre estos tubos y los tejidos. Debido a que los tubos traqueales terminan cerca de las células, los insectos no tienen necesidad de una proteína respiratoria como la hemoglobina para transportar los gases.

Algunos insectos pueden forzar el aire hacia dentro y hacia fuera de los tubos traqueales. Por ejemplo, cuando se contraen los músculos abdominales del saltamontes, los órganos presionan sobre los tubos traqueales flexibles y obligan al aire a ir hacia el exterior de ellos. Cuando estos músculos se relajan, la presión sobre los tubos traqueales disminuye, los tubos se ensanchan y el aire entra en los mismos.

Algunas arañas tienen uno o dos **pulmones tipo libro** en adición o en lugar de los tubos traqueales. En un pulmón tipo libro, el aire y la sangre intercambian gases a través de delgadas hojas de tejido (figura 39.8). La hemocianina de la sangre de una araña obtiene oxígeno y se vuelve de color azul verdoso a medida que pasa a través de un pulmón tipo libro. Entrega el oxígeno y se vuelve incolora en los tejidos del cuerpo.

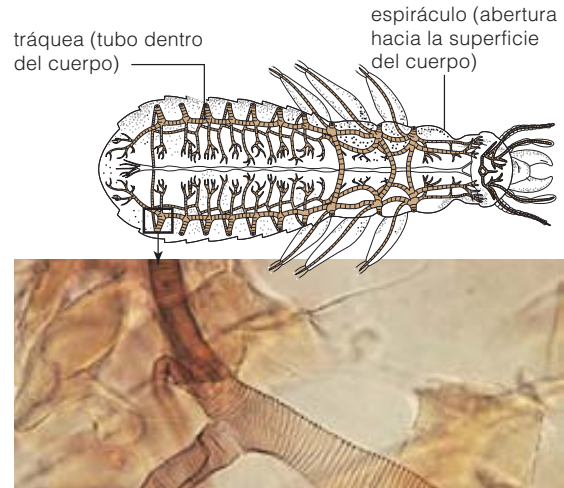


Figura 39.7 Sistema traqueal de un insecto. Los anillos de quitina refuerzan las ramificaciones, tubos llenos de aire en esos sistemas respiratorios.

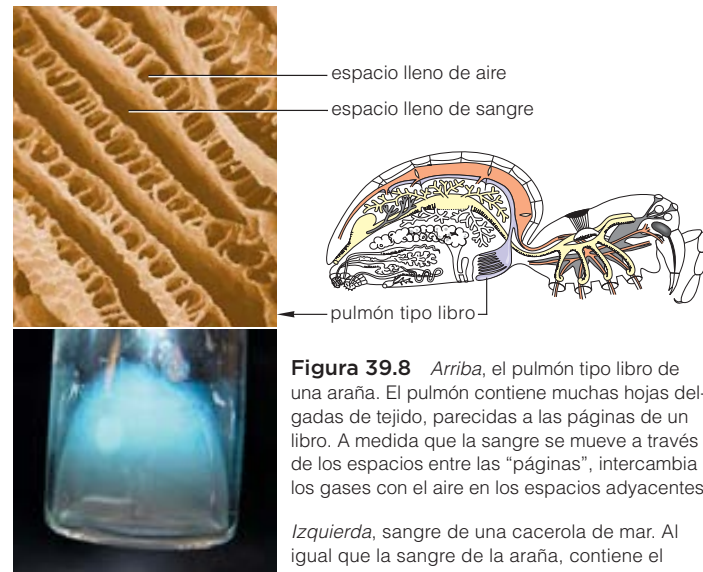


Figura 39.8 Arriba, el pulmón tipo libro de una araña. El pulmón contiene muchas hojas delgadas de tejido, parecidas a las páginas de un libro. A medida que la sangre se mueve a través de los espacios entre las "páginas", intercambia los gases con el aire en los espacios adyacentes.

Izquierda, sangre de una cacerola de mar. Al igual que la sangre de la araña, contiene el pigmento respiratorio hemocianina, que toma una coloración azul verdosa cuando transporta oxígeno.

Para repasar en casa

¿Cómo intercambian gases los invertebrados con su medio ambiente?

- Algunos invertebrados no tienen órganos respiratorios e intercambian los gases a través de la pared de su cuerpo. Este proceso también complementa la acción de las branquias en muchos invertebrados.
- Las branquias son órganos filamentosos que aumentan la superficie para el intercambio gaseoso en los hábitats acuáticos. Los vasos sanguíneos corren a través de los filamentos de las branquias.
- Algunos caracoles terrestres tienen un pulmón en la cavidad del manto. Los artrópodos terrestres tienen tubos traqueales o pulmones tipo libro, órganos respiratorios que llevan el aire profundamente al interior de sus cuerpos.

39.4 La respiración de los vertebrados

- Los peces utilizan las branquias para extraer el oxígeno del agua; los vertebrados en tierra obtienen el oxígeno del aire que entra a sus pulmones.
- Conexión con Colonización de la tierra 26.5.

Las branquias de los peces



cubierta de las branquias

Todos los peces tienen aberturas branquiales que se abren a través de la faringe (la región de la garganta). En los peces agnatos y los peces cartilagosos, las ranuras branquiales son visibles desde el exterior, pero los peces óseos tienen una cubierta branquial que las oculta (figura 39.9a).

En todos los peces, la respiración ocurre cuando el agua fluye dentro de la boca, entra a la faringe y posteriormente se mueve al exterior del cuerpo a través de las ranuras branquiales. Algunos tiburones nadan constantemente con su boca abierta, de manera que el agua fluye de manera pasiva a través de sus branquias. Sin embargo, la mayoría de los peces transportan el agua de manera activa a través sus branquias. Un pez óseo absorbe agua al abrir su boca, cerrar las cubiertas de sus branquias y contraer los músculos que agrandan la cavidad oral (figura

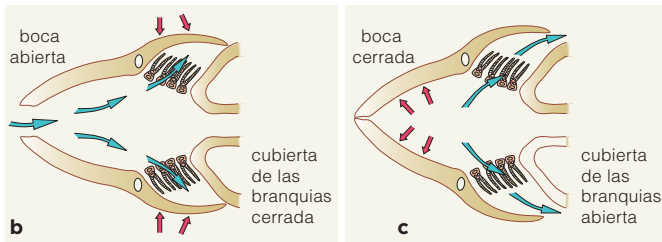
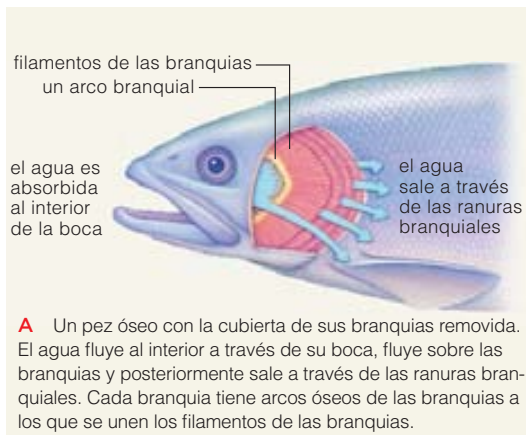
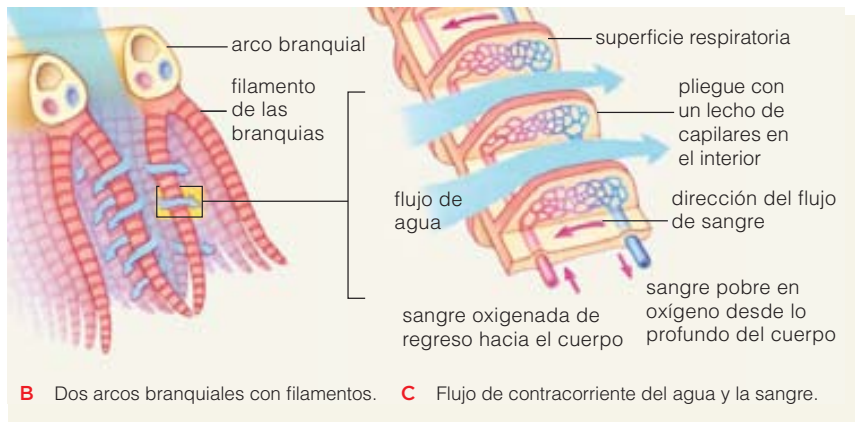


Figura 39.9 (a) Ubicación de la cubierta de las branquias en un pez óseo. (b) El agua es absorbida por la boca y a través las branquias cuando un pez cierra las cubiertas de éstas, abre su boca y expande su cavidad oral. (c) El agua se desplaza al exterior cuando el pez cierra su boca, abre las cubiertas de sus branquias y expulsa el agua que pasa por sus branquias.



A Un pez óseo con la cubierta de sus branquias removida. El agua fluye al interior a través de su boca, fluye sobre las branquias y posteriormente sale a través de las ranuras branquiales. Cada branquia tiene arcos óseos de las branquias a los que se unen los filamentos de las branquias.



B Dos arcos branquiales con filamentos. **C** Flujo de contracorriente del agua y la sangre.

Figura 39.10 Animada Estructura y función de las branquias de un pez óseo.

39.9b). El agua es obligada a salir cuando el pez cierra su boca, abre la cubierta de las branquias y contrae los músculos que hacen más pequeña la cavidad oral (figura 39.9c).

Si pudieras quitar la cubierta de las branquias de un pez óseo, verías que las mismas branquias se componen de arcos branquiales óseos, cada uno de los cuales contiene muchos filamentos branquiales unidos (figura 39.10a,b). Cada filamento branquial da cabida a muchos lechos capilares donde se intercambian los gases con la sangre.

La sangre de un vaso capilar de las branquias y el agua que pasa por los filamentos branquiales se mueven en direcciones opuestas (figura 39.10c). El resultado es un **intercambio a contracorriente**, en el cual los dos fluidos intercambian sustancias mientras fluyen en direcciones contrarias. La sangre pobre en oxígeno se introduce en un capilar y viaja pasando el agua con un contenido de oxígeno creciente. Debido a que estos fluidos viajan en direcciones opuestas, su contenido de oxígeno nunca se puede igualar, como ocurriría si fluyeran en la misma dirección. Como resultado, el oxígeno se difunde desde el agua hacia la sangre a todo lo largo del capilar.

Evolución del par de pulmones

Los primeros pulmones de los vertebrados surgieron de las bolsas de las paredes intestinales en algunos peces óseos. Tales pulmones pueden haber ayudado a estos peces a sobrevivir durante recorridos cortos sobre la tierra. Las branquias habrían sido inútiles en el aire: sin agua para mantenerlas a flote y conservarlas húmedas, las branquias se colapsarían bajo su propio peso y se secarían. Los pulmones se convirtieron en un elemento de importancia creciente a medida que los tetrápodos acuáticos pasaban más tiempo sobre la tierra (sección 26.5).

Las larvas de los anfibios tienen branquias externas. Con mucha frecuencia, a medida que se desarrolla el animal, estas branquias desaparecen y son reemplazadas por un par de pulmones. Los anfibios también intercambian algunos gases a través de sus superficies corporales de piel delgada. En todos los anfibios, la mayoría del dióxido de carbono que se forma durante la respiración aeróbica abandona al cuerpo a través de la piel.



Figura 39.11 Animada Cómo respira una rana.

Las ranas tienen una par de pulmones. Inhalan cuando deprimen o abaten el fondo de la boca, lo que lleva el aire al interior a través de sus fosas nasales. Luego cierran sus fosas y levantan el fondo de la boca y garganta, para impulsar el aire hacia el interior de los pulmones (figura 39.11).

Los reptiles, las aves y los mamíferos (amniotas) tienen piel a prueba de agua y no poseen branquias cuando son adultos. El intercambio de gases ocurre en su par de bien desarrollados pulmones. La contracción de los músculos del pecho lleva aire a través de las vías aéreas y al interior de los pulmones.

En los reptiles y los mamíferos, el intercambio de gases ocurre en sacos ubicados en los extremos de las vías aéreas más pequeñas. En las aves, no existen tales “extremos” dentro del pulmón. Las aves tienen pulmones pequeños y rígidos que no se expanden y contraen cuando el ave respira. En su lugar, los sacos de aire unidos a los pulmones se inflan y desinflan. Toma dos respiraciones mover el aire a través de este sistema (figura 39.12). El aire rico en oxígeno fluye a través de diminutos tubos presentes en el pulmón tanto durante las inhalaciones como las exhalaciones. El epitelio de estos tubos es la superficie respiratoria. El movimiento continuo del aire que pasa por esta superficie aumenta en gran medida la eficiencia del intercambio gaseoso.

Volveremos pronto a examinar el sistema respiratorio humano. Sus principios de funcionamiento se aplican a la mayoría de los vertebrados, aun cuando los pulmones evolucionaron de maneras diferentes entre ellos.

Para repasar en casa

¿Qué clase de sistema respiratorio tienen los vertebrados?

- La mayoría de los peces intercambian los gases con el agua que fluye a través sus branquias. La dirección del flujo sanguíneo en los capilares branquiales es opuesto al del agua que fluye. Este flujo a contracorriente ayuda al intercambio gaseoso.
- Los anfibios intercambian los gases a través de su piel y (por lo regular) en la superficie respiratoria del par de pulmones.
- Los reptiles, las aves y los mamíferos no intercambian gases a través de la piel. Dependen de su par de pulmones. Las aves tienen los pulmones más eficientes de los vertebrados. El sistema de sacos asegura que el aire se mueva constantemente a través del pulmón del ave.

A Inhalación 1

Los músculos expanden la cavidad torácica, y llevan el aire a través de las fosas nasales. Una parte del aire que fluye al interior, a través de la tráquea, se dirige a los pulmones y otra parte se dirige hacia los sacos de aire posteriores.

B Exhalación 1

Los sacos de aire anteriores se vacían. El aire de los sacos de aire posteriores se mueve hacia los pulmones.

C Inhalación 2

El aire en los pulmones se desplaza hacia los sacos de aire anteriores y es reemplazado por el aire que recientemente se ha inhalado.

D Exhalación 2

El aire en los sacos de aire anteriores se desplaza hacia el exterior del cuerpo mientras que el aire proveniente de los sacos posteriores fluye hacia los pulmones.

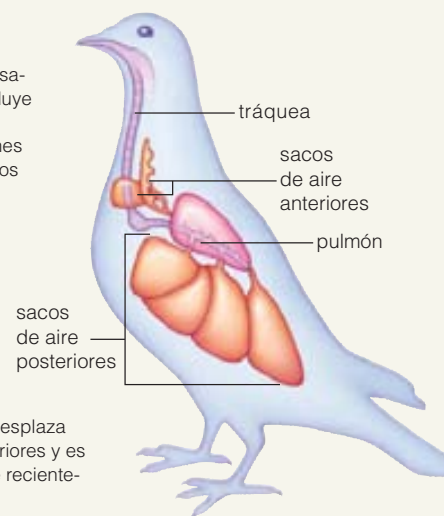
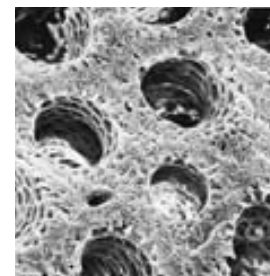


Figura 39.12 Animada Sistema respiratorio de un ave. Grandes sacos de aire elásticos unidos a dos pequeños y rígidos pulmones. La contracción y expansión de los músculos del pecho provoca que el aire fluya al interior y luego al exterior de este sistema.

El aire se introduce a través de muchos tubos de aire dentro de los pulmones y posteriormente dentro de sacos de aire. El revestimiento de los tubos de aire más diminutos, que en ocasiones se conocen como capilares aéreos, es el sitio del intercambio de gases, o sea la superficie respiratoria.

El flujo de aire a través del sistema toma más de una respiración, pero el aire viaja continuamente a través de los pulmones y sobre la superficie respiratoria. Este sistema único de ventilación soporta las altas tasas metabólicas que requieren las aves para el vuelo y otras actividades demandantes de energía.

Derecha, esta microfotografía electrónica de barrido del tejido pulmonar muestra los tubos a través de los cuales fluye el aire hacia y desde los sacos de aire. El intercambio gaseoso tiene lugar a través del revestimiento de estos tubos.



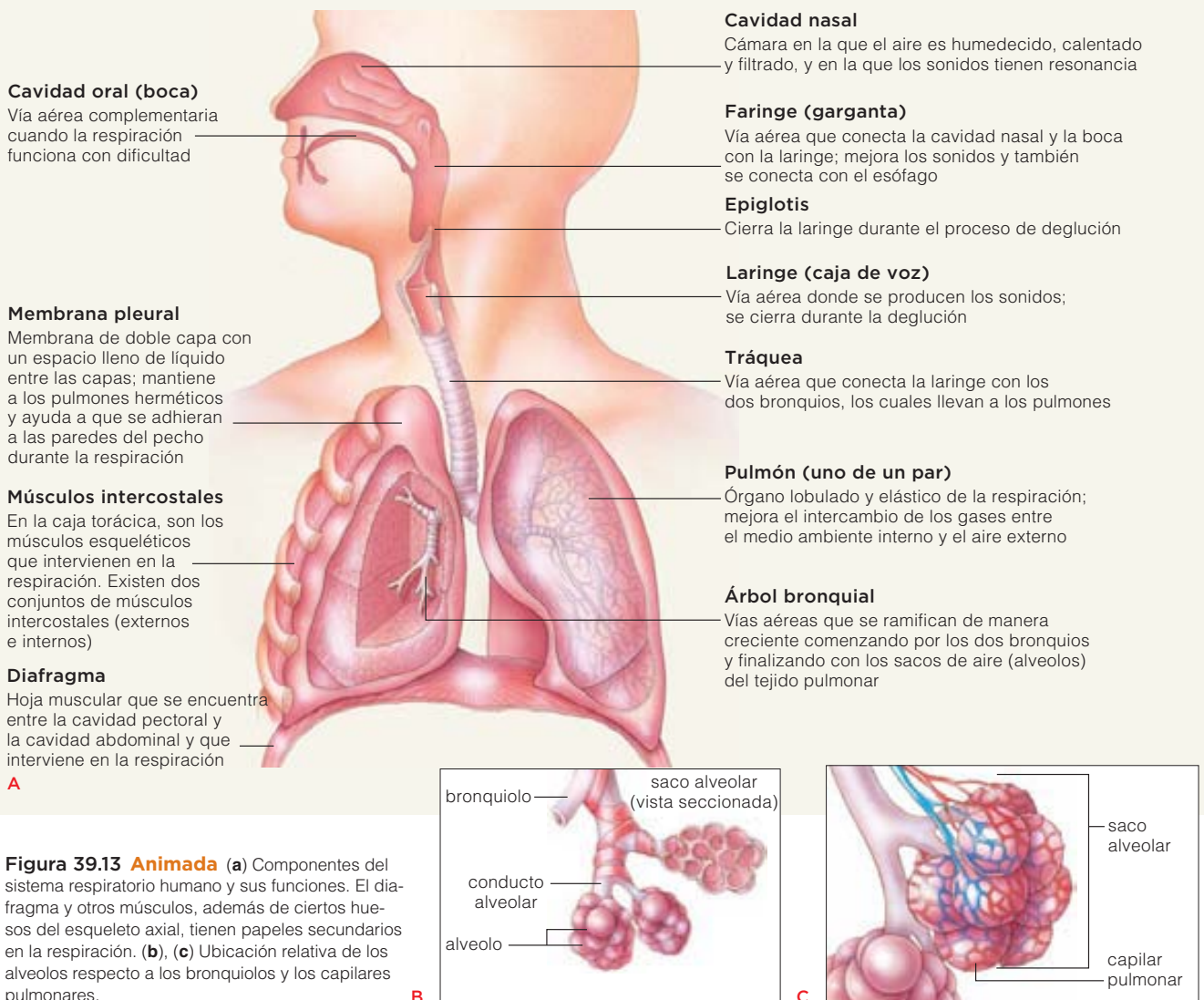
■ El sistema respiratorio humano interviene en el intercambio de gases, pero también en el habla, en el sentido del olfato y en la homeostasis.

■ Conexión con Regulación térmica 27.3.

Las múltiples funciones del sistema

La figura 39.13 muestra el sistema respiratorio humano y enumera las funciones de sus partes correspondientes. También muestra los músculos esqueléticos que ayudan a la respiración. La contracción y relajación rítmicas de estos músculos hacen que el aire se mueva al interior y al exterior de los pulmones.

El sistema respiratorio participa en el intercambio de gases, pero tiene muchas otras funciones. Podemos hablar, cantar o gritar mediante vibraciones controladas a medida que el aire se mueve y pasa por nuestras cuerdas vocales. Tenemos un sentido del olfato debido a que las moléculas aéreas estimulan los receptores olfativos ubicados en la nariz. Las células que recubren los pasajes nasales y otras vías aéreas del sistema ayudan a defender al cuerpo, ya que interceptan y neutralizan los agentes patógenos presentes en el aire. El sistema respiratorio contribuye al equilibrio ácido-base del cuerpo y a deshacerse de los desechos de dióxido de carbono. Los controles sobre la respiración incluso ayudan a mantener la temperatura corporal, debido a que la evaporación del agua a través de las vías aéreas tiene un efecto de enfriamiento.



De las vías aéreas a los alveolos

Las vías respiratorias Toma una profunda bocanada de aire. Ahora observa la figura 39.13 para que tengas una idea de hacia dónde viaja el aire en tu sistema respiratorio.

Si eres una persona saludable y te sientas en silencio, probablemente el aire entrará a través de tu nariz, en lugar de hacerlo por tu boca. A medida que el aire se mueve a través de tus fosas nasales, diminutas vellosidades filtran cualquier partícula de tamaño considerable. La mucosidad secretada por las células del epitelio nasal capturan la mayor parte de las partículas finas y los químicos presentes en el aire. Las células ciliadas del epitelio nasal también ayudan a eliminar cualquier contaminante inhalado.

El aire entra desde las fosas nasales a la cavidad nasal, donde se calienta y humedece. A continuación fluye hacia la **faringe**, o garganta. Continúa hacia la **laringe**, una vía aérea corta comúnmente conocida como la caja de voz porque se proyectan en ella un par de cuerdas vocales (figura 39.14). Cada cuerda vocal es músculo esquelético cubierto por un epitelio que secreta mucosidad. La contracción de las cuerdas vocales cambia el tamaño de la **glotis**, que es la hendidura que se encuentra entre ellas.

Cuando la glotis se encuentra completamente abierta, el aire fluye a través de ella en silencio. Cuando la contracción muscular estrecha la glotis, el flujo del aire que pasa al exterior a través de la hendidura estrechada hace que las cuerdas vocales vibren y produzcan sonidos. La tensión de las cuerdas y la posición de la laringe determinan el tono del sonido. Para tener una idea de cómo funciona esto, coloca un dedo sobre tu “manzana de Adán”, o sea el cartílago de la laringe que sobresale hacia el frente de tu cuello. Emite o canta una nota baja, seguida de una nota alta. Sentirás la vibración de tus cuerdas vocales y cómo los músculos desplazan la posición de tu laringe.

En la laringitis, el uso excesivo o una infección inflaman las cuerdas vocales. Las cuerdas hinchadas no pueden vibrar como deberían, lo que hace que sea difícil hablar.

A la entrada de la laringe se encuentra la **epiglotis**. Cuando este tejido abatible apunta hacia arriba, el aire se mueve hacia la **tráquea**. Cuando tragas algo, la epiglotis se flexiona, apunta hacia abajo y tapa la entrada de la laringe, de manera que la comida y los fluidos se introducen al esófago. El esófago conecta a la faringe con el estómago.

La tráquea se divide en un par de vías aéreas, una hacia cada pulmón, cada vía aérea es un **bronquio** (en plural, bronquios). Su revestimiento epitelial tiene muchas células ciliadas y secretoras de moco que defienden al tracto respiratorio de las infecciones. Las bacterias y las partículas aéreas se adhieren al moco. Los cilios barren el moco hacia la garganta para que sea expulsado.

El par de pulmones Los pulmones humanos son órganos que tienen forma cónica y se encuentran en la cavidad torácica, uno a cada lado del corazón. La caja torácica encierra y protege a los pulmones. Una membrana pleural con dos capas de grosor cubre la superficie exterior de los pulmones y reviste la pared de la cavidad torácica interna.

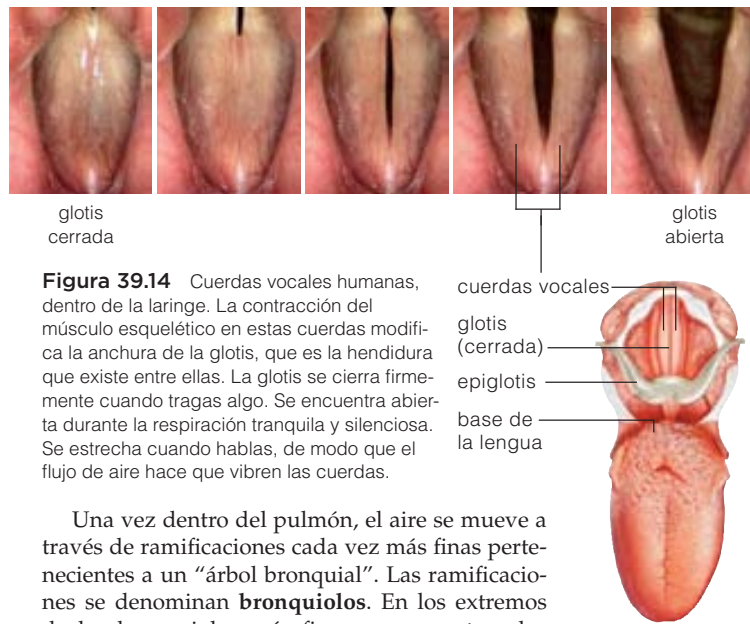


Figura 39.14 Cuerdas vocales humanas, dentro de la laringe. La contracción del músculo esquelético en estas cuerdas modifica la anchura de la glotis, que es la hendidura que existe entre ellas. La glotis se cierra firmemente cuando tragas algo. Se encuentra abierta durante la respiración tranquila y silenciosa. Se estrecha cuando hablas, de modo que el flujo de aire hace que vibren las cuerdas.

Una vez dentro del pulmón, el aire se mueve a través de ramificaciones cada vez más finas pertenecientes a un “árbol bronquial”. Las ramificaciones se denominan **bronquiolos**. En los extremos de los bronquiolos más finos se encuentran los **alveolos** respiratorios, que son pequeños sacos de aire donde se intercambian los gases (figura 39.13b,c). Cada alveolo posee una pared que tiene solamente una célula de grosor. De manera colectiva, los numerosos alveolos proporcionan una extensa superficie para el intercambio de gases. Si todos los 6 millones de alveolos que hay en tus pulmones pudieran extenderse en una sola capa ¡Podrían cubrir la mitad de una cancha de tenis!

El aire de los alveolos intercambia gases con la sangre que fluye a través de los capilares pulmonares (del latín *pulmo*, pulmón). En este punto, se ve involucrado un sistema orgánico diferente. El sistema circulatorio transporta el oxígeno a los tejidos del cuerpo y conduce el dióxido de carbono fuera de ellos.

Los músculos y la respiración Una amplia capa de músculo liso ubicada por debajo de los pulmones, llamada **diafragma**, divide el celoma en una cavidad torácica y una cavidad abdominal. De todos los músculos lisos, es el único que puede ser controlado de forma voluntaria. Puedes contraerlo al inhalar deliberadamente. El diafragma y los **músculos intercostales**, que son los músculos esqueléticos que están entre las costillas, interactúan para modificar el volumen de la cavidad torácica durante la respiración.

Para repasar en casa

¿Qué papel juegan los componentes del sistema respiratorio humano?

■ Además del intercambio de gases, el sistema respiratorio humano interviene en el sentido del olfato, en la producción de la voz, en las defensas del cuerpo, el equilibrio ácido-base y la regulación de la temperatura.

■ El aire puede entrar a través de la nariz o la boca. Fluye por la faringe (garganta) y la laringe (caja de voz) hacia una tráquea que se ramifica en dos bronquios, uno hacia cada pulmón. Dentro de cada pulmón, las vías aéreas se ramifican de manera adicional y entregan el aire a los alveolos, donde se efectúa el intercambio de gases con los capilares pulmonares.

- Las señales rítmicas desde el cerebro causan las contracciones musculares que provocan que el aire fluya hacia los pulmones.
- Conexiones con Señales autonómicas 33.8, Tallo cerebral 33.10, Quimiorreceptores 34.1.

El ciclo respiratorio

Un **ciclo respiratorio** consta de una aspiración (inhalación) y una espiración (exhalación). La inhalación siempre es activa ya que es controlada por contracciones musculares. Los cambios en el volumen de los pulmones y en la cavidad torácica durante un ciclo respiratorio alteran los gradientes de presión entre el aire que se encuentra dentro y el que está fuera del tracto respiratorio (figuras 39.15 y 39.16).

Cuando inhalas, el diafragma se aplana y se mueve hacia abajo, los músculos intercostales externos se contraen y levantan la caja torácica hacia arriba y hacia afuera (figura 39.15a). A medida que la cavidad torácica se expande, también lo hacen los pulmones. La presión en los alveolos cae por debajo de la presión atmosférica y el aire fluye siguiendo el gradiente de presión hacia el interior de las vías aéreas.

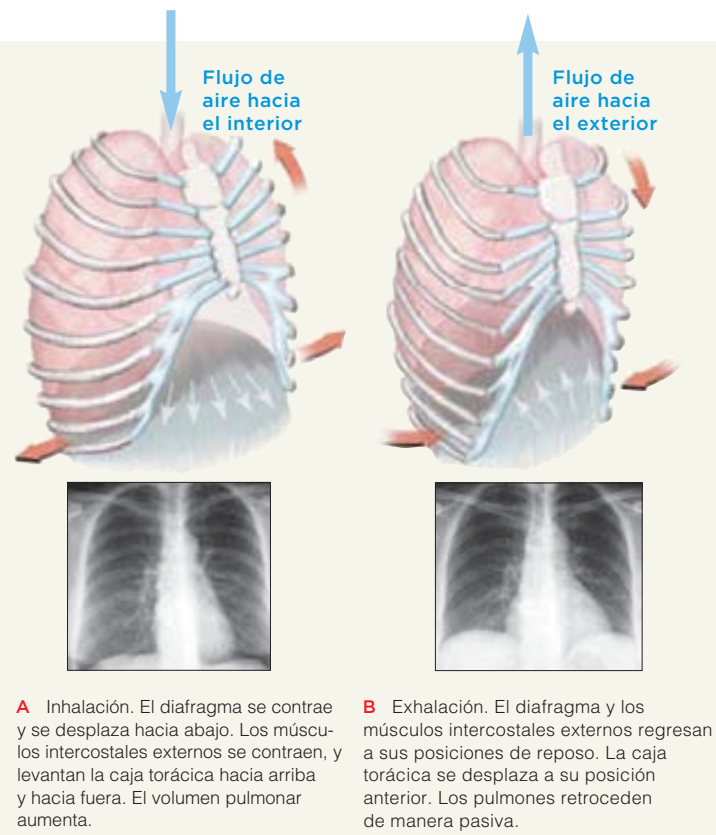


Figura 39.15 Animada Cambios en el tamaño de la cavidad torácica durante un ciclo respiratorio sencillo. La imagen radiográfica revela cómo la inhalación y la exhalación cambian el volumen pulmonar.

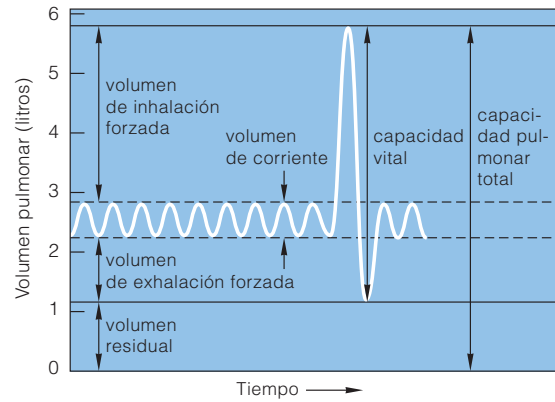


Figura 39.16 Animada Volúmenes respiratorios. En la respiración normal, los pulmones mantienen 2.7 litros al terminar la inhalación y 2.2 litros al final de la exhalación; el volumen de corriente de aire que entra y sale es de 0.5 litros. Los pulmones nunca se desinflan por completo. Cuando el aire fluye al exterior y el volumen pulmonar es bajo, la pared de las vías aéreas más pequeñas se colapsa y evita una pérdida de aire adicional.

La exhalación es por lo regular pasiva. Cuando los músculos que provocan la inhalación se relajan, los pulmones retroceden pasivamente y el volumen pulmonar disminuye. Esto comprime los sacos alveolares, elevando la presión del aire dentro de ellos. El aire se mueve siguiendo el gradiente de presión, fuera de los pulmones (figura 39.15b).

La exhalación es activa solamente cuando te ejercitas vigorosamente o intentas de manera consciente expulsar más aire. Durante la exhalación activa, los músculos intercostales internos se contraen, jalen a la pared torácica hacia adentro y hacia abajo. Al mismo tiempo, los músculos de la pared abdominal se contraen. La presión abdominal se incrementa y ejerce una fuerza dirigida hacia arriba sobre el diafragma. El volumen de la cavidad torácica disminuye más de lo normal y un poco más de aire es forzado hacia el exterior.

La fuerza dirigida hacia arriba sobre el diafragma es también la razón de que funcione la **maniobra de Heimlich** (figura 39.17). Al realizar este procedimiento se puede salvar la vida de una persona que se esté atragantando con objeto extraño. Una persona atragantada puede tener comida o algún otro objeto atrapado en su tráquea. Al hacer presión hacia arriba sobre el abdomen superior de la persona que se está asfixiando, el rescatista eleva la presión intra-abdominal, lo que obliga al diafragma de la víctima a ir hacia arriba. La fuerza del aire que se desplaza fuera de los pulmones hacia la tráquea puede destrabar el alimento, lo que permite que la víctima vuelva a respirar normalmente.

Volúmenes respiratorios

El volumen máximo de aire que pueden mantener los pulmones, o volumen pulmonar total, es en promedio de 5.7 litros en los hombres y 4.2 litros en las mujeres. Por lo regular, los pulmones están llenos a menos de la mitad de su capacidad. La **capacidad vital**, el volumen máximo de aire que puede desplazarse hacia adentro y hacia fuera en un ciclo: es una medida de la salud de los pulmones. El **volumen de corriente** (el volumen que fluye hacia adentro y hacia afuera

en un ciclo respiratorio normal) es de aproximadamente 0.5 litros (figura 39.16). Tus pulmones nunca se desinflan por completo; de modo que el aire que está dentro de ellos siempre es una mezcla de aire fresco recién inhalado y “aire viciado” que se deja como remanente de la exhalación anterior. Aun así, se tiene mucho oxígeno para el intercambio.

Control de la respiración

Las neuronas en la médula oblonga del tallo cerebral sirven como centro de control de la respiración. Cuando descansas, estas neuronas emiten potenciales de acción espontáneos con una frecuencia de 10 a 14 veces por minuto. Los nervios conducen estas señales hacia el diafragma y los músculos intercostales, provocando las contracciones que producen la inhalación. Entre cada potencial de acción, los músculos se relajan y se produce la exhalación.

Los patrones de respiración se modifican con el nivel de la actividad. Cuando estás más activo, las células musculares aumentan su velocidad de respiración aeróbica y producen más CO_2 . Este CO_2 entra la sangre, donde se combina con el agua y forma ácido carbónico (sección 39.7). El ácido se disocia y los niveles de H^+ se elevan en la sangre y en el líquido cefalorraquídeo. Los quimiorreceptores ubicados dentro de la médula oblonga y en las paredes de la arteria carótida y la aorta detectan el cambio. Estos receptores envían la señal al centro respiratorio, que a su vez solicita cambios en el patrón respiratorio (figura 39.18).

Los quimiorreceptores que se hallan en las arterias carótidas también indican a la médula oblonga cuando la presión parcial del O_2 en la sangre arterial cae por debajo de un nivel peligroso para la vida, equivalente a 60 mm Hg. Por lo regular, la presión parcial de O_2 no cae tan bajo. Este mecanismo de control solamente tiene valor para la supervivencia a grandes altitudes y durante enfermedades pulmonares graves.

Los reflejos como el de deglución o la tos pueden detener brevemente la respiración. Los patrones de respiración también pueden ser deliberadamente alterados, como cuando contienen tu respiración para bucear, o interrumpes el ritmo normal de respiración para hablar. Además, las órdenes provenientes de los nervios simpáticos pueden hacer que respires con más rapidez, cuando te encuentras atemorizado (sección 33.8).

Para repasar en casa

¿Qué ocurre cuando respiramos?

- La inhalación siempre es un proceso activo. La contracción del diafragma y de los músculos intercostales externos aumentan el volumen de la cavidad torácica. Esto disminuye la presión del aire en los alveolos por debajo de la presión atmosférica, de manera que el aire se mueve hacia el interior.
- La exhalación por lo regular es pasiva. A medida que los músculos se relajan, la cavidad torácica se encoge de nuevo, la presión del aire en los alveolos se eleva por arriba de la presión atmosférica y el aire se mueve hacia el exterior.
- Sólo parte del aire en los pulmones es reemplazado en cada respiración. Los pulmones nunca se encuentran completamente vacíos de aire.
- El cerebro controla la frecuencia y la profundidad de la respiración.

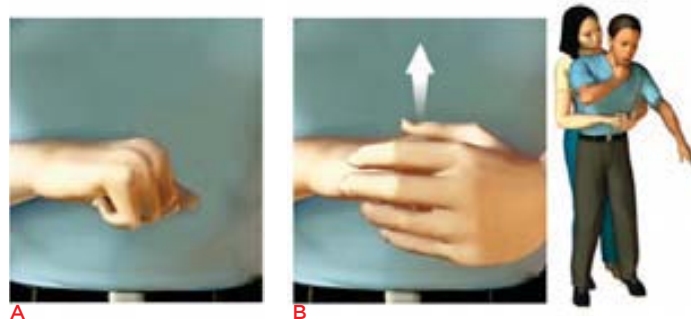


Figura 39.17 Animada Cómo realizar la maniobra de Heimlich en una persona adulta que se esté ahogando.

1. Determina si la persona en realidad se está ahogando por un cuerpo extraño; una persona que tiene un objeto atorado en su tráquea no puede toser o hablar.
2. Colócate de pie detrás de la persona y pon uno de tus puños debajo de su caja torácica, justo por arriba de su ombligo, con tu dedo pulgar apuntando hacia adentro como puedes observar en la imagen (a).
3. Cubre tu puño con tu otra mano y empuja con fuerza hacia adentro y hacia arriba simultáneamente con ambos puños como puedes ver en la imagen (b). Repite la acción hasta que el objeto sea expulsado.

ESTÍMULO

La concentración del CO_2 y la acidez se elevan en la sangre y el líquido cefalorraquídeo.

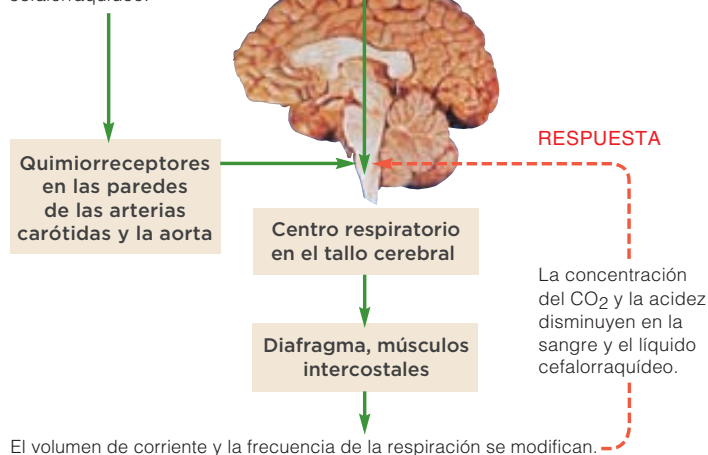


Figura 39.18 Respuesta respiratoria a niveles elevados de actividad. Un aumento en la actividad eleva la salida del CO_2 . También hace que la sangre y el líquido cefalorraquídeo se vuelvan más ácidos. Los quimiorreceptores de los vasos sanguíneos y la médula detectan los cambios y envían una señal al centro respiratorio del cerebro, también en el tallo cerebral.

En respuesta, el centro respiratorio envía una señal al diafragma y a los músculos intercostales. Las señales solicitan alteraciones en la frecuencia e intensidad de la respiración. Se expulsa el exceso de CO_2 , lo que ocasiona que tanto el nivel de este gas como la acidez disminuyan. Los quimiorreceptores detectan la disminución y envían una señal al centro respiratorio, de manera que la respiración se ajusta en consecuencia.

39.7 Transporte e intercambio de gases

- Los gases se intercambian por difusión en los alveolos.
- Los glóbulos rojos intervienen en el transporte tanto del oxígeno como del dióxido de carbono.
- Conexiones con Hemoglobina 3.6, Glóbulos rojos 37.2.

La membrana respiratoria

Los gases se difunden entre un alveolo y un capilar pulmonar en la **membrana respiratoria** de los pulmones. Esta delgada membrana está compuesta por el epitelio alveolar, el endotelio capilar y las membranas basales fusionadas de los alveolos y capilares (figura 39.19). Las secreciones mantienen el lado alveolar de la membrana respiratoria humedecido, de manera que los gases se pueden difundir rápidamente a través de ella.

El O_2 y el CO_2 se difunden de manera pasiva a través de la membrana respiratoria. Por lo tanto, la dirección neta del movimiento de estos gases depende de los gradientes de presión parcial a través de la membrana. El flujo de aire hacia dentro y hacia afuera de los pulmones y el flujo de sangre a través de los capilares pulmonares mantienen altos los gradientes de presión parcial del O_2 y el CO_2 .

Transporte de oxígeno

El aire inhalado que alcanza a los alveolos contiene una gran cantidad de O_2 en comparación con la sangre de los capilares pulmonares. Como resultado, el O_2 de los pulmones tiende a difundir hacia el plasma sanguíneo que se halla dentro de los capilares pulmonares y posteriormente hacia los glóbulos rojos.

Una cantidad tan grande como de 30 millones de millones de glóbulos rojos circulan en tu sangre. Cada uno de ellos contiene muchos millones de moléculas de hemoglobina. Recuerda que la molécula de hemoglobina se compone de cuatro cadenas polipeptídicas, cada una de las cuales se encuentra asociada a un grupo hemo (figura 39.20a). Cada grupo hemo contiene un átomo de hierro que se une de manera reversible al O_2 . La hemoglobina unida al oxígeno se conoce como **oxihemoglobina**, o HbO_2 .

Cerca del 98.5% del oxígeno que inhalas se une a grupos hemo de hemoglobina. La cantidad de HbO_2 que se forma en un intervalo dado depende de la presión parcial del O_2 . Entre mayor sea la presión parcial del O_2 , más HbO_2 se formará.

El grupo hemo se une al O_2 débilmente. Libera O_2 en lugares donde la presión parcial del O_2 es mucho menor que la que se encuentra en los alveolos. Esto es cierto en los tejidos metabólicamente activos, como se muestra mediante los cuadros coloreados en rosa en la figura 39.21. Otros factores que fomentan la liberación del O_2 del grupo hemo, como la temperatura alta, el pH bajo, y la presión parcial de CO_2 alta, también son típicos de estos tejidos.

La mioglobina, que también es una proteína respiratoria que contiene hierro, ayuda al músculo cardíaco y a algunos músculos esqueléticos a almacenar oxígeno. Estructuralmente, la mioglobina se parece a la globina de la hemoglobina, pero posee una mayor afinidad por el oxígeno (figura 39.20b). El O_2 que la hemoglobina cede cerca de una célula de músculo cardíaco se difunde hacia el interior de la célula y se une a la mioglobina que se halla dentro de ella. Cuando el flujo sanguíneo no puede satisfacer el aumento en las necesidades de O_2 de una célula, como ocurre durante los periodos de ejercicio intenso, la mioglobina libera O_2 , lo que permite a las mitocondrias seguir fabricando ATP.

Transporte del dióxido de carbono

El dióxido de carbono difunde en los capilares sanguíneos y en cualquier tejido donde su presión parcial sea mayor que la que se encuentra en la sangre. Éste es el caso en los tejidos metabólicamente activos, como se muestra en los cuadros de color azul en la figura 39.21.

El dióxido de carbono es transportado hacia los pulmones de tres formas. Aproximadamente 10% permanece disuelto en el plasma. Otro 30% se liga de manera reversible con la hemoglobina y forma carbamino hemoglobina ($HbCO_2$). Sin embargo, la mayoría del CO_2 que se difunde en el plasma (60%) es transportado en forma de bicarbonato (HCO_3^-).



Figura 39.19 Acercamiento visual a la membrana respiratoria de los pulmones humanos.

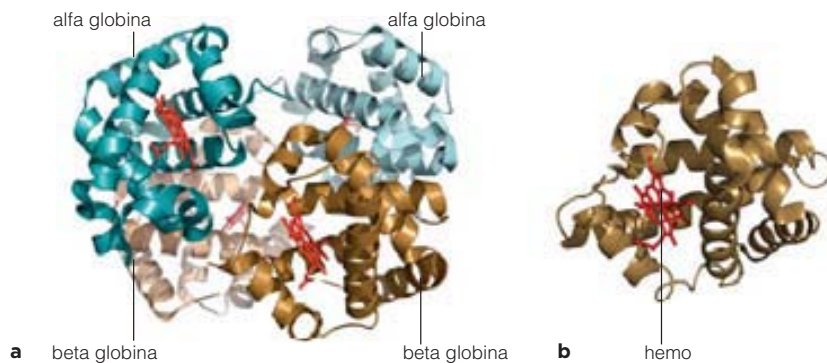


Figura 39.20 (a) Estructura de la hemoglobina, la proteína transportadora de oxígeno de los glóbulos rojos. Se compone de cuatro cadenas de globina, cada una asociada con un grupo hemo que contiene hierro, que se presenta en color rojo.

(b) La mioglobina, una proteína almacenadora de oxígeno en las células musculares. Su cadena simple se asocia con un grupo hemo. En comparación con la hemoglobina, la mioglobina tiene una afinidad mayor por el oxígeno, de manera que ayuda a acelerar la transferencia de oxígeno desde la sangre hasta las células musculares.

¿Cómo se forma el bicarbonato? El dióxido de carbono se combina primero con agua, para formar ácido carbónico (H_2CO_3). Este compuesto se separa en bicarbonato y H^+ :



Los glóbulos rojos contienen **anhidrasa carbónica**, que es una enzima que cataliza la reacción anterior. El bicarbonato que se forma en los glóbulos rojos se difunde en el plasma, mientras que la mayor parte del H^+ se une a la hemoglobina.

Cuando los glóbulos rojos alcanzan los capilares alveolares (donde la presión parcial del CO_2 es relativamente baja) la reacción se invierte, y se forma agua y CO_2 . El CO_2 se difunde en el aire de un alveolo y es exhalado.

La amenaza del monóxido de carbono

El **monóxido de carbono** (CO) es un gas incoloro e inodoro. Se encuentra presente en el humo de los cigarrillos y en la combustión de los combustibles fósiles. La hemoglobina tiene una afinidad más alta por el CO que por el O_2 . Cuando se acumula en el aire, el CO ocupa los sitios de unión del O_2 en la hemoglobina, impide el transporte del O_2 y causa envenenamiento. A medida que los tejidos son privados de oxígeno, surgen náuseas, dolores de cabeza, confusión, mareos y debilidad. En Estados Unidos, el envenenamiento accidental por CO causa la muerte aproximadamente a 500 personas anualmente. Para minimizar los riesgos, asegúrate de los aparatos que queman combustible se encuentren con una ventilación adecuada hacia el exterior e instala un detector de monóxido de carbono.

Para repasar en casa

¿Cómo se transportan los gases en la sangre?

■ La mayor parte del oxígeno en la sangre se une a la hemoglobina, la cual se une al oxígeno en los alveolos donde la presión parcial de oxígeno es alta y para luego liberarlo en los tejidos donde la presión parcial de oxígeno es menor.

■ La mayor parte del dióxido de carbono es transportado en la sangre en forma de bicarbonato, que se forma casi en su totalidad mediante acción enzimática dentro de los glóbulos rojos.

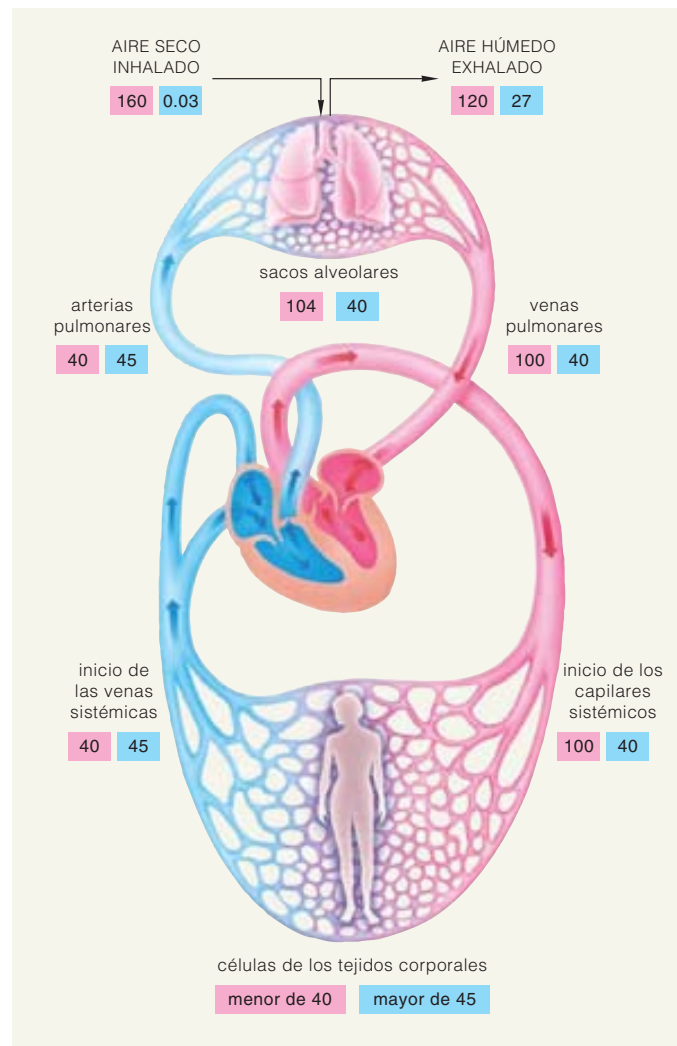


Figura 39.21 Animada Presiones parciales (en mm Hg) para el oxígeno (en cuadros color rosa) y dióxido de carbono (en cuadros color azul) en la atmósfera, la sangre y los tejidos. **Investiga:** ¿Cuál es la presión parcial del oxígeno en las arterias que transportan la sangre a los lechos capilares sistémicos?

Respuesta: 100 mm Hg

■ Los trastornos genéticos, las enfermedades infecciosas y el estilo de vida pueden incrementar el riesgo de tener problemas respiratorios.

■ Conexiones con Tuberculosis 21.8, Efectos de la marihuana 33.7.

Interrupción de la respiración Un tumor o algún otro daño a la médula oblonga del tallo cerebral pueden afectar los controles respiratorios. Puede provocar apnea, un trastorno en el cual la respiración se detiene de manera repetida y se reinicia espontáneamente, en especial durante el sueño. Con mucha frecuencia, la apnea del sueño ocurre cuando la lengua, las amígdalas o algún otro tejido blando obstruyen las vías aéreas superiores. La respiración puede interrumpirse por varios segundos muchas veces todas las noches. Esto implica la interrupción de los patrones de sueño y fatiga diurna. Aumenta el riesgo de paros cardíacos e infartos al corazón, porque cada vez que la respiración se detiene, la presión sanguínea se eleva. El cambio en las posiciones al dormir o el uso de una férula bucal o bien otras clases de dispositivos pueden ayudar en la apnea del sueño benigna. Los casos más graves requieren de la extirpación quirúrgica de los tejidos blandos que bloquean las vías aéreas.

El síndrome de muerte súbita infantil (SIDS, por las siglas en inglés de "Sudden Infant Death Syndrome") ocurre cuando un lactante no despierta de un episodio de apnea. Los lactantes que duermen sobre sus espaldas son menos vulnerables al SIDS que aquellos que duermen sobre sus estómagos. Tienen más riesgo aquellos hijos de madres fumadoras y los que fueron expuestos al humo del cigarrillo durante el embarazo.

Hannah Kinney de la Harvard Medical School reportó que una debilidad subyacente en el centro de control respiratorio puede ser fatal cuando se combina con estrés ambiental. Ella comparó los cerebros de lactantes que

murieron de SIDS con aquellos de lactantes que murieron por otras causas. Los niños con SIDS tuvieron menos receptores de serotonina en su médula oblonga. Este neurotransmisor conduce las señales entre las neuronas (sección 33.6). Las señales débiles pueden perjudicar las respuestas al estrés respiratorio potencialmente mortal.

Infecciones potencialmente mortales Aproximadamente una tercera parte de la población humana está infectada por *Mycobacterium tuberculosis*, que es el causante de la tuberculosis (sección 21.8). Esta bacteria coloniza los pulmones, pero su infección no siempre produce la enfermedad. Los portadores pueden ser identificados mediante una prueba cutánea de tuberculina. Si no son tratados, aproximadamente 10% de ellos desarrollarán la enfermedad con el tiempo. Comienzan con tos y pueden tener dolor de pecho. También pueden tener dificultad para respirar, y tos con expectoraciones sanguinolentas. Los antibióticos curan la tuberculosis, pero únicamente si son tomados regularmente durante por lo menos seis meses. Una infección activa sin tratamiento puede ser fatal.

Los pulmones también pueden ser infectados por bacterias, virus y, de manera menos frecuente, por hongos que provocan neumonía. La neumonía no es una enfermedad; es un término general utilizado para referirse a la inflamación pulmonar ocasionada por un organismo infeccioso. Sus síntomas habituales son tos, dolor en el pecho, respiración disminuida y fiebre. Un examen con rayos X puede revelar los tejidos infectados llenos de líquido y células inmunes, en lugar de aire. El tratamiento y sus resultados dependen del tipo de agente patógeno involucrado.

Enfisema y bronquitis crónica En el revestimiento del lumen de tus bronquiolos se encuentra un epitelio ciliado, productor de mucosidad (figura 39.22). Ésta es una de las variadas defensas que te protegen de las infecciones respiratorias. La irritación crónica de este revestimiento puede producir bronquitis. Con esta enfermedad respiratoria, las células epiteliales se irritan y secretan demasiado moco. El moco excesivo provoca tos y se convierte en un sitio húmedo y rico en nutrientes para que proliferen los agentes patógenos.

Los ataques iniciales de bronquitis son curables. Cuando se agravan, los bronquiolos se inflaman de manera crónica a medida que las bacterias, los agentes químicos o ambos a la vez atacan el epitelio de estas vías aéreas. Las células ciliadas del epitelio mueren, mientras que las células secretoras de mucosidad se multiplican. Además, se forma un tejido fibroso cicatrizal. Con el tiempo, las cicatrices obstruyen las vías aéreas y la respiración se hace trabajosa y difícil.

La bronquitis crónica puede conducir al enfisema. Con esta condición, las enzimas bacterianas destructoras de tejidos actúan sobre la delgada y elástica pared alveolar. A medida que se deterioran las paredes, se acumula un tejido fibroso rígido alrededor de ellas. Los alveolos se agrandan y el intercambio de gases se hace menos eficaz. Con el tiempo, los pulmones se dilatan y se vuelven rígidos, de manera que el equilibrio entre el flujo de aire y el flujo sanguíneo queda comprometido. Incluso se hace difícil realizar una respiración.

Unas 2 millones de personas en Estados Unidos actualmente padecen de enfisema, lo que provoca aproximadamente unas 100,000 muertes al año.

Cierto número de individuos están predispuestos genéticamente a desarrollar enfisema. No poseen un gen viable para la antitripsina, que es una enzima que inhibe los ataques bacterianos a los alveolos. Una dieta deficiente y resfriados persistentes o recurrentes, así como otras infecciones respiratorias pueden provocar la aparición del enfisema más

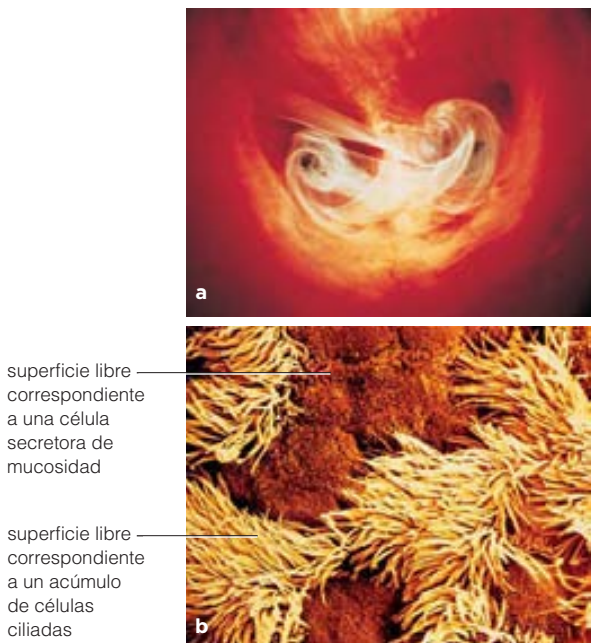


Figura 39.22 (a) Humo del cigarrillo cerca de la entrada de los bronquios que conducen a los pulmones. El humo irrita a las células ciliadas y secretoras de mucosidad que revisten las vías aéreas (b) y puede agravar la bronquitis.

Riesgos asociados con el hábito de fumar	Reducción de los riesgos al dejar el hábito de fumar
Reducción de la expectativa de vida los no fumadores viven alrededor de 8.3 años más que las personas que fuman dos cajetillas al día desde aproximadamente los 25 años de edad.	Reducción acumulativa de los riesgos; después de 10 a 15 años, las expectativas de vida de los ex fumadores se aproxima a la correspondiente a los no fumadores.
Bronquitis crónica, enfisema los fumadores tienen de 4 a 25 veces mayor riesgo de morir a causa de estas enfermedades que aquellos que no fuman.	Más oportunidades de mejorar la función pulmonar y de disminuir la velocidad del deterioro.
Cáncer pulmonar el hábito de fumar cigarrillos es la causa principal.	Después de 10 a 15 años, el riesgo se aproxima al correspondiente a los no fumadores.
Cáncer de boca existe un riesgo de 3 a 10 veces mayor entre los fumadores.	Después de 10 a 15 años, el riesgo se reduce al correspondiente a los no fumadores.
Cáncer de laringe se presenta de 2.9 a 17.7 veces con mayor frecuencia entre los fumadores.	Después de 10 años, el riesgo se reduce al correspondiente a los no fumadores.
Cáncer del esófago existe un riesgo de 2 a 9 veces mayor de morir a consecuencia de esto.	El riesgo es proporcional a la cantidad fumada; al dejar de fumar se reduciría.
Cáncer de páncreas existe un riesgo de 2 a 5 veces mayor de morir a consecuencia de esto.	El riesgo es proporcional a la cantidad fumada; al dejar de fumar se reduciría.
Cáncer de vejiga existe un riesgo de 7 a 10 veces mayor para las personas que fuman.	El riesgo disminuye de manera gradual a lo largo de 7 años hasta alcanzar el correspondiente a los no fumadores.
Enfermedad cardiovascular el hábito de fumar cigarrillos es un factor importante que contribuye a padecer ataques cardíacos, apoplejías o derrames cerebrales y aterosclerosis.	El riesgo de ataques cardíacos disminuye rápidamente, disminuye de forma más gradual en el caso de las apoplejías y los derrames cerebrales y se estabiliza para la aterosclerosis.
Impacto sobre la descendencia las mujeres que fuman durante el embarazo tienen más bebés nacidos muertos y el peso de los que nacen vivos es inferior al promedio (lo que hace a los bebés más vulnerables a las enfermedades y a la muerte).	Cuando se deja de fumar antes del cuarto mes del embarazo, se eliminan los riesgos de que un bebé nazca muerto y de que tenga menor peso al nacer.
Debilitamiento de las funciones del sistema inmune se presentan más respuestas alérgicas, así como la destrucción de las células defensoras o glóbulos blancos (macrófagos) en el tracto respiratorio.	Se puede prevenir evitando el hábito de fumar.
Cicatrización ósea los huesos fracturados o segmentados quirúrgicamente pueden tardar 30% más tiempo en sanar en las personas que fuman, posiblemente debido a que el hábito de fumar agota las reservas de la vitamina C y reduce la cantidad de oxígeno que se entrega a los tejidos. La disminución de la vitamina C y la reducción del suministro de oxígeno interfieren con la formación de fibras de colágeno en el hueso (y en muchos otros tejidos).	Se puede prevenir evitando el hábito de fumar.

a

adelante en tu vida. La contaminación del aire y los químicos en el lugar de trabajo pueden contribuir a agravar problema. Sin embargo, el hábito de fumar tabaco es, con mucho, el principal factor de riesgo para el enfisema. La mayoría de los afectados están por arriba de los 50 años de edad. Veinte o treinta años de exposición al humo del cigarro dejan a los pulmones con el aspecto que se muestra en la figura 39.23c.

Impacto del hábito de fumar Globalmente, el hábito de fumar cigarrillos causa la muerte a 4 millones de personas al año. Para el año 2030, el número puede elevarse hasta los 10 millones, de las cuales 70% se presentará en países desarrollados. En Estados Unidos, los costos médicos directos para el tratamiento de trastornos inducidos por el humo del cigarrillo consumen de la economía unos 22 mil millones de dólares al año. Como lo señala G. H. Brundtland, doctor en medicina y director principal de la Organización Mundial de la Salud, el tabaco es el único producto de consumo legal que mata a la mitad de sus usuarios regulares. Si tú eres un fumador, puede que desees reflexionar acerca de la información mostrada en la figura 39.23a.

Los cigarrillos hacen más que enfermar y matar a los fumadores. Los no fumadores mueren de cánceres y enfermedades provocadas al respirar indirectamente el humo del cigarrillo. Los niños que respiran el humo de los cigarrillos en casa tienen un riesgo aumentado de desarrollar problemas pulmonares. El hábito de fumar durante el embarazo aumenta el riesgo de abortos espontáneos y bajo peso del producto al nacer.



Figura 39.23 (a) Una lista facilitada por la Sociedad Americana del Cáncer (American Cancer Society), donde se apuntan los riesgos principales en que incurren los fumadores, así como los beneficios de abandonar el hábito del cigarrillo. (b) Aspecto del tejido pulmonar normal en los humanos. (c) Aspecto de los tejidos pulmonares en una persona ya afectada por el enfisema.

Fumar marihuana (*Cannabis*) también representa riesgos respiratorios significativos. Aunque la marihuana contiene menos partículas tóxicas, o “alquitranes”, que el tabaco, por lo regular se fuma sin filtro. Además, las personas que fuman marihuana tienen la tendencia a inhalar con más profundidad que los fumadores de tabaco, para mantener el humo en sus pulmones por más tiempo, y fumar sus cigarrillos hasta las colillas, donde se acumula el alquitrán. Como resultado, los fumadores de marihuana a largo plazo tienen un riesgo incrementado de padecer problemas respiratorios y tienden a mostrar daños pulmonares más pronto que los fumadores de cigarrillos comunes. Por otra parte, a diferencia del tabaco, no se ha demostrado que la marihuana incremente el riesgo de cáncer pulmonar.

■ Las características especializadas de algunos sistemas respiratorios adaptan a los organismos a elevadas altitudes o grandes profundidades.

■ Conexiones con Adaptación evolutiva 17.1, Hipertensión 37.9.

Respiración a grandes altitudes

La presión atmosférica disminuye con la altitud. Aproximadamente a 5,500 m, es decir, unos 18,000 pies, la presión atmosférica es de 380 mm Hg; la mitad de la que se encuentra a nivel del mar. El oxígeno todavía representa 21% de la presión total, de manera que tenemos aproximadamente la mitad de la cantidad de oxígeno que existe a nivel del mar.

Las llamas son animales que viven a grandes alturas en los Andes (figura 39.24). Su hemoglobina les ayuda a sobrevivir en el “aire enrarecido”, con un bajo nivel de oxígeno. En comparación con la hemoglobina de los humanos y de la mayoría de otros mamíferos, la hemoglobina de la llama se une al oxígeno de manera más eficiente. También, los pulmones y el corazón de una llama son excepcionalmente grandes en relación con tamaño del cuerpo del animal.

Muchas personas viven a unas altitudes muy bajas donde hay abundancia de oxígeno. Cuando ellos suben demasiado rápido a grandes altitudes, el transporte de oxígeno a las células desciende de manera abrupta. El resultado es la hipoxia, o la deficiencia de oxigenación celular.

En una aguda respuesta compensatoria a la hipoxia, el cerebro ordena al corazón y a los músculos respiratorios que trabajen de manera más fuerte. Las personas respiran más rápido y con más profundidad que lo habitual; empiezan a hiperventilar. Como resultado el CO_2 se exhala más rápido de lo que se forma y se alteran los equilibrios iónicos en el líquido cefalorraquídeo. La falta de aliento, las

palpitaciones del corazón, el mareo, las náuseas y el vómito son los síntomas resultantes del mal de montaña.

En comparación con las personas que viven cerca del nivel del mar, la gente que ha crecido a grandes altitudes tiene más alveolos y vasos sanguíneos en sus pulmones. Sus corazones tienen ventrículos más grandes y bombean mayores volúmenes de sangre.

Una persona sana que no está acostumbrada a vivir a grandes altitudes puede llegar a ajustarse fisiológicamente a un medio ambiente de esa naturaleza. A través de la **aclimatación**, el cuerpo realiza ajustes a largo plazo en el gasto cardíaco, así como en la frecuencia y magnitud de la respiración. La hipoxia también estimula a las células del riñón a que secreten más **eritropoyetina**. Esta hormona induce a las células madre de la médula ósea a dividirse de manera repetida e induce a las células descendientes a desarrollarse como células sanguíneas rojas o glóbulos rojos. Bajo condiciones normales, el cuerpo produce de dos a tres millones de glóbulos rojos por segundo para reemplazar a los que mueren. Bajo condiciones extremas de privación de oxígeno, la secreción aumentada de eritropoyetina puede producir un aumento de hasta seis veces en la formación de glóbulos rojos. El incremento en el número de los glóbulos rojos en circulación mejora la capacidad de entrega de oxígeno de la sangre.

Sin embargo, un incremento en el conteo de glóbulos rojos inducido por la altitud puede someter al corazón a demasiada presión. Al tener más glóbulos rojos la sangre se hace más viscosa, de manera que el corazón tiene que trabajar más duro para bombear la sangre a través del sistema circulatorio. Las contracciones más fuertes incrementan la presión sanguínea, lo que pone a la persona en riesgo de tener problemas de salud asociados con la hipertensión crónica (sección 37.9).

Buzos en aguas profundas

La presión del agua se incrementa con la profundidad. Los buzos utilizan tanques de aire comprimido con riesgo de tener una narcosis por nitrógeno, llamada en ocasiones “éxtasis de las profundidades”. Entre más profundamente se sumerja un buzo, más nitrógeno gaseoso (N_2) se disuelve en el líquido intersticial. El N_2 afecta la bicapa lipídica de las membranas celulares. En las neuronas, este nitrógeno disuelto puede afectar la señalización, y ocasionar que el buzo se sienta eufórico y somnoliento. Entre más profundamente desciendan los buzos, se sentirán cada vez más débiles y torpes.

El regreso a la superficie después de una inmersión profunda también tiene sus riesgos. A medida que un buzo asciende, disminuye la presión y el N_2 se desplaza desde el líquido intersticial hacia la sangre y es exhalado. Si un buzo asciende demasiado rápido, se forman burbujas de N_2 en el interior del cuerpo. La enfermedad resultante por la descompresión, también conocida como “mal de descompresión”, por lo regular comienza con dolor en las articulaciones. Las burbujas de N_2 pueden disminuir el flujo de sangre a los órganos si las burbujas se forman en el cerebro o en los pulmones. El resultado puede ser fatal.

Los humanos que se entrenan para bucear sin tanques de oxígeno pueden permanecer sumergidos por unos tres

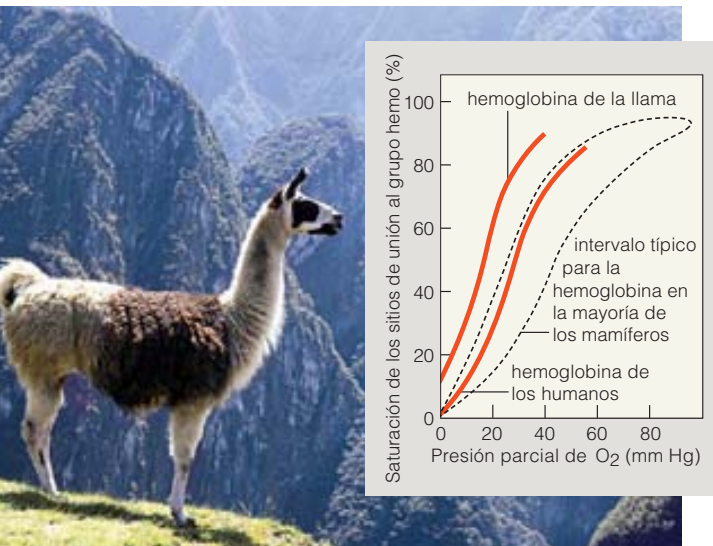


Figura 39.24 Curva de saturación para la hemoglobina en los seres humanos, en las llamas y en otros mamíferos. **Investiga:** ¿A qué presión parcial de oxígeno la mitad de los grupos hemo de la sangre humana se encuentran unidos a átomos de oxígeno?

Respuesta: 30 mm Hg

Especies	Profundidad máxima
Cachalotes (<i>Physeter macrocephalus</i>)	2,200 metros
Tortugas laúd (<i>Dermochelys coriacea</i>)	1,200 metros
Elefantes marinos meridionales (<i>Mirounga leonina</i>)	1,620 metros
Focas de Weddell (<i>Leptonychotes weddelli</i>)	741 metros
Delfines Nariz de botella (<i>Tursiops truncatus</i>)	Más de 600 metros
Pingüinos Emperador (<i>Aptenodytes forsteri</i>)	565 metros

minutos. Hasta ahora, el récord de profundidad en buceo libre de los humanos es de 210 m. Haz la comparación con los impresionantes récords de profundidad para las especies enumeradas en la figura 39.25. ¿Qué tipos de adaptación hace posible las inmersiones profundas?

Las tortugas laúd abandonan el agua solamente para depositar sus huevos (figura 39.25a). Pasan el resto del tiempo en mar abierto buceando en busca de medusas, su presa principal. A medida que una tortuga o algún otro animal que respira aire se sumerge más profundamente, el peso de una cantidad cada vez mayor de agua presiona sobre su cuerpo. Los pulmones llenos de aire colapsarían hacia el interior, pero la mayoría de los animales que bucean desplazan el aire al exterior de los pulmones y hacia las vías aéreas reforzadas con cartílagos antes que se sumerjan demasiado profundamente. Además, la presión a grandes profundidades podría quebrantar la concha rígida típica de la tortuga, pero la concha blanda de las tortugas laúd se dobla y flexiona bajo tales presiones.

Hacer una inmersión profunda significa pasar largos intervalos de tiempo sin tener acceso al aire. La inmersión más larga registrada para una tortuga laúd duró poco más de una hora. Los cachalotes pueden permanecer sumergidos por dos horas.

Si los pulmones de un animal en inmersión se quedan sin aire y si el animal no tiene acceso a la superficie, ¿cómo satisfacen sus requerimientos de oxígeno? Lo pueden hacer de cuatro formas.

En primer lugar, antes de que se sumerja, respira profundamente. Un cachalote arroja aproximadamente de 80 a 90% del aire de sus pulmones con cada exhalación; tú exhalas únicamente cerca de 15%. Las respiraciones profundas mantienen alta a la presión de oxígeno dentro de los alveolos, de manera que se difunde más oxígeno hacia la sangre.

En segundo lugar, los animales que bucean pueden almacenar grandes cantidades de oxígeno dentro de su sangre y músculos. Tienden a tener un volumen sanguíneo grande en relación al tamaño de sus cuerpos, un alto con-



Figura 39.25 (a) Un par de tortugas laúd del Atlántico regresando al mar después de depositar sus huevos. El caparazón curtido está adaptado para inmersiones profundas; se deforma y dobla en lugar de romperse, bajo las presiones extremas existentes a esas profundidades. (b) Delfines nariz de botella. La tabla a la izquierda enumera algunos récords de inmersión.

teo de glóbulos rojos y cantidades considerables de mioglobina en sus músculos. El músculo esquelético de un delfín nariz de botella (figura 39.25b) tiene cerca de 3.5 veces más la cantidad de mioglobina del músculo esquelético de un perro. Un músculo de cachalote tiene siete veces la del músculo de un perro.

En tercer lugar, se distribuye más oxígeno hacia el corazón, el cerebro y otros órganos que requieren un suministro ininterrumpido de ATP para una inmersión profunda. Los gases disueltos son almacenados y distribuidos de manera eficiente con la asistencia de válvulas y plexos, que son redes de vasos sanguíneos que se encuentran en los tejidos locales. La tasa metabólica y la frecuencia cardíaca también disminuyen. También lo hacen la toma de oxígeno y la formación del dióxido de carbono.

En cuarto lugar, siempre que es posible, un animal en inmersión aprovecha la mayoría de sus reservas de oxígeno al sumergirse y deslizarse en lugar de nadar de forma activa. Esto conserva la energía al evitar movimientos innecesarios.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las adaptaciones que ayudan a respirar en ambientes extremos?

- La hemoglobina con una alta afinidad por el oxígeno ayuda en la adaptación de algunos animales para que puedan vivir en grandes altitudes donde la presión parcial del oxígeno es baja.
- Un alto conteo de glóbulos rojos, una gran cantidad de mioglobina y otras características permiten que algunos animales mantengan su respiración durante inmersiones largas y profundas.

En Estados Unidos, el consumo de tabaco está disminuyendo. Fumar está prohibido en aviones y aeropuertos. Muchos estados y ciudades prohíben fumar en teatros, restaurantes y otros espacios cerrados. Las ventas de cigarrillos a menores están prohibidas, así como la publicidad de los cigarrillos en televisión o en las cercanías de las escuelas. No obstante, en muchos países en desarrollo el hábito de fumar no tiene restricciones y la proporción de personas fumadoras continúa elevándose, especialmente entre las mujeres.

¿Por qué opción votarías?

¿Debería Estados Unidos apoyar los esfuerzos para reducir la venta de productos de tabaco en todo el mundo? Consulta CengageNOW para más detalles y luego vota en línea.



Resumen

Sección 39.1 La **respiración** es el proceso fisiológico por medio del cual el O_2 se introduce al medio ambiente interno y el CO_2 sale mediante difusión a través de una **superficie respiratoria**. Cada gas se mueve en dirección de su propio gradiente de **presión parcial** al interior o al exterior de los cuerpos de los animales. Las limitantes impuestas por la relación superficie-volumen dan forma a las estructuras respiratorias y a los mecanismos de ventilación. Las **proteínas respiratorias** tales como la **hemoglobina** de los glóbulos rojos y la **mioglobina** de los músculos se unen al oxígeno que ayudan a mantener los gradientes que favorecen el intercambio de gases.

Sección 39.2 El contenido de oxígeno del agua puede variar y afecta la supervivencia de las especies acuáticas.

Sección 39.3 Algunos invertebrados no tienen órganos respiratorios especiales y dependen del **intercambio integumentario**, que es la difusión de los gases a través de la superficie del cuerpo. Las **branquias** mejoran la respiración en otros invertebrados acuáticos. Sobre la tierra, los **pulmones**, los **pulmones tipo libro** y los **sistemas traqueales** ayudan al intercambio de gases.

Sección 39.4 El agua que fluye a través las branquias de un pez intercambia gases con la sangre que fluye en dirección opuesta al interior de los capilares de las branquias. Este **intercambio en contracorriente** es sumamente eficaz. La mayoría de los anfibios tienen pulmones, y también intercambian gases a través de la piel. Los reptiles, las aves y los mamíferos dependen de los pulmones para efectuar el intercambio de gases. En las aves, unos sacos de aire conectados a los pulmones mantienen el aire fluyendo continuamente a través de ellos.

■ Usa la animación de CengageNOW para comparar diversos sistemas respiratorios de los vertebrados.

Sección 39.5 En los humanos, el aire fluye a través de dos cavidades nasales y la boca hacia la **faringe** (garganta), luego a la **laringe** (caja de la voz). Una hoja de tejido denominada la **epiglotis** dirige el aire a través de la **glotis**, que es la abertura hacia la **tráquea**. La tráquea se divide en dos **bronquios** que se introducen a los pulmones. En los pulmones, los bronquios conducen a **bronquiolos** finamente ramificados, los cuales tienen **alveolos** en sus extremos. Los gases son intercambiados en estos sacos de aire de paredes delgadas.

Las contracciones del **diafragma**, que tiene forma de domo, y de los **músculos intercostales** alteran el volumen de la cavidad torácica durante la respiración.

■ Usa la animación de CengageNOW para explorar el sistema respiratorio humano.

Sección 39.6 Cada ciclo respiratorio se compone de una inhalación y de una exhalación. La inhalación siempre es un proceso activo: a medida que las contracciones musculares

expanden la cavidad del pecho, la presión en los pulmones disminuye por debajo de la presión atmosférica y el aire fluye al interior de los pulmones. Estos eventos se invierten durante la exhalación, la que por lo regular es pasiva.

Si una persona se está asfixiando por un objeto extraño, la **maniobra de Heimlich** puede ser utilizada para expulsar lo que sea que esté obstruyendo la tráquea.

El **volumen de corriente** normalmente es bastante menor que la **capacidad vital**. La médula oblonga del tallo cerebral ajusta tanto la frecuencia como la magnitud de la respiración.

■ Usa la animación de CengageNOW para aprender más acerca del ciclo respiratorio y la maniobra de Heimlich.

Sección 39.7 En los pulmones humanos, la pared alveolar, la pared de un capilar pulmonar y sus membranas basales fusionadas forman una delgada **membrana respiratoria** entre el aire dentro de un alveolo y el medio ambiente interno. El O_2 sigue su gradiente de presión parcial y difunde a través de la membrana respiratoria, hacia el plasma de la sangre y finalmente hacia los glóbulos rojos.

Los glóbulos rojos se llenan con hemoglobina que se une con el O_2 donde su presión parcial es alta, para formar **oxihemoglobina**. En los tejidos metabólicamente activos, el O_2 liberado de la hemoglobina se difunde fuera de los capilares, a través del líquido intersticial y hacia las células.

El CO_2 difunde desde las células hacia la sangre. La mayor parte del CO_2 reacciona con el agua dentro de los glóbulos rojos para formar bicarbonato. La enzima conocida como **anhidrasa carbónica** cataliza esta reacción, la cual se invierte en los pulmones. Allí, se forman CO_2 y vapor de agua, los cuales son expulsados en las exhalaciones.

El **monóxido de carbono** (CO) es un peligroso contaminante gaseoso que se une a la hemoglobina más fuertemente que el oxígeno.

■ Usa la animación de CengageNOW para comparar las presiones parciales de los gases en diferentes regiones del cuerpo.

Sección 39.8 Los trastornos respiratorios incluyen la apnea y el síndrome de muerte súbita infantil (SIDS, por sus siglas en inglés). Las enfermedades respiratorias incluyen la tuberculosis, la neumonía, la bronquitis y el enfisema. El hábito de fumar empeora o incrementa el riesgo de tener problemas respiratorios. En todo el mundo, el hábito de fumar sigue siendo una causa importante de enfermedades debilitantes y muertes.

Sección 39.9 La concentración del oxígeno del aire disminuye con la altitud. Los cambios fisiológicos a corto plazo que se presentan en respuesta al desplazamiento a grandes altitudes se conocen como **aclimatación**. Dichos cambios incluyen patrones alterados de respiración y un incremento en la eritropoyetina, una hormona que estimula la formación de glóbulos rojos. Ciertos mecanismos y comportamientos especializados permiten que algunas tortugas y mamíferos marinos se sumerjan profundamente durante intervalos largos de tiempo.

Ejercicio de análisis de datos

El radón es un gas incoloro e inodoro que es emitido por muchas rocas y tierras. Se forma mediante el decaimiento radiactivo del uranio y él mismo es radiactivo (sección 2.2). Existe algo de radón en el aire casi por todas partes, pero inhalar rutinariamente una gran cantidad del mismo aumenta el riesgo de tener cáncer de pulmón. El radón también parece incrementar, en mayor medida, el riesgo de cáncer en los fumadores que en los que no fuman. La figura 39.26 es un estimado de cómo el radón afecta el riesgo de mortalidad por cáncer de pulmón, en los hogares. Observa que estos datos muestran únicamente el riesgo de muerte por cánceres inducidos por radón. Los fumadores también tienen un riesgo de cáncer de pulmón que es causado por el tabaco.

1. Si 1,000 fumadores fueron expuestos a un nivel de radón de 1.3 pCi/L durante toda su vida (el nivel promedio de radón en interiores), ¿cuántos morirían de cáncer pulmonar inducido por radón?
2. ¿Qué tan alto tendría que ser el nivel de radón para provocar aproximadamente el mismo número de cánceres entre 1,000 personas no fumadoras?
3. El riesgo de morir en un choque de automóviles es aproximadamente de 7 en 1,000. ¿Tiene un fumador en el hogar con un nivel promedio de radón (1.3 pCi/L) más probabilidades de morir a consecuencia de un choque de autos o por un cáncer inducido por radón?

Nivel de radón (pCi/L)	Riesgo de muerte por cáncer a consecuencia de la exposición al radón durante toda la vida	
	Personas que nunca fumaron	Fumadores habituales
20	36 de 1,000	260 de 1,000
10	18 de 1,000	150 de 1,000
8	15 de 1,000	120 de 1,000
4	7 de 1,000	62 de 1,000
2	4 de 1,000	32 de 1,000
1.3	2 de 1,000	20 de 1,000
0.4	> 1 de 1,000	6 de 1,000

Figura 39.26 Riesgos estimados de muertes por cáncer de pulmón como resultado de la exposición al radón durante la vida. Los niveles de radón están medidos en picocuries por litro (pCi/L). La Agencia de Protección al Medio Ambiente (EPA, Environmental Protection Agency) considera que un nivel de radón por arriba de 4 pCi/L es peligroso. Para obtener información acerca de las pruebas de radón que pueden realizarse en tu hogar y para saber qué hacer si los niveles de radón son elevados, visita el sitio en internet de la EPA que contiene información acerca del radón, en www.epa.gov/radon.

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

1. El gas más abundante en la atmósfera es _____.
a. el nitrógeno c. el oxígeno
b. el dióxido de carbono d. el hidrógeno
2. Las proteínas respiratorias tales como la hemoglobina _____.
a. contienen iones metálicos
b. únicamente se presentan en los vertebrados
c. aumentan la eficiencia del transporte de oxígeno
d. a y c
3. En los insectos, la mayor parte del intercambio de gases ocurre en _____.
a. los extremos de los tubos c. las branquias traqueales
b. la superficie del cuerpo d. los pulmones en pares
4. El flujo a contracorriente de agua y sangre incrementa la eficacia del intercambio de gases en _____.
a. los peces c. las aves
b. los anfibios d. todos los anteriores
5. En los pulmones de los humanos, el intercambio de gases ocurre en _____.
a. los dos bronquios c. los sacos alveolares
b. los sacos pleurales d. tanto en b como en c
6. Cuando respiras tranquilamente, la inhalación es _____, y la exhalación es _____.
a. pasiva; pasiva c. pasiva; activa
b. activa; activa d. activa; pasiva
7. Durante la inhalación, _____.
a. la cavidad torácica se expande b. el diafragma se relaja
c. disminuye la presión atmosférica d. a y c
8. ¿Cierto o falso? Los pulmones humanos conservan algo de aire, incluso después de una exhalación forzada.
9. La mayor parte del oxígeno que es transportado en la sangre _____.
a. está unido a la hemoglobina
b. se combina con el carbono para formar dióxido de carbono
c. se encuentra en la forma de bicarbonato
d. está disuelto en el plasma

10. A grandes altitudes, _____.
a. el nitrógeno sale de la sangre en burbujas
b. la hemoglobina tiene menos sitios de unión con el oxígeno
c. la presión atmosférica es menor que al nivel del mar
d. b y c
11. La mioglobina ayuda a los músculos a _____.
a. sintetizar hemoglobina
b. almacenar oxígeno
c. formar bicarbonato
d. b y c
12. ¿Cierto o falso? La hemoglobina tiene una mayor afinidad por el dióxido de carbono que por el oxígeno.
13. Relaciona las palabras con la descripción más apropiada.

_____ tráquea	a. músculo de la respiración
_____ faringe	b. hendidura entre las cuerdas vocales
_____ alveolo	c. entre los bronquios y los alveolos
_____ hemoglobina	d. tubo de cartílagos en la garganta
_____ bronquio	e. proteína respiratoria
_____ bronquiolos	f. sitio de intercambio de gases
_____ glotis	g. vía aérea que conduce al pulmón
_____ diafragma	h. garganta

■ Visita CengageNOW para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. La enzima anhidrasa carbónica de los glóbulos rojos contiene el metal conocido como zinc. Los humanos obtienen el zinc de su dieta, en especial a partir de la carne roja y algunos alimentos marinos. Una deficiencia de zinc no reduce el número de glóbulos rojos, pero perjudica la función respiratoria reduciendo la salida del dióxido de carbono. Explica por qué una deficiencia de zinc tiene este efecto.
2. Observa de nuevo la figura 39.21. Advierte que el contenido de oxígeno y de dióxido de carbono de la sangre que se encuentra en las venas pulmonares es el mismo que al principio en los capilares sistémicos. Nota también que las venas sistémicas y las arterias pulmonares tienen presiones parciales iguales. Explica la razón para estas similitudes.

Digestión y nutrición humana

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Hormonas y apetito

Al igual que otros mamíferos, los humanos poseemos tejido adiposo con células que almacenan grasas. Este almacén de energía era de gran utilidad para nuestros ancestros homínidos. Como forrajeros en pocas ocasiones podían tener la seguridad de cuándo volverían a comer, así que llenar sus células adiposas con grasa cuando la comida era abundante, los ayudaba a sobrevivir cuando la comida escaseaba.

La falta de alimento no es un problema para la mayoría de los estadounidenses, quienes se encuentran entre las personas más obesas del mundo, con 60% de adultos con sobrepeso. "Obesidad" significa que hay demasiada grasa en el tejido adiposo. Esto aumenta el riesgo de enfermedades cardíacas, diabetes y algunos cánceres. Mucha gente trata de perder peso, pero los kilos adicionales son muy difíciles de eliminar debido a las hormonas involucradas.

Cuando consumes más calorías en comparación con las que el cuerpo quema, tus células almacenadoras de grasas se hinchan y aumenta la secreción de la hormona leptina. Ésta actúa sobre una región del cerebro que disminuye el apetito. Ratones mutantes que no pueden producir leptina, comen y comen hasta que parecen globos inflados (figura 40.1a). Inyecta a uno de esos ratones obesos con leptina, comerá menos y adelgazará.

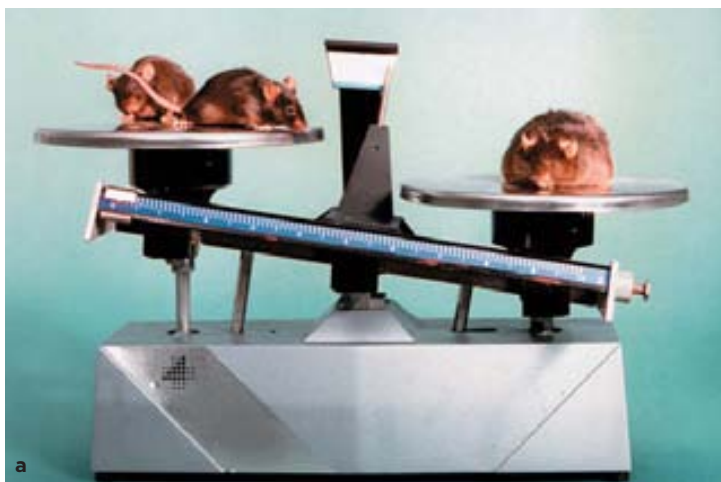
La falta de receptores de leptina es muy rara en los humanos. Al tener mayor cantidad de grasa, la gente obesa produce más leptina que la gente delgada. Sin embargo, la gente con sobrepeso no obedece el llamado de la leptina para dejar de comer.

Otra hormona llamada grelina aumenta el apetito. Algunas células de las membranas gástrica y cerebral la secretan cuando el estómago está vacío. La secreción disminuye después de una comida abundante. En un estudio realizado sobre sus efectos, un grupo de voluntarios obesos se sometió a una dieta baja en calorías durante seis meses. Perdieron peso, pero la concentración de grelina en su sangre aumentó dramáticamente y sintieron más hambre que nunca.

Personas muy obesas se someten a cirugías de desviación gástrica, las cuales reducen efectivamente el tamaño del estómago e intestino delgado. La cirugía hace que el individuo se sienta satisfecho más rápido. También reduce la cantidad de nutrientes que se absorben de los alimentos. Los resultados pueden ser dramáticos (figura 40.1b), ya que la cirugía aumenta el riesgo de padecer deficiencias en vitaminas y minerales.

La desviación gástrica es más efectiva que los métodos tradicionales para adelgazar porque los pacientes tienen menor tendencia a recuperar peso. Una razón podría ser que sus membranas secretan menos grelina después de la cirugía, por lo que sienten menos hambre.

El estudio del consumo de alimentos y el peso corporal nos introduce al mundo de la nutrición. El término comprende todos los procesos por los cuales un animal ingiere y digiere los alimentos, para luego absorber los nutrientes como fuente de energía y construir moléculas necesarias para las células. Cuando las cosas funcionan bien la ingesta se equilibra con la eliminación, y el peso se mantiene en un rango saludable.



¡Mira el video! **Figura 40.1** Ejemplos de los efectos hormonales sobre el apetito. (a) Dos ratones normales (izquierda) pesan menos que un ratón mutante (derecha) que no puede sintetizar leptina. Esta hormona actúa en el cerebro para suprimir el apetito. Comparado con los ratones normales, uno mutante con deficiencia de leptina come y pesa mucho más.

(b) Una mujer joven antes (izquierda) y después de una cirugía de desviación gástrica (derecha). Esta cirugía reduce la cantidad de alimento que una persona puede consumir y la cantidad de grelina que secreta.

Conceptos básicos



Sistemas digestivos

El sistema digestivo de algunos animales tiene forma de bolsa, pero la mayoría son como un tubo con dos aberturas. En animales complejos, el sistema digestivo interactúa con otros sistemas en la distribución de nutrientes y agua, desecho de residuos y homeostasis. [Sección 40.1](#)



Sistema digestivo humano

La digestión humana comienza en la boca, continúa en el estómago y termina en el intestino delgado. Las secreciones de las glándulas salivales, el hígado y el páncreas, ayudan a la digestión. La mayor parte de los nutrientes se absorben en el intestino delgado. El intestino grueso concentra los desechos. [Sección 40.2-40.6](#)



Metabolismo orgánico y nutrición

Los nutrientes absorbidos en el intestino son precursores usados posteriormente para la síntesis de carbohidratos complejos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos. Una dieta saludable normalmente provee todos los nutrientes, vitaminas y minerales necesarios, para llevar a cabo el metabolismo. [Sección 40.7-40.9](#)



Equilibrio calórico

Mantener el peso corporal requiere de balancear las calorías consumidas con las utilizadas en el metabolismo y la actividad física. [Sección 40.10](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Ya conoces la estructura de los carbohidratos (sección 3.3), lípidos (3.4) y proteínas (3.5). En este capítulo aprenderás la forma en que tu cuerpo digiere estas moléculas.
- También conocerás la forma en que el cuerpo obtiene las vitaminas y los minerales requeridos para fabricar coenzimas (6.3), componentes de la cadena de transferencia de electrones (6.4), hemoglobina (37.2) y algunas hormonas.
- Descubrirás cómo un pH bajo (2.6) y la acción de las enzimas (6.3) ayudan a metabolizar los alimentos; y cómo los productos de la digestión (3.3-3.5) atraviesan las membranas celulares.
- Volveremos a estudiar las características del epitelio (32.2) y el músculo liso (32.4), al igual que el sentido del paladar (34.3), la acción del sistema nervioso autónomo (33.8) y la anatomía de la garganta (39.5).
- Te recordaremos la variedad de planos que tiene el cuerpo de los animales (25.1) y la forma en que la selección natural afecta la alimentación (17.3, 18.5 y 18.10).

¿Por qué opción votarías? El elevado consumo de “comida rápida” en Estados Unidos puede ser un factor importante en la epidemia de obesidad en Estados Unidos. ¿Debería la comida rápida llevar advertencias como las etiquetas de las bebidas alcohólicas y los cigarrillos? Visita CengageNOW para ver los detalles, y vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- Todos los animales son heterótrofos, es decir, ingieren alimentos, los metabolizan y absorben sus nutrientes.
- Conexiones con a planos corporales de los animales 25.1. Selección natural 17.3, 18.5 y 18.10.

El **sistema digestivo** de un animal es una cavidad corporal o tubo que degrada los alimentos mecánica y químicamente. Éste los convierte en pequeñas partículas y luego en moléculas que pueden ser absorbidas al ambiente interno. El sistema digestivo también expulsa los residuos no absorbidos. Junto con otros sistemas, juega un papel importante en la homeostasis (figura 40.2).

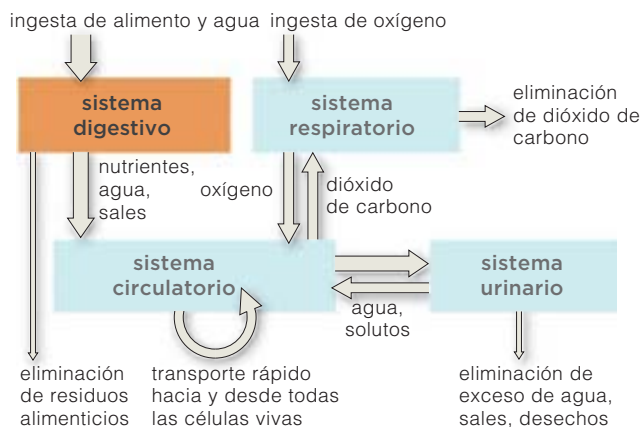


Figura 40.2 Sistemas con roles clave en la ingesta, procesamiento y distribución de nutrientes y agua en animales complejos.

Sistemas completos e incompletos

Como recordarás de la sección 25.1, algunos invertebrados tienen un **sistema digestivo incompleto**. El alimento entra al intestino en forma de bolsa por una abertura localizada en la superficie del cuerpo, y los desechos salen por la misma abertura. En los platelmintos, existe una cavidad digestiva en forma de bolsa con un tubo muscular que se localiza al inicio de la faringe (figura 40.3a).

Muchos grupos de invertebrados y todos los vertebrados tienen un **sistema digestivo completo**, que es un tubo con aperturas en ambos extremos. A lo largo de este tubo se encuentran las regiones que se especializan en procesar los alimentos, absorber nutrientes y concentrar desechos. La figura 40.3b muestra el sistema digestivo completo de una rana. La porción tubular consiste en boca, faringe, esófago, estómago, intestino delgado, intestino grueso y ano. El hígado, la vesícula biliar y el páncreas son órganos accesorios que ayudan a la digestión secretando enzimas y otros productos al interior del intestino delgado.

Un sistema digestivo completo lleva a cabo cinco tareas:

1. **Procesamiento mecánico y motilidad:** movimientos que rompen, mezclan e impulsan el material alimenticio.
2. **Secreción:** liberación de sustancias, especialmente enzimas digestivas, hacia el lumen (el espacio en el interior del tubo).
3. **Digestión:** degradación de los alimentos a partículas, y luego a nutrientes lo suficientemente pequeños para ser absorbidos.
4. **Absorción:** incorporación de los nutrientes digeridos y agua a través de la pared intestinal hacia el líquido intracelular.
5. **Eliminación:** expulsión de residuos sólidos no digeridos ni absorbidos.

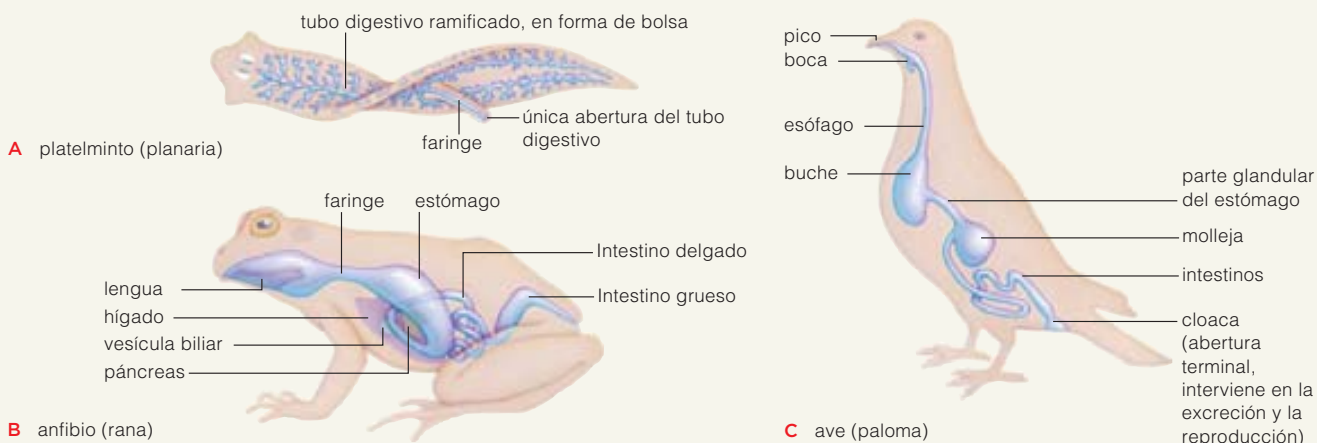


Figura 40.3 Animada (a) Sistema digestivo incompleto. (b, c) Dos sistemas digestivos completos.

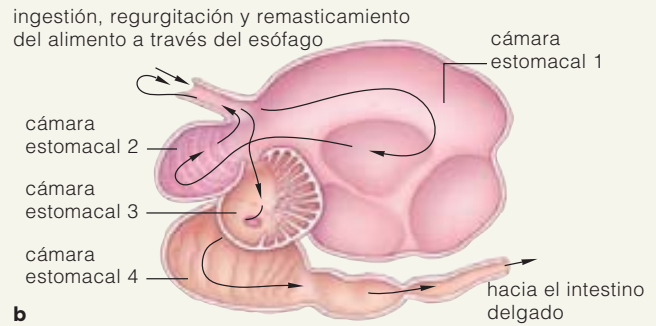
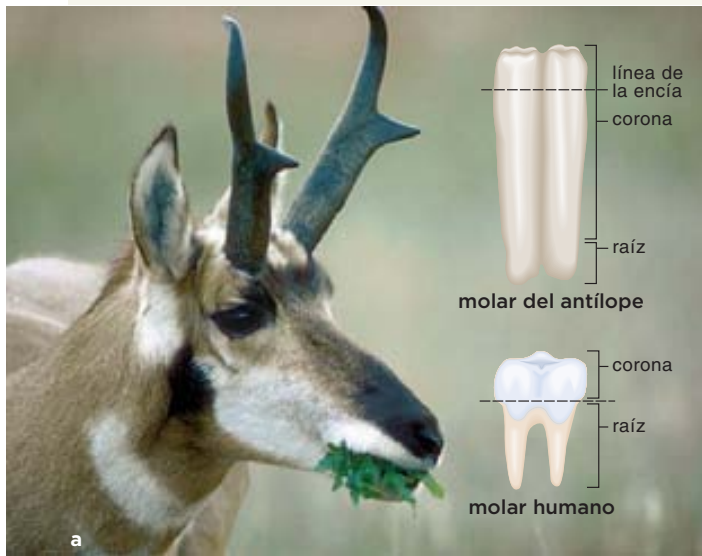


Figura 40.4 Animada (a) Molares del humano y del antílope berrendo. (b) Las múltiples cámaras estomacales de un antílope. En las dos primeras el alimento se mezcla con líquido y es expuesto a los microbios (procariontes, protistas y hongos) que participan en la fermentación. Algunos de los microbios degradan celulosa, otros sintetizan compuestos orgánicos, ácidos grasos y vitaminas. El alimento parcialmente digerido es regurgitado hacia la boca, masticado y luego deglutido. Entra entonces a la tercera cámara y es digerido otra vez antes de entrar a la última cámara.

Adaptaciones en la dieta

En las aves, el tamaño del pico está relacionado con la dieta por selección natural (secciones 17.3, 18.5 y 18.10). Lo mismo pasa con otras características, por ejemplo, una paloma (figura 40.3c) usa el pico para comer las semillas del suelo. Al igual que otras aves que se alimentan de semillas, las palomas tienen un buche grande, una región en forma de bolsa donde almacenan alimentos que se encuentran por encima del estómago. El ave rápidamente llena el buche con semillas, luego vuela y digiere las semillas más tarde. Esta estrategia de comer y correr reduce la cantidad de tiempo que el ave pasa en el suelo, donde es más vulnerable a los depredadores.

Las aves no tienen dientes. Trituran el alimento dentro de una molleja, una cámara gástrica recubierta con partículas de proteínas duras. Comparadas con halcones y otras aves que se alimentan de carne, las que se alimentan con semillas tienen mollejas más grandes en relación con el tamaño de su cuerpo. Las que se alimentan de semillas tienen un tubo intestinal más largo, ya que requieren más tiempo de procesamiento que la carne, la cual es fácil de digerir. En todas las aves, los residuos no digeridos se recogen en la cloaca antes de ser expulsados.

Los dientes de los mamíferos son adaptaciones a dietas específicas. Por ejemplo, el antílope berrendo se alimenta de pasto y arbustos. Los molares (dientes de las mejillas) de esta especie tienen una corona aplanada que sirve de plataforma para triturar (sección 26.11). La corona de tus molares es proporcionalmente mucho más pequeña (figura 40.4a). ¿Por qué? Tú no te limpias los dientes con la tierra mientras comes, pero un antílope sí. Las partículas abrasivas del suelo se mezclan con el alimento del animal, por lo que la corona de su molar se utiliza bastante. Una corona agrandada es una adaptación que evita que los molares se desgasten.

El tubo digestivo del antílope también muestra adaptaciones para una dieta vegetal. Al igual que las vacas, cabras y ovejas, los antílopes son **rumiantes**, animales con pezuñas que tienen varias cámaras gástricas (figura 40.4b). Los microbios que viven dentro de las dos primeras cámaras realizan reacciones de fermentación que rompen la celulosa de las paredes celulares. Los sólidos se acumulan en la segunda cámara y forman una “pasta” que es regurgitada, regresada a la boca para que sea masticada por segunda vez. El líquido rico en nutrientes pasa entonces de la segunda cámara a la tercera, a la cuarta y finalmente al intestino. Este sistema permite a los rumiantes maximizar la cantidad de nutrientes que extraen de las plantas que son ricas en celulosa. Esta última es tan dura e insoluble que la mayoría de los animales no la pueden digerir.

Para repasar en casa

¿Qué son los sistemas digestivos y cómo varían entre los grupos de animales?

- Los sistemas digestivos degradan mecánica y químicamente los alimentos y los convierten en pequeñas moléculas que pueden ser absorbidas, junto con el agua, hacia el ambiente interno. Estos sistemas también expulsan los residuos no digeridos del cuerpo.
- Los sistemas digestivos pueden ser completos, que consta de un tubo con dos aberturas y especializaciones regionales entre ambas, o incompletos, con una cavidad en forma de bolsa con una abertura.
- Algunas características digestivas, como la forma de los dientes o la longitud de diferentes porciones del tracto digestivo, son adaptaciones que permiten a los animales explorar determinado tipo de alimentos.

- Si el tubo digestivo de un humano adulto se estirara en su totalidad en línea recta, mediría unos 9 m (30 pies).
- Los órganos accesorios que se encuentran a lo largo del tubo digestivo secretan enzimas y otras sustancias que ayudan a descomponer los alimentos en sus moléculas básicas.
- Conexiones con Epitelio 32.2, Paladar 34.3, Tráquea 39.5.

Los humanos tenemos un sistema digestivo completo, el cual consiste en un tubo con dos aberturas (figura 40.5). Un epitelio recubierto de moco (sección 32.2) cubre el tubo y las diferentes partes de éste se especializan en digerir alimentos, absorber nutrientes liberados o concentrar y almacenar los desechos no absorbidos. Las glándulas salivales,

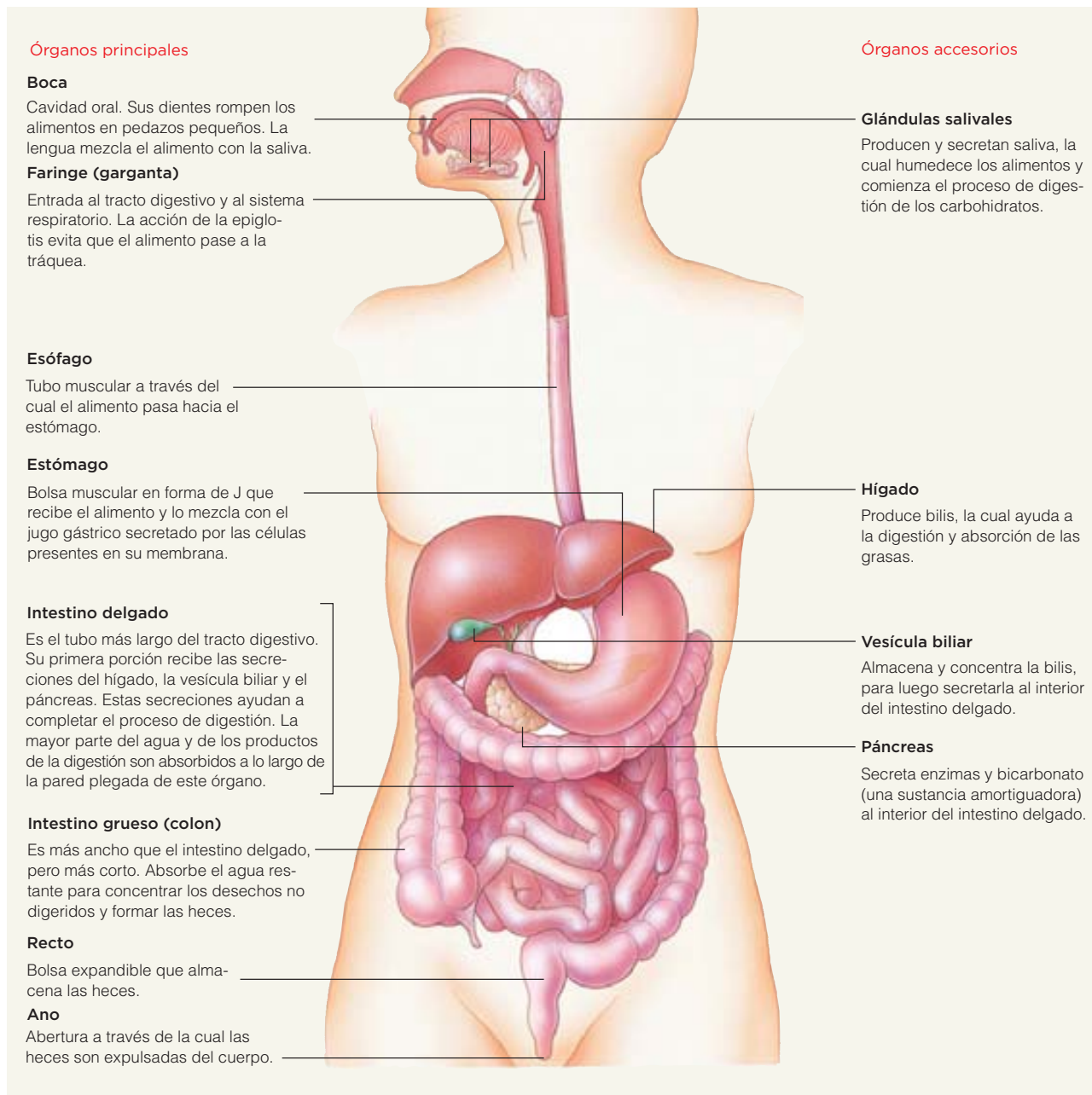


Figura 40.5 Animada Vista de los componentes del sistema digestivo humano, junto con una descripción de sus principales funciones en la digestión.

40.3 Los alimentos en la boca

el páncreas y la vesícula biliar, son órganos accesorios que secretan sustancias al tubo digestivo. Los alimentos entran a la boca, viajan a través de la faringe y el esófago hacia el estómago. El **tracto gastrointestinal** del humano comienza en el estómago y se extiende por los intestinos hacia la abertura terminal del tubo.

Los alimentos son procesados parcialmente dentro de la boca o cavidad oral. La lengua es un manojo de músculo esquelético cubierto de membrana, adherido al piso de la boca. La lengua coloca el alimento para que pueda ser deglutido y los muchos quimiorreceptores presentes en las papilas gustativas que se encuentran en la superficie de la lengua contribuyen a nuestro sentido del gusto (sección 34.3).

La deglución empuja el alimento hacia la faringe. La **faringe** humana, o garganta, es la entrada a los tractos digestivo y respiratorio (sección 39.5). La presencia de alimento en la parte posterior de la garganta estimula un reflejo. Cuando tragas, la epiglotis, que tiene forma de hoja, baja y las cuerdas vocales se contraen y así el camino entre la faringe y la laringe queda bloqueado. Este reflejo evita que el alimento pase a las vías aéreas y te ahogues.

El **esófago** es un tubo muscular que conecta la faringe con el estómago. Éste realiza contracciones musculares rítmicas que impulsan el alimento y los líquidos a través del órgano digestivo, movimiento conocido como **peristalsis**. El **estómago** es una bolsa distensible que almacena alimento, secreta ácido, enzimas y lo mezcla todo.

Entre el esófago y el estómago hay un **esfínter**. Como en todos los esfínteres, este anillo de músculo liso bloquea el flujo de sustancias cuando se contrae. En personas con reflujo gastroesofágico (RG) este esfínter no cierra bien, lo que provoca que los ácidos estomacales se regresen e irriten los tejidos esofágicos, lo cual provoca una sensación de ardor y quemazón.

El estómago conduce al **intestino delgado**, el lugar donde la mayor parte de los carbohidratos, lípidos y proteínas son digeridos, donde se absorben la mayoría del agua y de los nutrientes liberados. Las secreciones del hígado y del páncreas ayudan al intestino delgado en estas tareas.

El **intestino grueso** absorbe iones y mucha del agua restante compactando los desechos. Estos últimos son almacenados brevemente en un tubo distensible que se llama **recto**, antes de ser expulsados por la abertura terminal del tracto llamada **ano**.

- Masticar los alimentos da inicio al proceso de digestión.

La digestión mecánica ocurre cuando los dientes trituran y machacan los alimentos. Todos los dientes están incrustados en la mandíbula a un punto fibroso y están formados principalmente por **dentina**, una sustancia parecida a la de los huesos (figura 40.6a). Las células secretoras de dentina residen en una cavidad pulpar central llamada pulpa. Estas células poseen terminaciones nerviosas y vasos sanguíneos que se extienden a la raíz del diente. El **esmalte**, el material más duro del cuerpo, cubre la corona expuesta del diente y disminuye su desgaste.

Los adultos humanos tenemos 32 dientes de cuatro tipos (figura 40.6b). Los incisivos, en forma de cincel, arrancan pedazos de alimentos. Los caninos en forma de cono desgarran las carnes. Los premolares y molares tienen coronas con protuberancias que sirven de plataforma para moler y triturar los alimentos.

La digestión química comienza cuando el alimento se mezcla con la saliva que secretan las **glándulas salivales**. La saliva está formada principalmente por agua con bicarbonato, enzimas y mucinas. El bicarbonato, una solución amortiguadora, evita que el pH de la boca se torne muy ácido. La enzima **amilasa salival** hidroliza los almidones y los convierte en disacáridos. Las proteínas de mucina se combinan con agua y forman el moco que aglutina el alimento para formar conglomerados fáciles de tragar.

Para repasar en casa

¿Cómo funciona la boca en el proceso de digestión?

- La digestión comienza cuando los dientes rompen los alimentos en pequeños pedazos y la amilasa salival convierte los almidones en disacáridos.

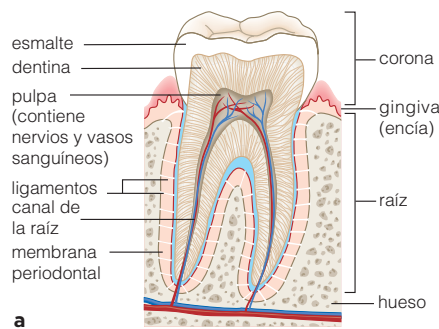
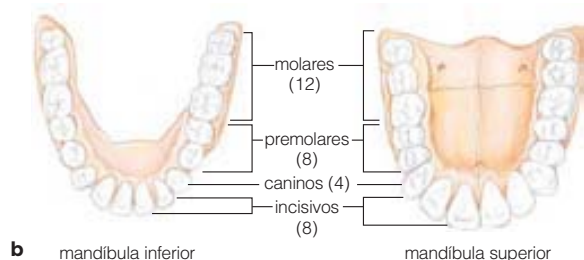


Figura 40.6 Dientes humanos. **(a)** Corte transversal de un diente humano. La corona es la porción que sobresale por encima de la encía; la raíz está enclavada en la mandíbula. Pequeños ligamentos adhieren el diente al hueso mandibular. **(b)** Los cuatro tipos de diente en adultos. Los molares y premolares muelen los alimentos. Los incisivos y caninos arrancan los pedazos.



Para repasar en casa

¿Qué tipo de sistema digestivo tienen los humanos?

- Los humanos tienen un sistema digestivo completo con un tubo cubierto por una membrana muscular.
- Los órganos accesorios ubicados de forma adyacente al tubo digestivo secretan sustancias a su interior. Estas sustancias ayudan a la digestión y a la absorción de los alimentos.

- Las contracciones del músculo liso, en el estómago e intestino delgado, mezclan el alimento con las enzimas digestivas.
- Conexiones con pH 2.6, Enzimas 6.3, Músculo liso 32.4, Sistema nervioso autónomo 33.8.

El metabolismo de los carbohidratos comienza en la boca. El de las proteínas, en el estómago. La digestión de ambos se completa en el intestino delgado, donde también son digeridos los lípidos. La digestión ocurre cuando las contracciones del músculo liso del tubo digestivo mezcla el alimento con enzimas (figura 40.7 y tabla 40.1).

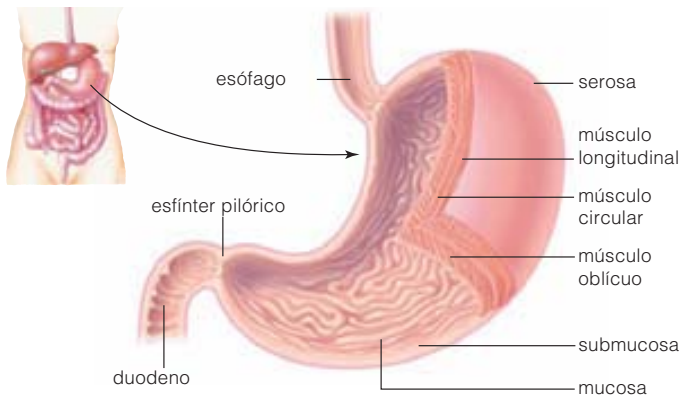


Figura 40.7 Estructura de la pared gástrica. La capa externa, serosa, es tejido conectivo cubierto por epitelio. Debajo de la serosa hay tres capas de músculo liso que difieren en su orientación y dirección de la contracción. Su acción coordinada mezcla el contenido del estómago con el jugo gástrico secretado por la mucosa que cubre el interior del estómago.

Digestión en el estómago

El estómago es una bolsa muscular distensible que tiene tres funciones. Primero, el estómago almacena alimentos y controla la velocidad del paso al intestino delgado. Segundo, mezcla y rompe mecánicamente los alimentos. Tercero, secreta sustancias que ayudan a la digestión química.

Un epitelio secreta **mucosa** cubriendo la pared del tubo digestivo. En el estómago, las células de la mucosa secretan cerca de 2 L de **jugo gástrico** diariamente. Este líquido contiene moco, ácido clorhídrico y enzimas como pepsinógenos. El ácido baja el pH a cerca de 2. Cuando el alimento entra al estómago, las células endocrinas estomacales secretan la hormona gastrina a la sangre. La gastrina se une a las células secretoras de la mucosa y hace que éstas aumenten la secreción de ácido y pepsinógenos.

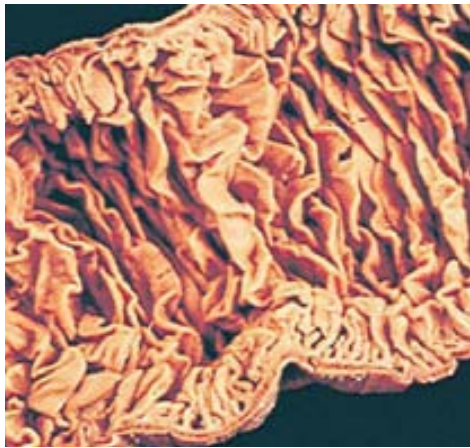
Las contracciones rítmicas del músculo liso en las paredes del estómago mezclan el jugo gástrico y los alimentos para formar una masa semilíquida llamada **quimo**. Finalmente, las contracciones impulsan el quimo a través del esfínter pilórico que conecta al estómago con el intestino delgado (figura 40.7).

La acidez del quimo hace que las proteínas se desdoblén y expongan sus enlaces peptídicos. El ácido también hace que los pepsinógenos se conviertan en pepsinas, que son enzimas que rompen los enlaces peptídicos. La fuerte acidez mata a la mayoría de las bacterias, pero el *Helicobacter pylori*, que es tolerante a los ácidos, a veces infecta la membrana del estómago y de la porción superior del intestino delgado. Una infección crónica por *H. pylori* puede dañar la membrana y dejar expuesto al ácido el tejido subyacente, lo que provoca una úlcera dolorosa. Actualmente, se usan antibióticos de rutina para tratar tales padecimientos.

Tabla 40.1 Resumen de la digestión química

Ubicación	Enzimas presentes	Fuente enzimática	Sustrato enzimático	Principales productos del metabolismo
Digestión de carbohidratos				
Boca, estómago	Amilasa salival	Glándulas salivales	Polisacáridos	Disacáridos
Intestino delgado	Amilasa pancreática Disacaridasa	Páncreas Mucosa intestinal	Polisacáridos Disacáridos	Disacáridos Monosacáridos * (como la glucosa)
Digestión de proteínas				
Estómago	Pepsinas	Mucosa gástrica	Proteínas	Fragmentos proteicos
Intestino delgado	Tripsina, quimotripsina Carboxipeptidasa Aminopeptidasa	Páncreas Páncreas Mucosa intestinal	Proteínas Proteínas Fragmentos proteicos Aminoácidos*	Fragmentos proteicos Aminoácidos*
Digestión de lípidos				
Intestino delgado	Lipasa	Páncreas	Triglicéridos	Ácidos grasos libres, monoglicéridos*
Digestión de ácidos nucleicos				
Intestino delgado	Nucleasas pancreáticas Nucleasas intestinales	Páncreas Mucosa intestinal	ADN, ARN Nucleótidos	Nucleótidos Bases nucleotídicas, monosacáridos*

* Productos del metabolismo lo suficientemente pequeños para ser absorbidos hacia el ambiente interno.



a Una sección de la mucosa altamente plegada

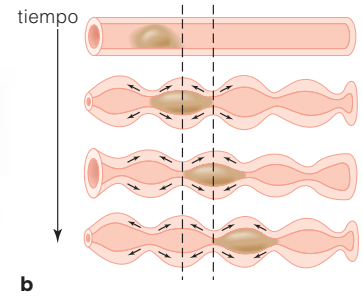
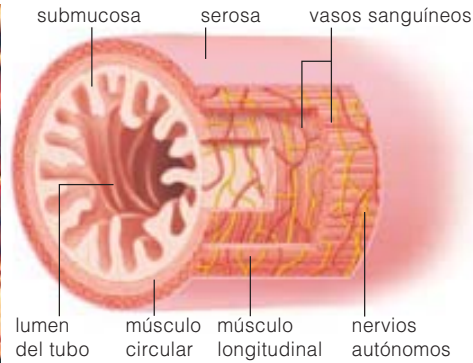


Figura 40.8 (a) Estructura del intestino delgado. Su pared tiene una membrana altamente plegada, la mucosa. (b) Anillos de músculo circular dentro de la pared se contraen y relajan rítmicamente. Los movimientos hacia atrás y hacia adelante impulsan, mezclan y presionan al quimo contra la pared, para facilitar la digestión y la absorción.

Digestión en el intestino delgado

El quimo y varias secreciones del páncreas pasan al duodeno, que es la primera porción del intestino delgado. Las enzimas pancreáticas convierten los grandes compuestos orgánicos que se encuentran dentro del quimo en monosacáridos, monoglicéridos, ácidos grasos, aminoácidos, nucleótidos y bases de nucleótidos (tabla 40.1). El bicarbonato del páncreas amortigua los ácidos y protege la mucosa intestinal para asegurar que las enzimas intestinales trabajen adecuadamente.

Además de las enzimas, la digestión de las grasas necesita bilis. La **bilis** es una mezcla de sales, pigmentos, colesterol y lípidos. Es producida en el hígado y concentrada y almacenada en la **vesícula biliar**. Una comida rica en grasas estimula las contracciones de la vesícula biliar para forzar la salida de bilis a través de un conducto que la conduce al intestino delgado.

Las sales biliares favorecen la digestión de las grasas por **emulsificación**, un proceso que dispersa todas las gotas de grasa presentes en un líquido. Los triglicéridos insolubles en agua tienden a juntarse y formar glóbulos de grasa. Los movimientos del intestino delgado contrarrestan esta tendencia. Los anillos de músculo liso de la pared intestinal se contraen siguiendo un patrón oscilatorio (figura 40.8b). Estas contracciones mezclan el quimo y convierten los glóbulos de grasa en pequeñas gotas que pronto se cubren con sales biliares manteniéndolas separadas. Las gotas más pequeñas presentan un área mayor para que las enzimas conviertan las grasas en ácidos grasos y monoglicéridos.

Los cálculos biliares, que son piedritas de colesterol y sales biliares, se pueden formar en la vesícula biliar. La mayoría son inofensivas, pero si bloquean el conducto biliar o interfieren de alguna otra manera con la función de la vesícula deben ser extirpadas quirúrgicamente.

Los productos resultantes de la digestión son absorbidos a través de la membrana epitelial del intestino delgado hacia el ambiente interno. En la siguiente sección nos enfocamos en la forma en que pasa cada tipo de producto.

Controles sobre la digestión

El sistema nervioso, el sistema endocrino y los nervios de la pared digestiva controlan la digestión. La llegada del alimento al estómago produce señales que fluyen a lo largo de vías reflejas hacia los músculos y las glándulas digestivas. Otras vías alertan al cerebro. En respuesta, los músculos digestivos se contraen y las glándulas secretan hormonas hacia la sangre (tabla 40.2). Una comida abundante produce contracciones más fuertes que una comida pequeña. La composición de la comida también afecta, por ejemplo, el vaciado del estómago tarda más después de una comida rica en grasas.

La razón por la que el estrés crónico o el ejercicio, inmediatamente después de la comida, pueden causar problemas digestivos es porque ambas actividades provocan que las neuronas simpáticas hagan que los músculos digestivos se contraigan más lentamente (sección 33.8).

Tabla 40.2 Principales controles hormonales de la digestión

Hormona	Fuente	Efectos sobre el sistema digestivo
Gastrina	Estómago	Estimula la secreción gástrica de ácido
Colecistoquinina (CCK)	Intestino delgado	Estimula la secreción pancreática de enzimas y la contracción de la vesícula biliar
Secretina	Intestino delgado	Estimula la secreción pancreática de bicarbonato y disminuye las contracciones del intestino delgado.

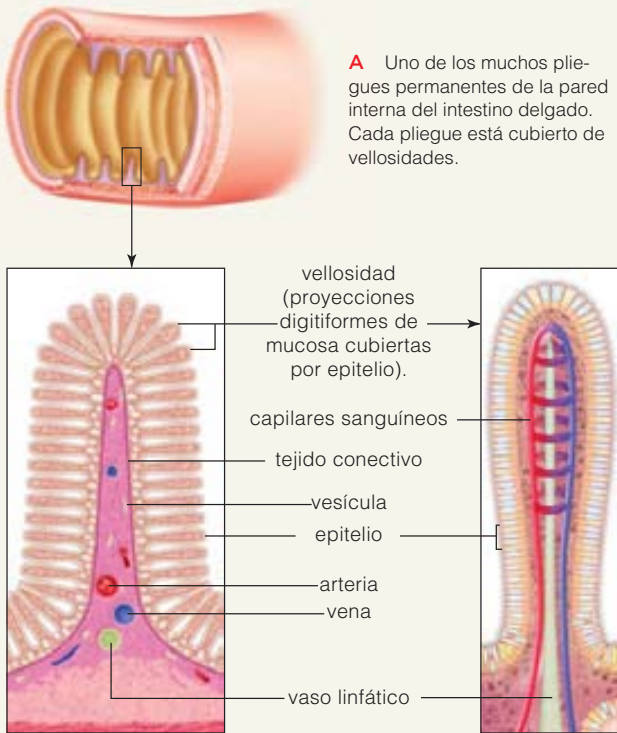
Para repasar en casa

¿Dónde y cómo ocurre la digestión?

- La digestión comienza en la boca y continúa en el estómago, pero la mayor parte ocurre en el intestino delgado.
- La actividad enzimática, la acidez y los procesos mecánicos convierten los alimentos en moléculas orgánicas que pueden ser absorbidas.

40.5 Absorción en el intestino delgado

- El intestino delgado es el principal sitio de absorción de los productos de la digestión.
- Conexiones con Monómeros orgánicos 3.3-3.5, Lisozima 38.2.



B En la superficie de cada pliegue de mucosa hay muchas estructuras digitiformes absorbentes llamadas vellosidades.

C Las vellosidades están cubiertas por células epiteliales especializadas. También contiene capilares sanguíneos y vasos linfáticos.

D Células epiteliales en la mucosa intestinal. Los cuatro tipos que se muestran abajo son agrandamientos a color de las células ubicadas en la superficie de la vellosidad mostrada en (c).

Las células dentadas absorbentes son las más abundantes en las vellosidades. Su corona de microvellosidades se extiende hasta el lumen intestinal. Las enzimas del intestino delgado estudiadas en la sección anterior son sintetizadas en la membrana plasmática de las células dentadas. Otras células de la mucosa secretan moco, hormonas o lisozima (una enzima que digiere las paredes celulares de las bacterias).



De la estructura a la función

El intestino delgado posee un diámetro de unos 2.5 cm (1 pulgada). Es el segmento más largo del tubo digestivo. Extendido mediría de 5 a 7 m (16 a 23 pies). El agua y los nutrientes atraviesan la membrana de este largo tubo para llegar al ambiente interno.

Tres características del intestino delgado favorecen la absorción. Primera, la membrana epitelial está plegada (figura 40.9a). Segunda, cada pliegue posee millones de estructuras digitiformes absorbentes llamadas **vellosidades (o villi)** (figura 40.9b). Cada uno contiene un vaso linfático y vasos sanguíneos (figura 40.9c). Tercera, la mayor parte de las células que se encuentran en la superficie de las vellosidades son **células dentadas** (figura 40.9d) con extensiones membranas llamadas **microvellosidades** que se proyectan hacia el lumen. En conjunto todos los pliegues y proyecciones hacen que el área de la superficie de la mucosa intestinal sea aproximadamente del tamaño de la mitad de una cancha de tenis.

Las células dentadas funcionan tanto para la digestión como para la absorción. Las enzimas digestivas que se encuentran en la superficie de las microvellosidades metabolizan azúcares, fragmentos de proteínas y nucleótidos, como se aprecia en la tabla 40.1. En la superficie de las microvellosidades también hay muchas proteínas transportadoras que actúan en la absorción, como se explica más adelante.

Además de las células dentadas, la membrana epitelial del intestino delgado posee células secretoras (figura 40.9d) de hormonas, moco y sustancias químicas antibacterianas, como la lisozima (sección 38.2).

¿Cómo se absorben los materiales?

Absorción de agua y solutos Diariamente, después de comer y beber, se mandan de 1 a 2 L de líquidos al intestino delgado. Las secreciones del estómago, las glándulas accesorias y la membrana intestinal contribuyen con otros 6 o 7 L. Cerca del 80% del agua presente en ese líquido es absorbido a través de la membrana del intestino delgado hacia el ambiente interno por ósmosis (sección 5.6). Las proteínas transportadoras presentes en la membrana plasmática de las células dentadas acarrean sales, azúcares y aminoácidos.

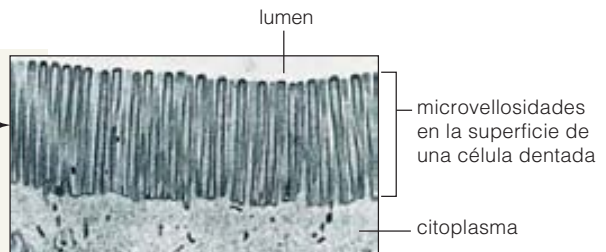


Figura 40.9 Animada Membrana del intestino delgado.

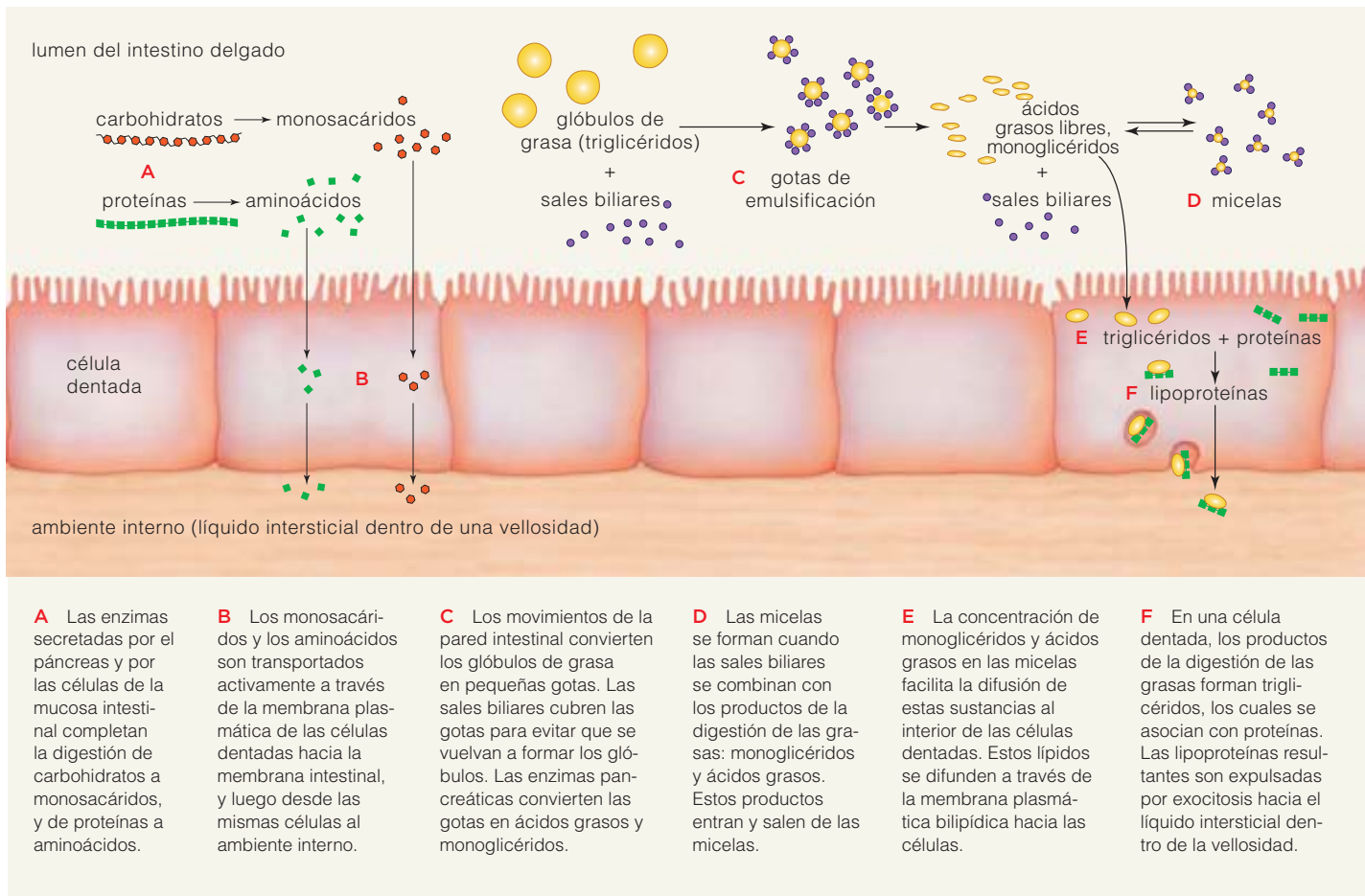


Figura 40.10 Animada Resumen de la digestión y absorción en el intestino delgado.
Investiga: ¿Qué representan los puntos morados en las micelas? *Respuesta: sales biliares.*

dos desde el lumen intestinal hacia estas células. Luego, otras proteínas transportadoras llevan estos solutos desde las células dentadas hacia el líquido intersticial dentro de una vellosidad (figura 40.10b). Este movimiento de solutos crea un gradiente osmótico y el agua se mueve en la misma dirección.

El líquido intersticial, el agua, sales, azúcares y aminoácidos entran a los capilares sanguíneos que se encuentran dentro de las vellosidades. Luego, la sangre los distribuye a todo el cuerpo.

Absorción de grasas Los ácidos grasos y los monoglicéridos, siendo solubles en grasas, son liberados por la digestión y entran a las vellosidades por difusión a través de la bicapa lipídica de las células dentadas. Recuerda que las sales biliares ayudan a la digestión de grasas cubriéndolas cuando se acumulan en gotas (sección 40.4 y figura 40.10c).

Las sales biliares también se combinan con los productos de la digestión de las grasas para formar gotas diminutas llamadas micelas (figura 40.10d). Cuando los ácidos grasos y los monoglicéridos de una micela entran en contacto con una célula dentada, se difunden al interior de ésta última

(figura 40.10e). Las sales biliares que se encontraban en la micela permanecen en el lumen intestinal donde se convertirán en parte de nuevas micelas.

Dentro de las células dentadas, los monoglicéridos y los ácidos grasos forman triglicéridos, que se unen a proteínas. Las lipoproteínas resultantes se mueven por exocitosis hacia el líquido intersticial que se encuentra dentro de las vellosidades (figura 40.10f). Los triglicéridos entran a los vasos linfáticos desde ese líquido intersticial. La linfa, y los triglicéridos, finalmente drenan hacia el torrente sanguíneo (sección 37.10).

Para repasar en casa

¿Cómo se absorben las sustancias en el intestino delgado?

- Con una mucosa plegada, vellosidades y microvellosidades, el intestino delgado tiene una vasta superficie para absorber agua y nutrientes.
- Las sustancias son absorbidas a través de las células dentadas que cubren la superficie libre de cada vellosidad. Los mecanismos de transporte activo y pasivo ayudan a cruzar al agua y a los solutos, mientras que la formación de micelas a los productos solubles en grasas.

40.6 El intestino grueso

■ El intestino grueso es más ancho que el intestino delgado, pero también mucho más corto: mide aproximadamente 1.5 m (5 pies) de longitud.

Estructura y función del intestino grueso

No todo lo que entra al intestino delgado puede o debe ser absorbido. Las contracciones musculares impulsan material no digerible del intestino delgado al intestino grueso, como bacterias y células mucosas muertas, sustancias inorgánicas y algo de agua. A medida que los desechos pasan por el intestino grueso se compactan para formar las **heces**. La compactación ocurre a medida que el intestino grueso bombea de forma activa iones de sodio hacia afuera del lumen, hacia el ambiente interno. El agua pasa por ósmosis.

El cecum, que tiene forma de copa, es la primera parte del intestino grueso (figura 40.11a). Una bolsa alargada llamada **apéndice** se extiende a partir de ese punto. Desde el cecum, la materia entra al colon ascendente, que va hacia

arriba a lo largo de la cavidad abdominal. El colon transversal se extiende a través de esta cavidad y el colon descendente se conecta al recto (figura 40.5 y 40.11).

La contracción del músculo liso de la pared del colon mezcla su contenido y lo impulsa a lo largo de su trayecto. Comparado con otras regiones del tubo digestivo, los desechos se mueven más despacio a través del colon, el cual tiene un pH moderado. Estas condiciones favorecen el crecimiento de bacterias como la *Escherichia coli*. Las bacterias producen vitaminas K y B₁₂ que son absorbidas a través de la mucosa del colon.

Después de una comida, la gastrina y las señales de los nervios autónomos causan que gran parte del colon se contraiga con fuerza, lo que impulsa a las heces hacia el recto. El recto se distiende, lo que activa un reflejo de defecación para expulsar las heces. El sistema nervioso puede anular este reflejo activando la contracción del esfínter del ano.

Trastornos del intestino grueso

Los adultos sanos normalmente defecan una vez al día, en promedio. El estrés emocional, una dieta baja en fibra, el poco ejercicio y algunos medicamentos, pueden causar estreñimiento. En estos casos, la defecación ocurre menos de tres veces por semana, es difícil y produce pequeñas heces secas y duras. El estreñimiento ocasional generalmente desaparece por sí solo. Un problema crónico debe consultarse con el médico. La diarrea, evacuación frecuente de heces líquidas, puede ser el resultado de una infección bacteriana o de problemas con los controles nerviosos. Si se prolonga causa deshidratación y afecta los niveles de solutos en la sangre.

La apendicitis, o inflamación del apéndice, requiere de tratamiento inmediato. La extirpación del apéndice inflamado evita que se reviente y libere una gran cantidad de bacterias a la cavidad abdominal. Su ruptura puede causar una infección mortal.

Algunas personas se encuentran predisuestas genéticamente a desarrollar pólipos en el colon, pequeñas protuberancias que aparecen en la pared del mismo (figura 40.11b). La mayoría de los pólipos son benignos, pero algunos pueden volverse cancerosos. Si se detecta a tiempo el cáncer de colon es curable. La presencia de sangre en las heces y los cambios dramáticos en los hábitos intestinales pueden ser síntomas de cáncer de colon y deben ser reportados a tu médico. Además, cualquiera con más de 50 años de edad debe someterse a una colonoscopia, estudio en el cual los especialistas utilizan una cámara para examinar el colon en busca de pólipos o cáncer.

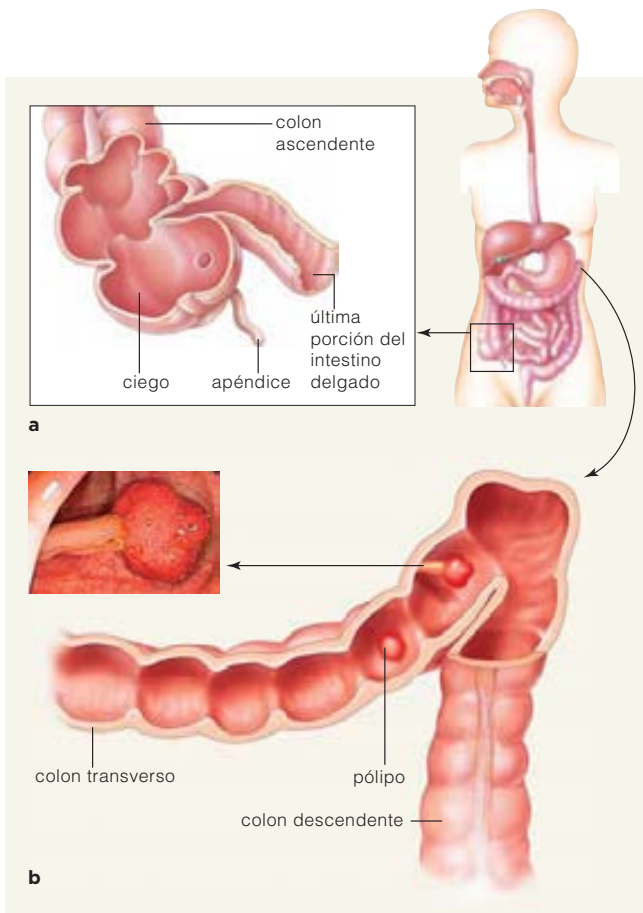


Figura 40.11 (a) Ubicación del ciego y el apéndice del intestino grueso. (b) Diagrama y foto de pólipos en el colon transversal.

Para repasar en casa

¿Cuál es la función del intestino grueso?

■ El intestino grueso completa el proceso de absorción, luego concentra, almacena y elimina los desechos.

- La mayoría de los compuestos orgánicos son metabolizados para ser utilizados como energía, almacenados o usados para formar compuestos orgánicos más grandes.
- Conexiones con a Glucógeno 3.3, Metabolismo del alcohol, introducción al capítulo 6, Circulación sistémica 37.5.

La figura 40.12a muestra las principales rutas por las cuales las moléculas orgánicas de los alimentos son cambiadas e intercambiadas en el cuerpo. Las células vivas constantemente reciclan algunos carbohidratos, lípidos y proteínas al romperlos. Utilizan los productos resultantes como fuente de energía y como precursores para la síntesis de otras moléculas. Los sistemas nervioso y endocrino regulan este proceso.

El **hígado** es un gran órgano que participa en la digestión y la homeostasis (figura 40.12b). Toda la sangre de los capilares del intestino delgado entra a la vena portal hepática, que la lleva al hígado. La sangre fluye a través de los capilares del hígado antes de regresar al corazón (sección 37.5).

El hígado ayuda a proteger al cuerpo contra sustancias peligrosas que fueron consumidas o formadas como resultado de la digestión. Por ejemplo, en el capítulo 6 explicamos el papel del hígado en la desintoxicación alcohólica, y cómo el abuso del alcohol puede dañar este órgano esencial. Otro ejemplo: el amoníaco (NH_3) es un producto tóxico del metabolismo de los aminoácidos. El hígado convierte el amoníaco en urea, que es un compuesto mucho menos tóxico. La urea es transportada por la sangre hacia los riñones donde es excretada en la orina.

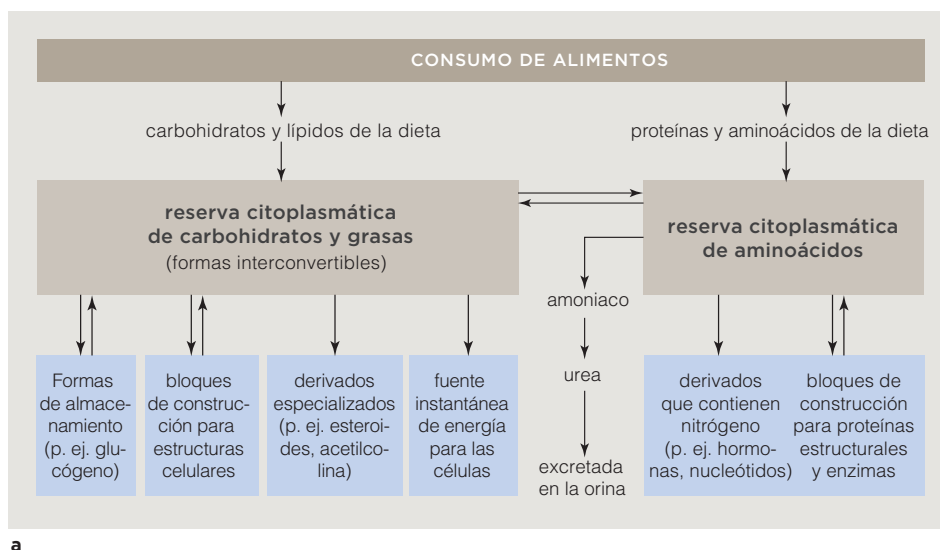
La mayor parte de las vitaminas liposolubles del cuerpo, como las vitaminas A y D, son almacenadas en el hígado, al igual que la glucosa. Después de una comida, el hígado y las células musculares toman glucosa y la convierten en glucógeno (sección 3.3). El exceso de carbohidratos y proteínas también es convertido en grasas, que son almacenadas principalmente en el tejido adiposo.

Entre comidas, el cerebro utiliza la mayor parte de la glucosa circulante en la sangre. El cerebro no puede utilizar grasas ni proteínas como fuente de energía. Otras células del cuerpo usan sus reservas de glucógeno y grasas. Las células adiposas degradan las grasas en glicerol y ácidos grasos, los cuales entran a la sangre. Las células hepáticas metabolizan glucógeno y liberan glucosa, que también entra a la sangre. Las células del cuerpo toman los ácidos grasos liberados y la glucosa, utilizándolos para producir combustible en forma de ATP.

Para repasar en casa

¿Qué pasa con los compuestos absorbidos por el tubo digestivo?

- Los compuestos absorbidos son llevados por la sangre hasta el hígado. El hígado elimina sustancias peligrosas y almacena vitaminas y glucosa. La glucosa se almacena como glucógeno.
- El tejido adiposo toma carbohidratos y proteínas absorbidas y las convierte en grasas.
- Entre comidas, el hígado metaboliza el glucógeno almacenado y libera sus subunidades de glucosa hacia la sangre. Esto asegura que el cerebro, que sólo puede usar carbohidratos como combustible, siempre tenga un suministro adecuado de energía.



a

Funciones del hígado

Forma la bilis (ayuda en la digestión de las grasas), elimina el exceso de colesterol y los pigmentos respiratorios de la sangre.

Controla los niveles de aminoácidos en la sangre, convierte el amoníaco en urea.

Controla los niveles de glucosa en la sangre, es la principal reserva de glucógeno.

Elimina de la sangre las hormonas que ya realizaron su función.

Elimina de la sangre las toxinas consumidas, como el alcohol.

Elimina los glóbulos rojos dañados y muertos, y almacena hierro.

Almacena algunas vitaminas.

b



Figura 40.12 (a) Resumen de las principales vías del metabolismo orgánico. Las células continuamente metabolizan y sintetizan carbohidratos, grasas y proteínas. La mayor parte de la urea se forma en el hígado, un órgano que se encuentra en medio del metabolismo orgánico (b).

- El comer brinda a tus células una fuente de energía y provisiones de materiales esenciales.
- Conexiones con Grasas trans capítulo 3 Introducción, Carbohidratos 3.3, Lípidos 3.4, Proteínas 3.5, Quinoa 23.10.

Recomendaciones dietéticas de la USDA

Los científicos del Departamento de Agricultura de Estados Unidos (USDA por sus siglas en inglés) y otras agencias gubernamentales están buscando dietas que ayuden a prevenir la diabetes, el cáncer y otros problemas de salud. Periódicamente actualizan sus guías nutricionales. Por ejemplo, en 2005, reemplazaron la tradicional pirámide nutricional con un programa basado en internet, que genera recomendaciones específicas según la edad, sexo, estatura, peso y nivel de actividad (figura 40.13). Para gene-



Guía nutricional de la USDA	
Grupo de alimentos	Cantidad recomendada
Vegetales	2.5 tazas por día
Vegetales de color verde oscuro	3 tazas por semana
Vegetales anaranjados	2 tazas por semana
Leguminosas	3 tazas por semana
Vegetales que contienen almidón	3 tazas por semana
Otros vegetales	6.5 tazas por semana
Frutas	2 tazas por día
Productos lácteos	3 tazas por día
Granos	6 onzas (170 gramos) por día
Granos enteros	3 onzas (85 gramos) por día
Otros granos	3 onzas (85 gramos) por día
Pescado, aves	5.5 (156 gramos) onzas por día y carne magra
Aceites	24 (0.85 onzas) gramos por día

Figura 40.13 Ejemplos de la guía nutricional del Departamento de Agricultura de Estados Unidos (USDA). Estas recomendaciones son para mujeres entre 10 y 30 años que hacen menos de 30 minutos de ejercicio intenso al día. Las porciones brindan un consumo diario de hasta 2,000 kilocalorías.

rar tu propio plan de comidas, visita el sitio de la USDA: www.mypyramid.gov.

En contraste con la dieta de un estadounidense típico, las nuevas guías recomiendan disminuir el consumo de granos refinados, grasas saturadas, ácidos grasos trans, endulzantes calóricos o azúcar adicional, y sal (no más de una cucharadita al día). También recomiendan comer más verduras y frutas ricas en potasio y fibra, granos enteros y productos lácteos bajos en grasa o sin ella. Cerca del 55% de la ingesta calórica diaria debe provenir de los carbohidratos.

Carbohidratos ricos en energía

Las frutas frescas, los granos enteros y las verduras, especialmente las leguminosas como los chícharos y los frijoles, proveen carbohidratos complejos en abundancia (sección 3.3). El cuerpo metaboliza el almidón presente en estos alimentos y los convierte en glucosa, que es tu principal fuente de energía. Estos alimentos también suministran vitaminas esenciales y fibra. Comer alimentos ricos en fibra soluble ayuda a bajar el nivel de colesterol y puede reducir el riesgo de padecer una enfermedad cardíaca. Una dieta rica en fibra no soluble ayuda a prevenir el estreñimiento.

Frecuentemente se dice que los alimentos que contienen muchos carbohidratos procesados como la harina blanca, el azúcar refinado y el jarabe de maíz están llenos de “calorías vacías”. Ésta es una manera de decir que aportan muy pocas vitaminas y fibra.

Grasas buenas y malas

Tú no podrías vivir sin lípidos. La membrana celular incorpora fosfolípidos y colesterol, uno de los esteroides. Las grasas sirven como reserva de energía, aislamiento y amortiguamiento. También ayudan a almacenar vitaminas liposolubles.

El ácido linoleico y el alfa-linoleico son **ácidos grasos esenciales**. El cuerpo humano no puede producirlos, así que tú debes obtenerlo de lo que comes. Ambos son grasas insaturadas, sus largas cadenas de carbono poseen dos o más enlaces dobles (tabla 40.3). Las grasas insaturadas son líquidas a temperatura ambiente (sección 3.4).

Podemos dividir los ácidos grasos poliinsaturados en dos categorías: ácidos grasos omega-3 y ácidos grasos omega-6. Los omega-3, que son la principal grasa presente en el aceite de pescados como la sardina, parecen tener efectos benéficos para la salud. Los estudios sugieren que una dieta rica en omega-3 puede reducir el riesgo de enfermedades cardiovasculares, disminuir la inflamación asociada con la artritis reumatoide y ayudar a los diabéticos a controlar los niveles de glucosa en la sangre.

El ácido oleico, la principal grasa presente en el aceite de oliva, también podría tener efectos benéficos. Es monoinsaturada, lo que significa que su cadena de carbono sólo tiene un enlace doble. Una dieta en la que el aceite de oliva sustituya a las grasas saturadas ayuda evitar enfermedades del corazón.



Los productos lácteos y las carnes son ricos en grasas saturadas y colesterol. El exceso de estos alimentos aumenta el riesgo de padecer enfermedades cardíacas, infartos y algunos tipos de cáncer.

Los ácidos grasos *trans* o grasas *trans* son sintetizados a partir de aceites vegetales. Sin embargo, poseen una estructura molecular que los hace peor para el corazón que las grasas saturadas (Introducción al capítulo 3).

Proteínas para la construcción del cuerpo

Los aminoácidos son los bloques de construcción de las proteínas (sección 3.5). Tus células pueden sintetizar algunos aminoácidos pero debes obtener ocho **aminoácidos esenciales** más de los alimentos. Ellos son: metionina (o cisteína, su equivalente metabólico), isoleucina, leucina, lisina, fenilalanina, treonina, triptófano y valina.

La mayoría de las proteínas presentes en la carne son “completas”, ya que su proporción de aminoácidos satisfacen las necesidades nutricionales de un ser humano. Casi todas las proteínas vegetales son incompletas, ya que carecen de uno o más aminoácidos esenciales para los seres humanos. Las proteínas de la quinoa (*Chenopodium quinoa*) son la excepción (sección 23.10).

Para obtener los aminoácidos requeridos de una dieta vegetariana, tienes que combinar los alimentos vegetales para poder obtener los aminoácidos faltantes de uno en otros. Por ejemplo, el arroz y los frijoles juntos proporcionan todos los aminoácidos necesarios, pero no sucede así cuando los consumes de manera independiente. Eso no significa que tienes que ingerir los dos alimentos complementarios a la vez, pero sí en un periodo de 24 horas.

Las dietas bajas en carbohidratos y ricas en proteínas

Mucha gente hace dietas bajas en carbohidratos pero ricas en proteínas y grasas para estimular una rápida pérdida de peso. La efectividad y los efectos a la salud a largo plazo son controversiales. Sabemos que el aumento en el consumo de proteínas aumenta la producción de amoníaco (sección 40.7). Las enzimas del hígado convierten ese amoníaco en urea, la que los riñones filtran de la sangre y excretan en la orina. Además, cuando el organismo utiliza más grasas que carbohidratos como su principal fuente de energía se forman unos desechos metabólicos ácidos llamados

Table 40.3 Principales tipos de lípidos en la dieta

Ácidos grasos poliinsaturados: Líquidos a temperatura ambiente; esenciales para la salud.

Ácidos grasos omega3

Ácido alfa linoléico y sus derivados

Fuentes: nueces, aceites vegetales, pescado.

Omega-6 fatty acids

Linoleic acid and its derivatives

Sources: Nut oils, vegetable oils, meat

Ácidos grasos monoinsaturados: Líquidos a temperatura ambiente. La principal fuente es el aceite de oliva. Es benéfico en cantidades moderadas.

Ácidos grasos saturados: Sólidos a temperatura ambiente. La principal fuente son las carnes y los productos lácteos, el aceite de palma y el aceite de coco. Su consumo excesivo puede aumentar el riesgo de enfermedades cardíacas.

Ácidos grasos *trans* (grasas hidrogenadas): Sólidos a temperatura ambiente. Es producido a partir de aceites vegetales y utilizado en muchos alimentos procesados. El consumo excesivo puede aumentar el riesgo de enfermedades cardíacas.

cetonas, las que deben ser filtradas de la sangre y eliminadas. De esta manera, una dieta alta en grasas y proteínas hace que los riñones trabajen más duro, lo que aumenta el riesgo de padecer problemas renales. Las personas que tienen problemas con la función renal deberán evitar este tipo de dietas.

Para repasar en casa

¿Cuáles son los principales tipos de nutrientes que los humanos necesitan?

■ Los carbohidratos son convertidos en glucosa, que es la principal fuente de energía del cuerpo. Los alimentos ricos en carbohidratos complejos también brindan fibra y vitaminas.

■ Las grasas se queman como energía y son utilizadas como material de construcción. Las grasas poliinsaturadas y monoinsaturadas deben suministrar la mayor parte de tus calorías a través de grasas. El consumo excesivo de grasas saturadas y grasas *trans* aumenta el riesgo de padecer enfermedades cardíacas.

■ Las proteínas son la fuente de aminoácidos usados para construir las proteínas de tu propio cuerpo. La carne provee todos los aminoácidos esenciales. La mayoría de los alimentos vegetales carecen de uno o más aminoácidos, pero cuando se combinan correctamente pueden satisfacer todas las necesidades de aminoácidos del ser humano.

■ Además de los principales nutrientes, el cuerpo requiere de ciertas sustancias orgánicas e inorgánicas para funcionar adecuadamente.

■ Conexiones con Cadena de transferencia de electrones 6.4, Coenzimas 6.3, Hormonas tiroideas 35.6, Ceguera 34.10, Hemoglobina 37.2.

Las **vitaminas** son sustancias orgánicas esenciales en pequeñas cantidades; ninguna otra sustancia puede llevar a cabo sus funciones metabólicas. Como mínimo, las células humanas requieren las 13 vitaminas que aparecen en la

tabla 40.4. Cada una de ellas desempeña un papel específico. Por ejemplo, la vitamina B, niacina, es modificada para sintetizar NAD, una coenzima (sección 6.3).

Los **minerales** son sustancias inorgánicas indispensables para el crecimiento y la supervivencia porque ninguna otra puede realizar sus funciones (tabla 40.5). Por ejemplo, todas tus células usan hierro como componente de las cadenas de transferencia de electrones (sección 6.4). Los glóbulos rojos requieren hierro para fabricar la hemoglobina transportadora de oxígeno (sección 37.2). El yodo es esencial para el desarrollo de un sistema nervioso saludable y para sintetizar hormona tiroidea (sección 35.6).

Tabla 40.4 Principales vitaminas: fuentes, funciones y efectos de excesos y deficiencias*

Vitamina	Fuentes comunes	Principales funciones	Efectos de deficiencia crónica	Efectos de excesos extremos
Vitaminas solubles en grasas				
A	Su precursor proviene del beta caroteno presente en frutas amarillas, vegetales amarillos o con hojas verdes, además de leche fortificada, yema de huevo, pescado e hígado.	Usada en la síntesis de pigmentos visuales, huesos, dientes; mantiene los epitelios.	Piel seca y escamosa; baja resistencia a las infecciones; ceguera nocturna, ceguera permanente.	Fetos malformados; pérdida de cabello; cambios en la piel; daño hepático y óseo; dolor óseo.
D	La forma inactiva es sintetizada en la piel y activada en hígado, riñones. Se encuentra en pescados, yema de huevo y productos lácteos fortificados.	Estimula el crecimiento y la mineralización de los huesos, mejora la absorción de calcio.	Deformidades de los huesos en niños; reblandecimiento de los huesos en adultos.	Crecimiento retardado; daño renal; depósitos de calcio en tejidos blandos.
E	Granos enteros, vegetales de color verde oscuro, aceites vegetales.	Contrarrestan los efectos de los radicales libres; ayuda a mantener las membranas celulares, bloquea el metabolismo de vitaminas A y C en el tubo digestivo.	Lisis de glóbulos rojos, daño nervioso.	Debilidad muscular; fatiga; dolores de cabeza; náuseas.
K	Las enterobacterias sintetizan la mayor parte; también se halla en vegetales con hojas verdes y en la col.	Coagulación de la sangre; formación de ATP vía transporte de electrones.	Coagulación anormal de la sangre, sangrados severos.	Anemia; daño hepático e ictericia.
Vitaminas solubles en agua				
B ₁ (tiamina)	Granos enteros, vegetales con hojas verdes, leguminosas, carnes magras, huevos.	Formación de tejido conectivo; utilización de folatos, acción de coenzima.	Retención de agua en tejidos, sensación de ardor; cambios en el corazón, mala coordinación.	Ninguno reportado a partir de los alimentos; posible shock producido por inyecciones frecuentes.
B ₂ (riboflavina)	Granos enteros, pollo, pescado, huevo, leche.	Acción de coenzima (FAD)	Lesiones cutáneas.	Ninguno reportado.
B ₃	Vegetales con hojas verdes, papas, cacahuates, aves, pescado, puerco, carne.	Acción de coenzima (NAD ⁺)	Contribuye a la pelagra (daño a la piel, tubo digestivo, sistema nervioso, etc.)	Enrojecimiento de la piel; posible daño hepático.
B ₆	Espinacas, tomates, papas, carnes.	Coenzima en el metabolismo de aminoácidos.	Daño a piel, músculo y nervios; anemia.	Problemas de coordinación, pérdida de sensibilidad en los pies.
Ácido pantoténico	En muchos alimentos (carnes, levadura y yema de huevo especialmente).	Coenzima en el metabolismo de la glucosa, síntesis de ácidos grasos y esteroides.	Fatiga; ardor en las manos; dolores de cabeza; náuseas.	Ninguno reportado; puede causar diarrea ocasionalmente.
Folato (ácido fólico)	Vegetales de color verde oscuro, granos enteros, levadura, carnes magras. Las enterobacterias producen algo de folato.	Coenzima en el metabolismo de ácidos nucleicos y aminoácidos.	Un tipo de anemia; lengua inflamada, diarrea, problemas de crecimiento; trastornos mentales.	Enmascara la deficiencia de vitamina B ₁₂ .
B ₁₂	Aves, pescado, carnes rojas, productos lácteos (excepto la mantequilla).	Coenzima en el metabolismo de ácidos nucleicos.	Un tipo de anemia; problemas en la función nerviosa.	Ninguno reportado.
Biotina	Leguminosas, yema de huevo; las bacterias del colon producen parte de ella.	Coenzima en la formación de grasas y glucógeno, así como en el metabolismo de aminoácidos.	Piel escamosa (dermatitis); legua escaldada; depresión; anemia.	Ninguno reportado.
C (ácido ascórbico)	Frutas y vegetales, especialmente cítricos, moras, melón, col, brócoli y pimiento verde.	Síntesis de colágeno; posiblemente inhibe los efectos de los radicales libres; rol estructural en huesos, cartilagos y dientes; usado en el metabolismo de los carbohidratos.	Escorbuto; mala cicatrización de heridas; problemas de inmunidad.	Diarrea y otros problemas digestivos; puede alterar los resultados de algunas pruebas de laboratorio.

* El Departamento de Alimentos y Medicinas de Estados Unidos han estado trabajando en las directrices para la adecuada ingesta diaria.

Las personas saludables pueden obtener todas las vitaminas y minerales que necesitan de una dieta bien balanceada. En la mayoría de los casos, los suplementos de estas sustancias son necesarios sólo para los vegetarianos estrictos, los ancianos, enfermos crónicos o aquellos que toman medicamentos que interfieren la absorción de nutrientes.

Además de vitaminas y minerales, una dieta saludable debe incluir **fitoquímicos**, también conocidos como fitonutrientes. Estas moléculas orgánicas se encuentran en alimentos de origen vegetal y si bien es cierto que no son esenciales, pueden reducir el riesgo de padecer ciertas enfermedades. Por ejemplo, comer hojas verdes asegura un consumo adecuado de los pigmentos vegetales luteína y zeaxantina. Una dieta baja en estos fitoquímicos aumenta el riesgo de degeneración macular, que es una causa importante de ceguera (sección 34.10). Otro ejemplo: las isoflavinas, presentes en los productos de soya, pueden ayudar a

bajar los niveles de colesterol en la sangre y proteger contra enfermedades cardíacas.

Ten esto en mente. Entre más colores tengan las verduras de tu plato, mayor será la variedad de fitoquímicos en tu alimentación.

Para repasar en casa

¿Qué papel juegan las vitaminas, los minerales y los fitonutrientes?

- Las vitaminas son moléculas orgánicas con un papel importante en el metabolismo.
- Los minerales son sustancias inorgánicas con un papel esencial.
- Los fitoquímicos son moléculas vegetales que no son indispensables pero que pueden reducir el riesgo de algunas enfermedades.

Tabla 40.5 Principales minerales: fuentes, funciones y efectos de excesos y deficiencias*

Mineral	Fuentes comunes	Funciones principales	Efectos de deficiencia crónica	Efectos del exceso extremo
Calcio	Productos lácteos, vegetales de color verde oscuro, leguminosas secas.	Formación de huesos y dientes; coagulación de la sangre; acción neural y muscular.	Detención del crecimiento; huesos frágiles, problemas nerviosos; espasmos musculares.	Problemas de absorción de otros minerales; cálculos renales en personas susceptibles.
Cloro	Sal de mesa (generalmente hay mucha en la dieta).	Formación de HCl en el estómago; contribuye al equilibrio ácido-base en el estómago; acción neural.	Calambres musculares; problemas de crecimientos, falta de apetito.	Contribuye a la hipertensión en algunas personas.
Cobre	Nueces, leguminosas, mariscos, agua.	Usado en la síntesis de melanina, hemoglobina y algunos componentes de cadena de transporte.	Anemia; cambios en los huesos y en los vasos sanguíneos.	Náuseas; daño hepático.
Flúor	Agua fluorada, té, mariscos.	Mantenimiento de huesos y dientes.	Desgaste de los dientes.	Problemas digestivos; manchas en los dientes y deformidad del esqueleto en casos crónicos.
Yodo	Pescado marino, moluscos, sal yodada, productos lácteos.	Formación de hormona tiroidea.	Crecimiento de la tiroides (bocio) y problemas del metabolismo.	Bocio tóxico.
Hierro	Granos enteros, vegetales con hojas verdes, leguminosas, nueces, huevos, carnes magras, fruta seca, moluscos.	Formación de hemoglobina y citocromo (componente de la cadena de transporte).	Anemia, problemas de inmunidad.	Daño hepático; shock; infarto cardíaco.
Magnesio	Granos enteros, leguminosas, nueces, productos lácteos.	Rol de coenzima en el ciclo ATP-ADP; rol en la función muscular y nerviosa.	Debilidad y dolor muscular; problemas de la función neural.	Problemas en la función neural.
Fósforo	Granos enteros, aves, carnes rojas.	Componente de huesos, dientes, ácidos nucleicos, ATP y fosfolípidos.	Debilidad muscular; desmineralización de los huesos.	Problemas de absorción de minerales hacia el hueso.
Potasio	La pura dieta provee las cantidades necesarias	Función muscular y neural; rol en síntesis de proteína y en equilibrio ácido-base.	Debilidad muscular.	Debilidad muscular; parálisis, infarto del corazón.
Sodio	Sal de mesa, la dieta provee las cantidades necesarias.	Rol clave en el equilibrio sal-agua del cuerpo; rol en función muscular y neural.	Calambres musculares.	Hipertensión en personas susceptibles.
Azufre	Proteínas en la dieta.	Componente de proteínas del cuerpo.	Ninguno reportado.	Ninguno reportado.
Zinc	Granos enteros, leguminosas, nueces, carnes, mariscos.	Componente de enzimas digestivas; rol en el crecimiento normal, curación de heridas, formación de espermatozoides, paladar y olfato.	Problemas del crecimiento; piel escamosa; problemas de inmunidad.	Náuseas, vómito, diarrea; problemas de inmunidad y anemia.

* El Departamento de Alimentos y Medicinas de Estados Unidos han estado trabajando en las directrices para la adecuada ingesta diaria.

40.10 Preguntas difíciles, respuestas sorprendentes

- La cantidad de células adiposas no aumenta después del nacimiento. Al aumentar de peso, estas células ya existentes se llenan con más grasa.
- Conexiones con Tejido graso 32.3, Sistema límbico 33.11, Insulina 35.8, Diabetes 35.9, Inflamación 38.4.

Peso y salud El sobrepeso tiene un efecto negativo sobre la salud. Entre otras cosas, aumenta el riesgo de padecer diabetes tipo 2, hipertensión arterial, enfermedades cardíacas, cáncer de mama, de colon, artritis y cálculos biliares.

¿Por qué el sobrepeso tiene efectos negativos? Como explicamos en la sección 8.7, los triglicéridos presentes en las células adiposas son la principal forma de energía almacenada en el organismo. Las células adiposas de las personas que tienen un peso saludable contienen una cantidad moderada de triglicéridos y funcionan normalmente. En las personas obesas, el exceso de estas moléculas distiende las células adiposas y altera su funcionamiento. Al igual que otras células dañadas, las células adiposas distendidas envían señales que originan una reacción inflamatoria (sección 38.4). La inflamación crónica resultante daña los órganos del cuerpo y aumenta el riesgo de padecer cáncer.

Las células adiposas inflamadas también aumentan la secreción de señales que interfieren con la acción de la insulina. Recuerda que esta hormona estimula a las células para que tomen el azúcar de la sangre (sección 35.8). Cuando la insulina ya no es efectiva, el resultado es la diabetes tipo 2 (sección 35.9).

Armados con el conocimiento de cómo el peso afecta la salud, los investigadores están buscando maneras de atenuar o eliminar las señales enviadas por estas células. Un día podría ser posible evitar que las células adiposas padezcan estos efectos, pero por ahora, la única manera de prevenirlos es perdiendo el exceso de peso.

¿Cuál es el peso corporal “correcto”? La figura 40.14 presenta una de las guías de peso más aceptada para hombres y mujeres. El índice de masa corporal (IMC) es otra guía. Es una medida diseñada para ayudar a manejar los riesgos a la salud asociados al aumento de peso. Tú puedes calcular tu índice de masa corporal con la siguiente fórmula:

IMC =
$$\frac{\text{peso (en libras)} \times 703}{\text{estatura (en pulgadas)}^2}$$

Generalmente se dice que las personas con un IMC de entre 25 y 29.9 tienen sobrepeso. Una puntuación de 30 o más indica **obesidad**: una sobreabundancia de grasa en el tejido adiposo que puede ocasionar serios problemas de salud. La forma en que la grasa del cuerpo se distribuye también ayuda a predecir los riesgos. Los depósitos de grasa justo por encima de la línea del cinturón, como en una “barriga cervicera”, están asociados con los mayores riesgos de padecer problemas cardíacos. Los depósitos de grasa justo por debajo de la piel de los brazos y piernas, comúnmente conocidos como celulitis, tienen menos efecto sobre el corazón.

Si tu IMC es muy alto, hacer dieta por ti mismo probablemente no lo reducirá a un nivel saludable. Cuando simplemente comes menos de lo normal, tu cuerpo reduce su tasa metabólica para conservar energía. ¿Entonces, cómo puedes perder peso? Debes reducir tu consumo de calorías y aumentar el gasto de energía. Para muchas personas, esto significa comer porciones razonables de alimentos nutritivos bajos en calorías y hacer ejercicio regularmente.

La energía almacenada en los alimentos se expresa en kilocalorías o Calorías (con C mayúscula). Una kilocaloría es igual a 1,000 calorías, que son unidades de energía calórica.

Aquí hay una manera de calcular cuántas kilocalorías debes consumir diariamente para mantener el peso deseado. Primero, multiplica el peso (en libras) por 10,

Figura 40.14 Cómo estimar el peso “ideal” en adultos. Los valores mostrados corresponden a un estudio a largo plazo hecho en Harvard respecto a la relación entre el exceso de peso y el riesgo de padecer problemas cardiovasculares. El “ideal” varía. Está influenciado por factores específicos como la estructura del esqueleto, ya que los huesos son pesados.



si no eres una persona físicamente activa; por 15 si eres moderadamente activo y por 20 si eres muy activo. Luego, resta una de las siguientes cantidades del resultado de la multiplicación:

<i>Edad:</i> 25-34	<i>Resta:</i> 0
35-44	100
45-54	200
55-64	300
más de 65	400

Por ejemplo, si tienes 25 años, eres muy activo y pesas 120 libras (54 kg), requerirás $120 \times 20 = 2400$ kilocalorías diariamente para mantener tu peso; para perder peso necesitas menos. Esta cantidad es sólo un estimado. También deben considerarse otros factores como la estatura. Una persona que mide 1.67 m (5 pies 2 pulgadas) y es activa no requiere tanta energía como alguien que mide 1.83 m (6 pies) o más y cuyo peso es el mismo.

Genes, hormonas y obesidad Numerosos estudios han explorado la función que la genética juega en la obesidad. Por ejemplo, Claude Bouchard estudió la sobreingesta experimental de alimentos por parte de 12 parejas de gemelos varones. Todos eran delgados entre 20 y 29 años. Durante 100 días no hicieron ejercicio y se adhirieron a una dieta que les suministraba 6,000 calorías adicionales a lo normal.

Todos subieron de peso, pero unos lo hicieron tres veces más que otros. Los miembros de cada pareja de gemelos tendieron a ganar la misma cantidad de peso, lo que sugiere que los genes afectan la respuesta a la sobrealimentación. En otra prueba, Bouchard sometió a parejas de gemelos obesos a una dieta baja en calorías. Otra vez, los individuos perdieron una cantidad de peso parecida.

Como indicamos en la introducción del capítulo, estamos aprendiendo más acerca de cómo los genes que codifican las hormonas contribuyen a la obesidad. La figura 40.15 detalla la forma en que los investigadores descubrieron el rol de la hormona leptina, supresora del apetito, en ratones. Los investigadores también han identificado el gen de la leptina en humanos, en el cromosoma 7 (apéndice VII).

La deficiencia de leptina del tipo observada en ratones, es muy rara en humanos. Sin embargo, se encontró que tres primos de una familia turca padecen una deficiencia completa de leptina. Los tres eran muy obesos. Cuando los investigadores de la UCLA les administraron inyecciones de leptina, perdieron 50% de peso corporal sin siquiera ponerse a dieta. Aparentemente, las inyecciones causaron cambios en sus cerebros. Los estudios mostraron un aumento en la materia gris del giro cingulado, una porción del sistema límbico que sabe por otros estudios que afecta el hambre (sección 33.11).

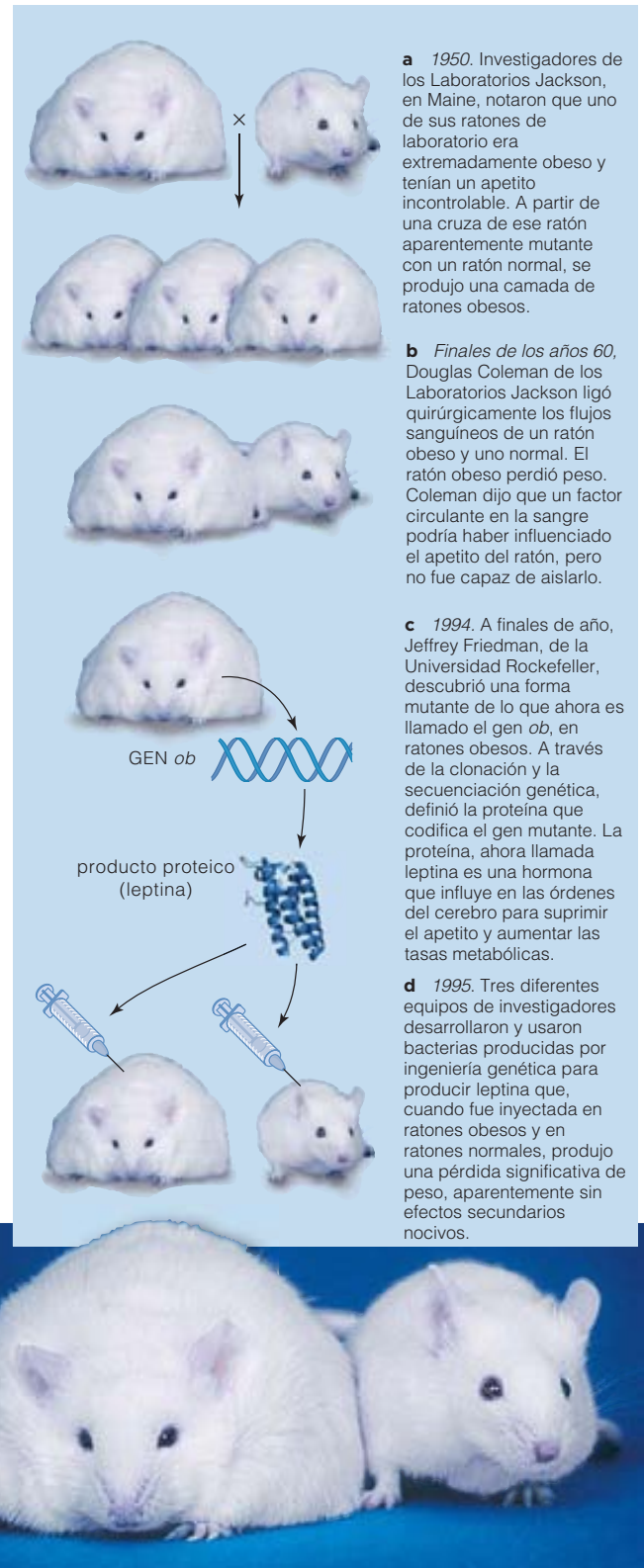


Figura 40.15 Cronología de hallazgos de laboratorio que identificaron la leptina como un factor hereditario que afecta el peso corporal.

Los estadounidenses comen cada vez menos en casa. Esto beneficia a la enorme cantidad de restaurantes de comida rápida. Sin embargo, éstas aumentan el riesgo de padecer obesidad y diabetes. Una parte del problema son las porciones gigantes. El otro es que la gente no hace elecciones saludables. Muchos restaurantes de comida rápida ahora ofrecen ensaladas o hamburguesas vegetarianas, pero la mayoría de los comensales prefieren opciones ricas en grasas y calorías.

¿Por qué opción votarías?

Muchas comidas rápidas son ricas en grasas saturadas y calorías. ¿Deberían estos alimentos llevar etiquetas de advertencia? Visita CengageNOW para ver los detalles y vota en línea.



Resumen

Sección 40.1 Un **sistema digestivo** convierte los alimentos en moléculas lo suficientemente pequeñas para que sean absorbidas hacia el ambiente interno. También almacena y elimina cualquier material no absorbido y estimula la homeostasis por sus interacciones con otros sistemas. Algunos invertebrados tienen un **sistema digestivo incompleto**, que es como una bolsa con una sola abertura. La mayoría de los animales y todos los vertebrados tienen un **sistema digestivo completo**, que es un tubo con dos aberturas (boca y ano) y áreas especializadas entre las dos.

Las características del sistema digestivo se pueden adaptar a la dieta de cada animal. Por ejemplo, las cámaras estomacales múltiples del ganado y otros **rumiantes** les permiten maximizar los nutrientes que obtienen de las plantas.

- Usa la animación de CengageNOW para comparar los sistemas digestivos de los vertebrados.

Sección 40.2 La **faringe** humana es la entrada a los sistemas digestivo y respiratorio. La **peristalsis** mueve el alimento hacia el **esófago** y a través de un **esfínter** (un anillo muscular que puede cerrar una abertura) hacia el **estómago**, que es el inicio del **tracto gastrointestinal**. Del estómago, la materia se mueve hacia el **intestino delgado**. La mayor parte de la digestión ocurre en este lugar y también aquí se absorbe la mayoría de los nutrientes y del agua. El **intestino grueso** concentra los desechos no digeridos que son almacenados en el **recto** hasta que son expulsados por el **ano**.

- Usa la animación de CengageNOW para explorar los componentes del sistema digestivo humano.

Sección 40.3 Los dientes están formados principalmente por **dentina**, una sustancia que parece hueso, con una cubierta de esmalte. Parten los alimentos en pedacitos que son cubiertos por saliva de las **glándulas salivales**. Ésta contiene la enzima **amilasa salival** que inicia el proceso de digestión de los almidones.

Sección 40.4 La digestión de las proteínas comienza en el estómago, donde las células de su membrana (la **mucosa**) liberan **líquido gástrico**. Éste contiene enzimas que digieren otras enzimas y ácido. Se mezcla en los alimentos y forma una sustancia semilíquida llamada **quimo**.

La mayor parte de la digestión se completa en el intestino delgado, que recibe varias enzimas digestivas del páncreas. La **bilis**, que ayuda a la digestión de las grasas, se fabrica en el hígado y se almacena en la **vesícula biliar**. La secreción de bilis al intestino delgado produce la **emulsificación** de las grasas, para convertirlas en pequeñas gotas que las hace más fácilmente digeribles.

Los sistemas nervioso y endocrino responden al volumen y la composición de los alimentos en el sistema digestivo. Causan cambios en la actividad muscular y en la tasa de secreción de hormonas y enzimas.

Sección 40.5 La mucosa del intestino delgado tiene muchos pliegues. En cada uno de ellos hay estructuras absorbentes multicelulares llamadas **vellosidades**. Muchas de las células localizadas en la superficie de cada vellosidad son **células dentadas** que tienen **microvellosidades** en su superficie. Las células dentadas participan en la digestión y la absorción. Sus muchas proteínas de membrana transportan sales, azúcares simples y aminoácidos del lumen intestinal al interior de los vellos. El vaso sanguíneo dentro de cada vellosidad toma los azúcares y aminoácidos absorbidos.

Los monoglicéridos y aminoácidos pasan al interior de una célula dentada, donde se combinan con las proteínas. El resultado es una lipoproteína que se mueve por exocitosis hacia el líquido intersticial, para entrar a los vasos linfáticos que los llevan a la sangre.

- Usa la animación de CengageNOW para conocer la estructura del intestino delgado y la forma en que absorbe los nutrientes.

Sección 40.6 El intestino grueso absorbe iones y agua para compactar los desechos sólidos no digeridos y formar las **heces**. El **apéndice** es una extensión delgada de la primera parte del intestino grueso.

Sección 40.7 Los pequeños compuestos orgánicos absorbidos del tubo digestivo son almacenados, usado en biosíntesis como fuente de energía o excretados por otros sistemas. La sangre que fluye a través del intestino delgado viaja junto al **hígado**, el cual elimina las toxinas ingeridas y almacena el exceso de glucosa en forma de glucógeno.

Secciones 40.8, 40.9 Los alimentos deben suministrar tanto energía como precursores, incluyendo **aminoácidos esenciales** y **ácidos grasos esenciales**. También deben incluir dos tipos adicionales de compuestos necesarios para el metabolismo: **vitaminas**, que son orgánicas, y **minerales**, que son inorgánicos; además de los **fitoquímicos**, moléculas vegetales no esenciales, pero que pueden mejorar la salud y prevenir ciertas enfermedades.

Sección 40.10 Un exceso de grasas u **obesidad** estresa las células adiposas y aumenta el riesgo de padecer muchas enfermedades. Para mantener tu peso corporal, la ingesta de energía (calórica) deber estar equilibrado con el gasto de energía. Los factores genéticos influyen en lo difícil que es para una persona alcanzar y mantener un peso saludable. Las hormonas pueden influir tanto el apetito como la tasa metabólica.

- Usa la interacción de CengageNOW para calcular tu índice de masa corporal.

Ejercicio de análisis de datos

El gen *AMY-1* de los humanos codifica la amilasa salival, una enzima que desdobra el almidón. El número de copias de este gen varía, y la gente con más copias generalmente produce más enzima. Además, el promedio de número de copias del *AMY-1* difiere entre grupos culturales.

George Perry y sus colegas especularon que las duplicaciones del gen *AMY-1* conferiría una ventaja selectiva en grupos culturales donde el almidón es parte importante de la dieta. Para probar su hipótesis, los científicos compararon el número de copias del *AMY-1* entre los miembros de siete diferentes grupos culturales que tenían diferentes dietas tradicionales. La figura 40.16 muestra sus resultados.

1. Los tubérculos ricos en almidón son parte importante de la dieta de los Hadza, en África, mientras que la pesca sostiene a los Yakut de Siberia. Casi 60% de los Yakut tenían menos de cinco copias del *AMY-1*. ¿Qué porcentaje de los Hadza tenía menos de cinco copias?
2. Ninguno de los mbuti (recolectores de la selva) tuvo más de 10 copias del *AMY-1*. ¿Y los estadounidenses europeos?
3. ¿Estos datos confirman la hipótesis de que una dieta rica en almidones favorece las duplicaciones del *AMY-1*?

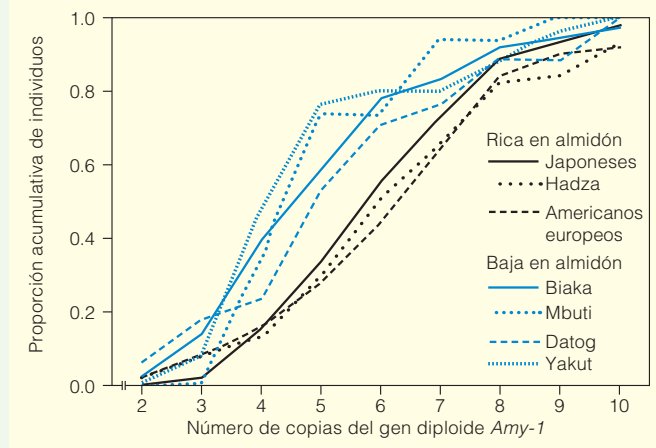


Figure 40.16 Número de copias del gen *AMY-1* entre los miembros de las culturas que tradicionalmente tienen dietas de alto o bajo almidón. Los Hadza, Biaka, Mbuti y Datog son tribus de África. Los Yakut viven en Siberia.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. La función de un sistema digestivo es _____.
a. secretar enzimas c. eliminar desechos
b. absorber compuestos d. todas las anteriores
2. La digestión de la proteínas empieza en _____.
a. la boca c. intestino delgado
b. el estómago d. colon
3. La mayoría de los nutrientes son absorbidos en _____.
a. la boca c. el intestino delgado
b. el estómago d. el colon
4. La bilis interviene en la digestión y absorción de _____.
a. carbohidratos c. proteínas
b. grasas d. aminoácidos
5. Los monosacáridos y los aminoácidos absorbidos desde el intestino delgado entran a _____.
a. los vasos sanguíneos c. gotas de grasa
b. los vasos linfáticos d. el intestino delgado
6. El mayor número de bacterias vive en _____.
a. El estómago c. El intestino grueso
b. El intestino delgado d. El esófago
7. El pH es más bajo en _____.
a. el estómago c. el intestino grueso
b. el intestino delgado d. el esófago
8. La mayor parte del agua que entra al tubo digestivo es absorbida a través de la membrana de _____.
a. el estómago c. el intestino grueso
b. el intestino delgado d. el esófago
9. Son sustancias inorgánicas con roles metabólicos esenciales que ninguna otra sustancia puede realizar _____.
a. fitonutrientes c. vitaminas
b. minerales d. a y c
10. Cierto o falso. Los alimentos ricos en glucosa pasan del intestino delgado al hígado, el cual almacena la glucosa en forma de glucógeno _____.
a. grasas b. proteínas c. carbohidratos d. vitaminas

12. El amoníaco es transformado en urea, menos tóxica, por _____.
a. el hígado b. el estómago c. la vesícula biliar d. el recto
13. Los ácidos grasos esenciales son _____.
a. grasas *trans* c. grasas poliinsaturadas
b. grasas saturadas d. lisina y metionina
14. Relaciona cada órgano con una función digestiva.

___ Vesícula biliar	a. produce bilis
___ Intestino grueso	b. compacta los residuos no digeridos
___ Hígado	c. secreta la mayor parte de las enzimas digestivas
___ Intestino delgado	d. absorbe la mayoría de los nutrientes
___ Estómago	e. secreta jugo gástrico
___ Páncreas	f. almacena y secreta bilis

■ Visita [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. La anorexia nerviosa es un trastorno en el que las personas, con frecuencia mujeres, dejan de comer. Aunque el nombre significa "pérdida nerviosa del apetito", la mayoría de los afectados están obsesionados con la comida y continuamente tienen hambre. La anorexia nerviosa tiene causas complejas, como factores genéticos (recientemente descubiertos). La incidencia de anorexia ha aumentado durante los últimos 20 años. ¿Es posible que un aumento en la frecuencia de los alelos que ponen en riesgo a la gente de padecer anorexia haya sido la causa de la elevación del número de casos reportados?
2. El almidón y el azúcar tienen el mismo número de calorías por gramo. Sin embargo, no todos los vegetales tienen la misma densidad calórica. Por ejemplo, una porción de camote hervido proporciona 1.2 calorías por gramo aproximadamente, mientras que una porción de col sólo proporciona 0.3 g. ¿Cuál podría ser la causa de la diferencia de las calorías que tu cuerpo obtiene de estos dos alimentos?

Preservación del entorno interno

IMPACTOS Y PROBLEMAS

La verdad en un tubo de ensayo

¿Clara u oscura? ¿Limpia o turbia? ¿Mucha o poca? Hacer preguntas acerca de la orina y examinarla es un arte antiguo (figura 41.1). Hace unos 3,000 años en India el pionero de la medicina, Susruta, reportó que algunos pacientes presentaban exceso de ella, que era dulce y atraía insectos. Con el tiempo el problema fue llamado diabetes mellitus, que se puede traducir como “orinar agua dulce”. Los médicos aún la diagnostican midiendo el nivel de azúcar, aunque han reemplazado la prueba del sabor por análisis químicos.

En la actualidad, los médicos examinan rutinariamente niveles de pH y concentraciones de solutos, como proteínas, en la orina para monitorear la salud de sus pacientes. Una orina ácida sugiere problemas metabólicos. Una alcalina puede indicar una infección. Los riñones dañados producen una orina rica en proteínas. Abundancia de sales puede ser el resultado de deshidratación o de problemas con las hormonas que controlan la función renal. Algunos análisis químicos especiales detectan sustancias producidas por el cáncer de riñón, vejiga y próstata.

Las pruebas de orina caseras de modalidad “hágalo usted mismo” son muy populares. Si una mujer está planeando quedar

embarazada puede utilizar una prueba para medir en su orina los niveles de hormona luteinizante (LH) cuya función consiste en estimular la liberación de un óvulo por parte del ovario. Otro examen de venta libre puede revelar si ya está embarazada, incluso existen otros que ayudan a las mujeres mayores a detectar el descenso en los niveles de hormonas, señal de que están entrando a la menopausia.

No todos tienen prisa por examinar su orina. Los medallistas olímpicos pueden perder sus preseas cuando las pruebas obligatorias revelan que han usado sustancias prohibidas. Los jugadores de las grandes ligas de béisbol accedieron a someterse a exámenes sólo después de repetidas acusaciones de que algunas estrellas tomaban esteroides. La Asociación Nacional Atlética Universitaria (*National Collegiate Athletic Association*, NCAA, por sus siglas en inglés) examina anualmente las muestras de unos 3,300 estudiantes atletas en busca de sustancias que mejoran el desempeño atlético y de otras “drogas callejeras”.

Si usas marihuana, cocaína, éxtasis o alguna otra sustancia psicoactiva, los desechos de tu organismo te delatarán. Después de que los ingredientes activos de la marihuana entran a la sangre, el hígado los convierte en otro compuesto. A medida que los riñones filtran la sangre, éstos se unen a la orina. Puede tomar hasta 10 días para que todas las moléculas de la droga queden metabolizadas y eliminadas del cuerpo. Hasta que eso suceda, las pruebas pueden detectarlas.

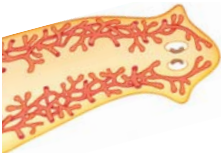
Es asombroso que las secreciones del sistema urinario sean un fidedigno indicador de la salud, del estatus hormonal y del uso de drogas. Diariamente, un par de riñones del tamaño del puño filtran toda la sangre del cuerpo humano, y lo hacen más de 40 veces. Cuando todo está bien, los riñones liberan al cuerpo del exceso de agua y solutos nocivos, incluidas toxinas, hormonas y drogas.

Hasta esta unidad, has estudiado varios sistemas que trabajan para que las células tengan oxígeno, nutrientes, agua y otras sustancias. Ahora toca a los que mantienen la composición, el volumen e incluso la temperatura del ambiente interno.



¡Mira el video! **Figura 41.1** En esta página, un médico del siglo XVII y una enfermera examinan una muestra de orina. La consistencia, el color, el olor y, por lo menos en el pasado, el sabor, dan pistas sobre las condiciones de salud del paciente. Este fluido se forma dentro de los riñones y da pistas sobre los cambios anormales en el volumen y la composición de la sangre y del líquido intersticial. En la página siguiente, Prueba de orina para detectar la presencia de drogas.

Conceptos básicos



Mantenimiento del líquido extracelular

Los animales continuamente producen desechos metabólicos donde ganan y pierden agua y solutos. Aun así la composición y el volumen del fluido extracelular siempre debe mantenerse dentro de un rango muy estrecho. La mayoría de los animales tienen órganos que cumplen con esta tarea. [Secciones 41.1-1.3](#)



El sistema urinario de los humanos

Éste se encuentra formado por dos riñones, dos uréteres, vejiga y uretra. Dentro de cada riñón, millones de nefronas filtran agua y solutos de la sangre. La mayor parte de ello regresa a la sangre y el resto sale del cuerpo en forma de orina. [Sección 41.4](#)



Qué hacen los riñones

La orina se forma mediante procesos de filtración, reabsorción y secreción. Su contenido es ajustado continuamente gracias a las respuestas hormonales y de comportamiento relacionados con cambios en el ambiente interno que, al igual que el mecanismo de la sed, influyen en su concentración. [Secciones 41.5-41.8](#)



Ajuste de la temperatura corporal

Las pérdidas de calor hacia fuera del cuerpo, las ganancias de calor del ambiente y de la actividad metabólica, determinan la temperatura corporal de un animal. Las adaptaciones en la forma de cada animal y el comportamiento ayudan a mantener su temperatura dentro de un rango tolerable. [Secciones 41.9, 41.10](#)



Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo, verás como la ósmosis (sección 5.6) afecta la ganancia y la pérdida de agua en el cuerpo de los animales, y conocerás a un grupo de animales que tienen vacuolas contráctiles (22.2). También aprenderás más acerca de los eficientes riñones de los amniotas (26.7).
- Recordarás que la respiración aeróbica (8.1) produce agua, y el metabolismo de las proteínas (40.7) produce amoníaco, que es la razón por la cual una dieta rica en proteínas (40.8) puede afectar los riñones.
- Tu conocimiento del pH y los sistemas amortiguadores (buffers)(2.6) te ayudarán a entender el equilibrio ácido-base en el cuerpo.
- Aprenderás los roles de los osmorreceptores (34.1), el hipotálamo (33.10), glándula pituitaria (35.3), glándulas suprarrenales (35.10) y el sistema nervioso autónomo (33.8), en la regulación de los líquidos corporales. También conocerás otro reflejo espinal (33.9).
- El estudio de la temperatura corporal se referirá otra vez a las propiedades del agua (2.5), formas de energía (6.1), controles de retroalimentación (27.3), golpe de calor (27.4), glándulas sudoríparas (32.7) y fiebre (38.4).

¿Por qué opción votarías? Los candidatos para algún empleo en ocasiones son examinados para descartar el uso de drogas y alcohol por medio de la orina. ¿Debería el empleador tener autorización para solicitar una muestra antes de contratar a una persona, o tales pruebas son un invasión a la intimidad del individuo? Visita CengageNOW para ver los detalles y vota en línea. Sólo disponible en inglés.

41.1

Mantenimiento del fluido extracelular

- Todos los animales constantemente adquieren y pierden agua y solutos, pero deben mantener estable el volumen y la composición de su ambiente interno, el fluido extracelular.
- Conexiones con Ósmosis 5.6, Respiración aeróbica 8.1, Amoníaco 40.7.

Por peso, todos los organismos están formados principalmente por agua, con sales disueltas y otros solutos. El líquido que se encuentra fuera de las células, el fluido extracelular (FEC), sirve como ambiente interno del cuerpo. En los humanos y otros vertebrados el fluido extracelular se compone principalmente de líquido intersticial, que llena los espacios que hay entre las células y la porción líquida de la sangre denominada plasma (figura 41.2).

El mantenimiento de la composición de solutos y del volumen del fluido extracelular dentro del rango que las células vivas pueden tolerar, es la principal función de la homeostasis. Las ganancias de agua y solutos necesitan ser balanceadas por las pérdidas de los mismos. Un animal puede perderlos en las heces, la orina, por exhalaciones y en secreciones; pero ganarlos al comer y beber. En especies acuáticas el agua también entra y sale del cuerpo mediante ósmosis, a través de la superficie del cuerpo (sección 5.6).

En todos los animales, las reacciones metabólicas ponen agua y solutos en el FEC. Las moléculas más abundantes de desechos metabólicos son dióxido de carbono y amoníaco, producidos por la respiración aeróbica y durante el proceso cuando los aminoácidos o los ácidos nucleicos son metabolizados (sección 40.7). El dióxido de carbono se difunde a través de la superficie del cuerpo o con ayuda de los órganos respiratorios. En muchos animales, los órganos excretores liberan al cuerpo del amoníaco y otros solutos no deseados.

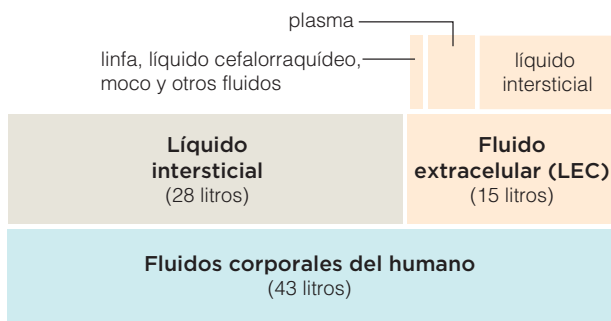


Figura 41.2 Distribución de fluidos en el cuerpo humano.

Para repasar en casa

¿Cuál es la función de los órganos excretores?

- Los órganos excretores ayudan a mantener el volumen y la composición del líquido extracelular, eliminando agua y algunos solutos.

41.2

Cómo mantienen los invertebrados el equilibrio de líquidos

- Muchos invertebrados regulan el volumen y la composición de sus líquidos corporales a través de la acción de órganos excretores.
- Conexión con Vacuola contráctil 22.2.

Las esponjas están entre los invertebrados más simples; no tienen tejidos ni órganos (sección 25.4) y excretan los desechos metabólicos a nivel celular. Todas sus células están localizadas cerca de la superficie del cuerpo, de esta manera los desechos metabólicos pueden simplemente difundirse hacia el agua circundante.

Las esponjas de agua dulce enfrentan un reto que comparten con todos los animales que viven en ese mismo ámbito. Su fluido corporal contiene una mayor concentración de solutos que el agua que las rodea. Como resultado, el agua constantemente entra al cuerpo por ósmosis. En estas esponjas, ese flujo hacia dentro es contrarrestado por la acción de **vacuolas contráctiles** parecidas a las de los protistas (sección 22.2). El líquido se acumula dentro de dicho organelo, que se contrae y expulsa el líquido hacia el exterior a través de un poro.

En los nemátodos, un grupo de lombrices planas de agua dulce, un par de órganos excretores tubulares ramificados se extienden a lo largo de todo su cuerpo (figura 41.3), los cuales tienen una gran cantidad de **células ciliadas**. Al ser observados al microscopio dan la apariencia de una flama incandescente. El movimiento de los cilios lleva el líquido intersticial al interior de ambos tubos, lo impulsa a lo largo de éstos, y lo expulsa a través de poros hacia la superficie del cuerpo.

Una lombriz de tierra es un anélido segmentado con una cavidad (o celoma) corporal llena de líquido y el sis-

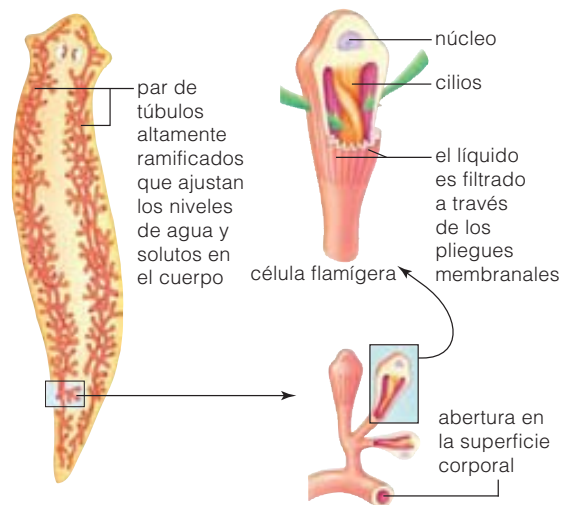


Figura 41.3 Órganos excretores de las planarias. La acción de los cilios en las células flamígeras lleva el flujo de líquido intersticial hacia el interior de los túbulos ramificados y luego hacia el exterior del cuerpo a través de los poros que hay en la superficie de éste.

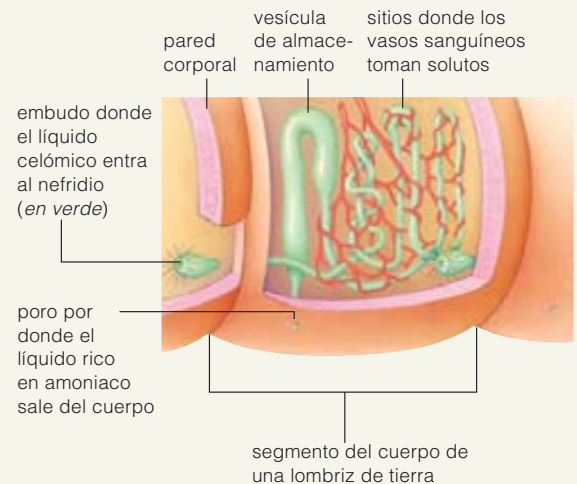


Figura 41.4 Sistema excretor de una lombriz de tierra. La mayoría de los segmentos corporales tienen un par de nefridios. Un nefridio se muestra en el diagrama de color verde. El líquido celómico entra en él a través de un embudo ciliado anterior a éste y a medida que viajan los solutos esenciales salen para llegar a los vasos sanguíneos adyacentes (en rojo). Este proceso permite que el líquido rico en amoníaco salga del cuerpo a través de un poro.

tema circulatorio cerrado (sección 25.7). La mayoría de los segmentos del cuerpo tienen un par de órganos excretores tubulares llamados **nefridios**. El extremo anterior de cada nefridio es un embudo ciliado que recoge el líquido celómico del segmento adyacente (figura 41.4). A medida que el líquido fluye a través de la porción tubular del nefridio, los solutos esenciales y agua salen para ser reabsorbidos por los vasos sanguíneos más próximos, mientras que los desechos permanecen en el tubo. El líquido rico en amoníaco que se forma durante este proceso es almacenado en un órgano parecido a una vejiga antes de salir del cuerpo a través de un poro.

Los artrópodos que viven en tierra como insectos, arañas y ciempiés, no excretan amoníaco; en su lugar, algunas enzimas presentes en su sangre lo convierten en **ácido úrico**, que junto con otros solutos son transportados activamente hacia los **túbulos de Malpighi**. Éstos son órganos excretores, largos y delgados, que se conectan y terminan en el tubo digestivo (figura 41.5). Los solutos son bombeados de la sangre hacia estos túbulos y tanto el agua como los solutos pasan a través de éstos mediante ósmosis hasta que son drenados.

A diferencia del amoníaco, el ácido úrico no necesita estar disuelto en una gran cantidad de agua para poder ser excretado del cuerpo. De esta manera casi toda el agua captada por los órganos excretores puede ser reabsorbida hacia la sangre a través de la pared del recto, mientras que el ácido úrico sale en forma de cristales mezclados con una muy pequeña porción de agua sólo para producir una pasta espesa.



túbulo de Malpighi
porción del tubo digestivo



Figura 41.5 Microfotografía tomada con un microscopio de barrido electrónico de los túbulos de Malpighi (en dorado) de una abeja. Los túbulos son proyecciones del tubo digestivo (rosado). Son bañados por la sangre de la abeja y toman sustancias de ésta.

Para repasar en casa

¿Cómo regulan los invertebrados el volumen y la composición de su líquido corporal?

- Las esponjas son animales simples que no poseen órganos excretores. Los desechos pasan al exterior a través de la pared corporal y el exceso de agua es expulsado por vacuolas contráctiles.
- Los nemátodos y las lombrices de tierra tienen órganos excretores tubulares que llevan líquido con amoníaco disuelto hacia un poro ubicado en la superficie del cuerpo.
- Los insectos convierten el amoníaco en ácido úrico, el cual es llevado por los túbulos de Malpighi al tubo digestivo. La excreción de ácido úrico en lugar de amoníaco reduce la pérdida de agua.

■ Todos los vertebrados tienen un par de riñones, que son órganos excretores que filtran desechos metabólicos y toxinas al exterior de la sangre, ajustando los niveles de soluto.

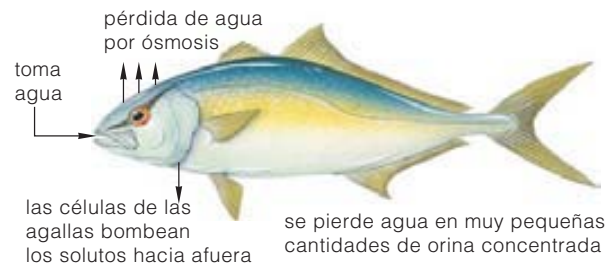
■ Conexiones con Osmosis 5.6, caracteres de los amniotas 26.7.

Los vertebrados tienen un **sistema urinario** que filtra agua y solutos de la sangre. Luego los reabsorbe o excreta a medida que se necesitan para mantener el volumen y la composición del líquido extracelular. Un par de órganos llamados **riñones** filtran la sangre. El sistema urinario interactúa con otros sistemas como se ilustra en la figura 41.6.

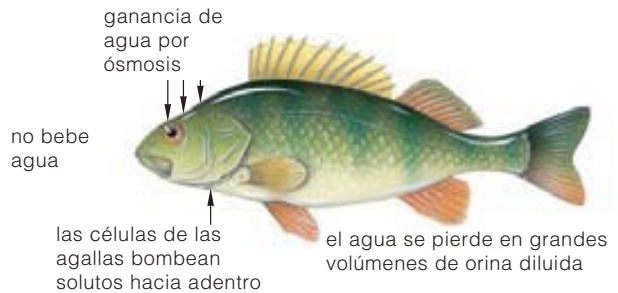
Equilibrio de líquidos en peces y anfibios

La mayor parte de los invertebrados marinos tienen líquidos corporales con la misma concentración de solutos que el agua de mar. Como resultado, no existe el movimiento de agua hacia adentro ni hacia afuera como consecuencia de la ósmosis. Los líquidos corporales de los tiburones y otros peces cartilaginosos también son isotónicos con respecto al agua de mar, aunque tienen diferentes tipos de solutos. Los peces mantienen una alta concentración interna de solutos reteniendo grandes cantidades de urea, escasa en el agua de mar.

Los peces óseos tienen líquidos corporales que son más salados que el agua dulce, pero menos que el agua de mar. Así, donde quiera que vivan, tienen que enfrentar un reto osmótico. Un pez marino con huesos pierde agua por ósmosis a través de su superficie corporal, especialmente por las agallas. Para reemplazar esa pérdida, el pez traga agua salada y luego bombea las sales no deseadas a través de sus agallas (figura 41.7a). Produce además una pequeña cantidad de orina que contiene algunas sales.



a Pez óseo marino: los fluidos corporales son menos salados que el agua que los rodea; son hipotónicos.



b Pez óseo de agua dulce: los líquidos corporales son más salados que el agua que los rodea; son hipértónicos.

Figura 41.7 Equilibrio de líquidos y solutos en peces óseos.

En contraste, un pez óseo de agua dulce continuamente gana agua. No bebe, pero aun así produce un gran volumen de orina diluida. Los solutos perdidos en la orina son reemplazados por los que fueron absorbidos por el tubo digestivo, y por los iones de sodio bombeados hacia el interior a través de las agallas.

Cuando están en el agua, los anfibios enfrentan el mismo reto que el pez espinoso de agua dulce. El agua se mueve hacia adentro a través de su piel. Muchos evitan que su líquido corporal se diluya demasiado bombeando iones a través de la piel.

En tierra, los anfibios tienden a perder agua cuando ésta se evapora de su cuerpo. La mayoría de los anfibios excretan su amoníaco o urea como adultos, pero algunos que pasan la mayor parte del tiempo en un hábitat seco excretan ácido úrico. Convertir urea en ácido úrico requiere energía, pero este costo es contrarrestado por el beneficio de reducir la cantidad de agua requerida para la excreción.

Equilibrio de líquidos en reptiles, aves y mamíferos

La piel a prueba de agua y un par de eficientes riñones son dos de las características que adaptan a los amniotas (reptiles, aves y mamíferos) a vivir en tierra (sección 26.7).

Los reptiles y las aves convierten el amoníaco en ácido úrico, mientras que los mamíferos lo convierten en **urea**. Se necesitan de 20 a 30 veces más porciones de agua para excretar 1 gramo de urea, que para excretar 1 gramo de ácido úrico. Es por ello que un mamífero típico requiere más agua

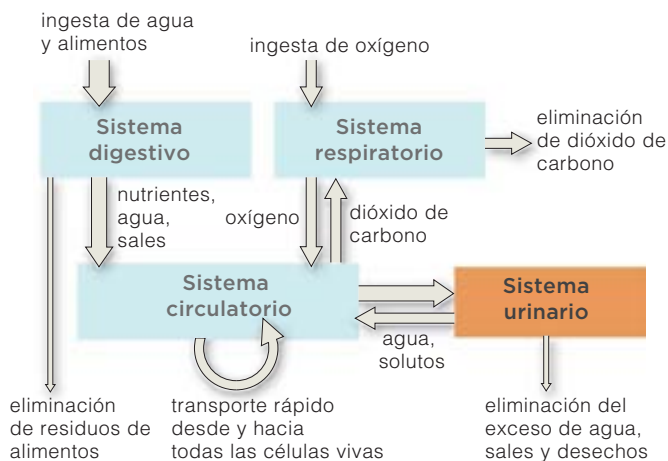
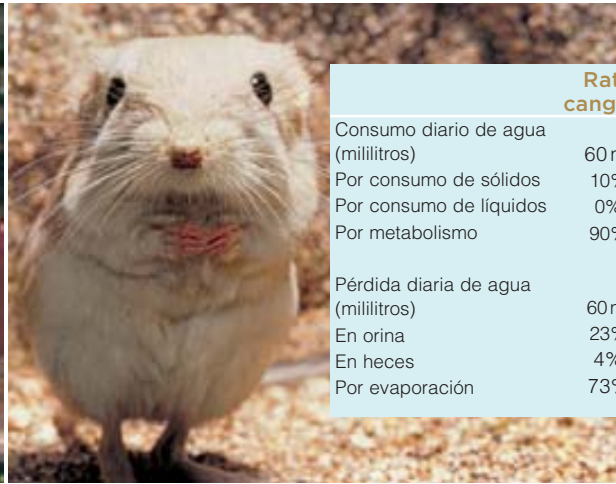


Figura 41.6 Vínculos funcionales entre los sistemas urinario, digestivo, respiratorio y circulatorio. Guiados por los sistemas nervioso y endocrino; estos sistemas ayudan a mantener la homeostasis.



	Rata canguro	Humano
Consumo diario de agua (mililitros)	60 ml	2600 ml
Por consumo de sólidos	10%	33%
Por consumo de líquidos	0%	54%
Por metabolismo	90%	13%
Pérdida diaria de agua (mililitros)	60 ml	2600 ml
En orina	23%	58%
En heces	4%	8%
Por evaporación	73%	34%

Figura 41.8 Consumo y pérdida de agua en dos mamíferos, un humano y una rata canguro. En ambos, el consumo de agua debe balancear las pérdidas.

Investiga: ¿Qué especie pierde un gran porcentaje de agua por evaporación?

Respuesta: la rata canguro.

que un ave o un reptil de tamaño similar. Aun así, algunos mamíferos tienen adaptaciones que les permiten vivir con muy poca agua. Por ejemplo, la rata canguro (*Dipodomys deserti*) es un pequeño mamífero que vive en el desierto de Nuevo México donde el agua es escasa, excepto durante una muy corta temporada de lluvias. Este animal conserva agua escondiéndose en su madriguera mientras hay calor y saliendo en la noche a alimentarse de semillas secas y pedazos de plantas.

Recorre largas distancias saltando de manera rápida en busca de comida y huyendo de sus depredadores. Toda esa actividad requiere energía en forma de ATP. La respiración aeróbica (sección 8.1), en combinación con los alimentos, provee energía y produce dióxido de carbono y agua. Diariamente, el “agua metabólica” derivada de éste y otros procesos, representa hasta 90% del consumo de agua de la rata canguro. En contraste, esa agua representa cerca del 13% del consumo diario de agua de un humano (figura 41.8).

Una rata canguro conserva y recicla agua cuando descansa en su madriguera. Humedece y calienta el aire que respira. Cuando exhala, el agua se condensa en su nariz fría, y parte se difunde de vuelta hacia el interior del cuerpo. Las semillas en sus mejillas se humedecen con el agua de la nariz. Finalmente reabsorbe agua cuando engulle el alimento.

No tiene glándulas sudoríparas. Sus heces sólo contienen la mitad del agua que contienen las de los humanos. Al igual que una persona, este roedor debe eliminar los desechos metabólicos en la orina, pero tiene riñones tan eficientes que reducen la pérdida de agua en este proceso. Una rata canguro produce una orina que es de 3 a 5 veces más concentrada que la de los humanos.

Otros ejemplos de cómo los riñones de los mamíferos pueden ayudar a un animal a adaptarse a un hábitat

poco común, son los casos de las ballenas y delfines. Estos mamíferos marinos tienen ancestros terrestres, así que las concentraciones de solutos en su sangre son como la de otros mamíferos terrestres. Aun así, estos cetáceos comen alimentos ricos en sal y no beben agua dulce. ¿Cómo eliminan de su cuerpo las sales ingeridas y obtienen el agua necesaria para mantener la concentración de solutos adecuada en su líquido corporal?

Los riñones de los mamíferos marinos tienden a ser más grandes que los de los mamíferos terrestres de igual tamaño, y están divididos en múltiples lóbulos que aumentan su tamaño corporal. Tener riñones grandes y muy eficientes les permite producir y excretar orina más salada que el agua de mar. Para satisfacer sus requerimientos de agua, al igual que las ratas canguro, las ballenas y los delfines conservan casi toda el agua liberada por la digestión y el metabolismo de su alimento.

Para repasar en casa

¿Cómo los vertebrados regulan el volumen y la composición de su líquido corporal?

- Todos los vertebrados tienen un sistema urinario con dos riñones que filtran la sangre y ajustan su concentración de solutos.
- Los peces y los anfibios también ajustan su concentración interna de solutos bombeándolos a través de sus agallas o piel.
- Los reptiles y las aves excretan ácido úrico mientras que los mamíferos excretan urea, cuya excreción requiere más agua.
- Algunos mamíferos tienen riñones muy eficientes y otras adaptaciones que les permiten vivir en hábitats donde el agua dulce escasea.

41.4 El sistema urinario de los humanos

- Éste produce orina, la almacena y luego la expulsa del cuerpo.
- Conexión con Reflejos 33.9.

Componentes del sistema urinario

Como en todos los demás vertebrados, el sistema urinario humano está formado por dos riñones, dos uréteres, vejiga urinaria y uretra (figura 41.9a). Los riñones filtran la sangre y forman la orina. Los otros órganos la recogen, almacenan y llevan a la superficie del cuerpo para su excreción.

Cada uno de los riñones humanos tiene forma de frijol y el tamaño del puño de un adulto. Están localizados en la parte trasera de la cavidad abdominal, uno a cada lado de la columna vertebral (figura 41.9a,b). Descansan por debajo del peritoneo, que es el tejido que recubre la cavidad abdominal.

La capa más externa del riñón es una cápsula formada por tejido conectivo fibroso (figura 41.9c). El término en latín *renal* significa “relativo a los riñones”. El tejido ubicado en el interior de la cápsula está dividido en dos zonas: la **corteza renal** externa y la **médula renal** interna. Una arteria lleva sangre a los riñones, mientras que una vena la transporta fuera de ellos.

La orina se recoge en la pelvis renal, una cavidad central ubicada en el interior de cada riñón. Un **uréter** tubular lleva el líquido desde el riñón hasta la **vejiga**. Este órgano muscular almacena orina hasta que un esfínter ubicado en la parte inferior se abre y el líquido fluye hacia la **uretra**.

A medida que la vejiga se llena se distiende y ocurre una reacción de reflejo. Los receptores de la pared vesicular envían señales a las neuronas de la médula espinal ordenándole al músculo liso de la vejiga que se contraiga. A medida que cumple su función, los esfínteres que rodean la uretra se relajan para que la orina fluya hacia el exterior del cuerpo. Después de los dos o tres años de edad, el cerebro anula este reflejo espinal y evita que la orina salga del cuerpo en momentos inconvenientes.

En los hombres, la uretra se ubica a lo largo del pene. Aunque la orina y el semen fluyen a través de ella, un esfínter impide el flujo de la primera durante las erecciones. En las mujeres, la uretra se abre hacia el exterior entre la vagina y el clítoris. La uretra femenina es un tubo relativamente corto (de unos 4 centímetros o 1.5 pulgadas de longitud), de manera que los organismos patógenos pasan más fácilmente a través de ella hacia la vejiga. Ésta es una de las razones por las que las mujeres adquieren infecciones de vejiga más a menudo que los hombres.

Riñón (uno de un par)

Órgano que filtra la sangre, agua y todos los solutos, menos las proteínas de la sangre. Reabsorbe sólo la sangre que el cuerpo necesita, excreta el resto como orina.

Uréter (uno de un par)

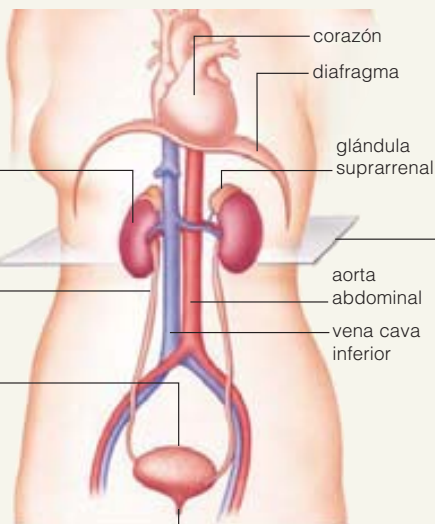
Canal para el flujo de la orina desde el riñón hasta la vejiga.

Vejiga urinaria

Distensible para almacenar orina.

Uretra

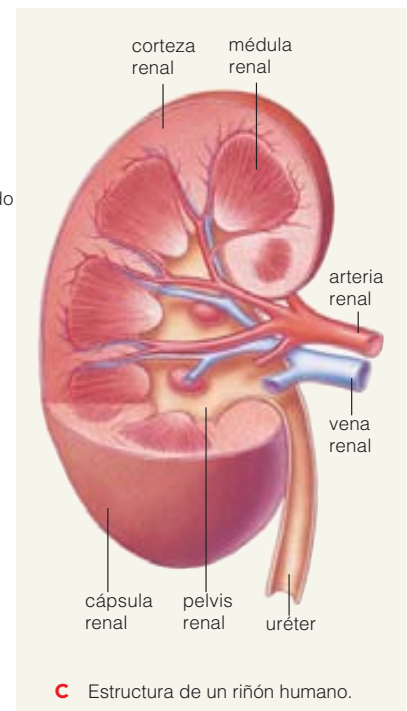
Canal para el flujo de orina entre la vejiga y la superficie del cuerpo.



A El sistema urinario del humano, como el de los otros vertebrados, incluye un par de riñones que filtran la sangre y forman la orina. Otros órganos de este sistema llevan orina a la superficie corporal para su excreción.



B Los riñones están ubicados entre el peritoneo, que cubre la cavidad abdominal y la pared abdominal.



C Estructura de un riñón humano.

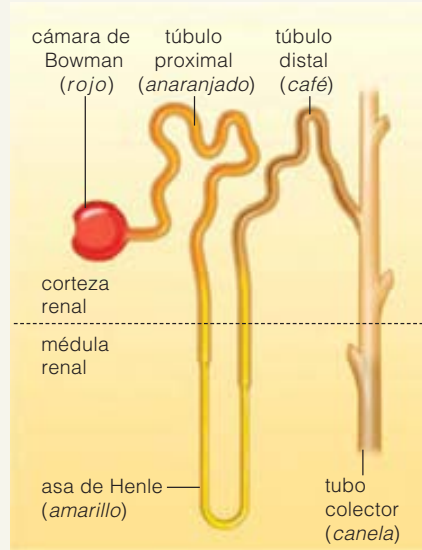
Figura 41.9 Animada Sistema urinario de los humanos.

Figura 41.10 Animada

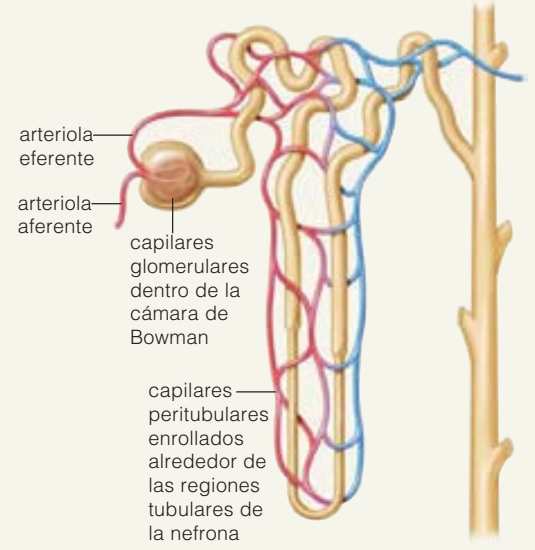
(a) Estructura de una nefrona. Son unidades funcionales de un riñón, interactúan con los vasos sanguíneos adyacentes para formar la orina.

(b) Las arteriolas y los capilares sanguíneos asociados con cada nefrona. Los grandes espacios que hay entre las células de las paredes de los capilares glomerulares los hacen 100 veces más permeables que otros del cuerpo.

Sólo una delgada membrana basal separa cada pared capilar de las células de la capa más interna de la cámara de Bowman. Las células de esta capa interna tienen largas extensiones que se interdigitan unas con otras, como dedos entrelazados. El líquido fluye a través de las delgadas ranuras que hay entre estas extensiones.



A Cámara de Bowman y regiones tubulares de una nefrona.



B Arteriolas y los dos juegos de capilares sanguíneos asociados con la nefrona.

Las nefronas: unidades funcionales del riñón

En la siguiente sección estudiarás los tres procesos que liberan al cuerpo del exceso de agua y de solutos en forma de orina. Seguir los pasos de los procesos será más sencillo si primero te familiarizas con las estructuras que llevan a cabo estas funciones.

Estructura de la nefrona Un riñón tiene más de un millón de **nefronas**, pequeños tubos microscópicos con una pared del grosor de una célula. Todas las nefronas empiezan en la corteza renal, donde su pared se extiende hacia fuera y se dobla sobre sí misma para formar una estructura en forma de copa llamada **cámara de Bowman** (figura 41.10a). Pasando la cámara, la nefrona gira un poco y se endereza para dar paso a un **túbulo proximal** (la parte más cercana al inicio de la nefrona). Después de extenderse hacia la médula renal, la nefrona da otro giro para formar el **asa de Henle**. Vuelve a entrar a la corteza y gira una vez más, como **túbulo distal** (más alejado del inicio de la nefrona), el cual termina en un **tubo colector**. Hasta ocho nefronas drenan en cada uno de estos tubos. Muchos de ellos se extienden a través de la médula renal y se abren hacia la pelvis.

Vasos sanguíneos alrededor de las nefronas Dentro de cada riñón, la arteria renal se ramifica en diferentes arteriolas, que se dividen nuevamente para formar un **glomérulo**, que es un lecho capilar ubicado en el interior de la cámara de Bowman (figura 41.10b). Como explicamos en la siguiente sección, estos capilares interactúan con la cámara de Bowman como unidad filtradora de sangre.

A medida que este fluido nutritivo pasa a través del glomérulo, una parte es filtrada dentro de la cámara de Bowman y el resto entra a una arteriola eferente. Esta arteriola se ramifica para formar los **capilares peritubulares** que se enrollan alrededor de la nefrona (*peri* = alrededor). La sangre que se encuentra en el interior de estos capilares continúa hacia las vénulas y luego a través de una vena que sale del riñón.

La orina se forma por tres procesos fisiológicos que involucran a todas las nefronas, capilares glomerulares y capilares peritubulares. Los procesos son: filtración glomerular, reabsorción tubular y secreción tubular. Éstos son los temas de la siguiente sección.

Cada minuto, las nefronas de ambos riñones colectivamente filtran unos 125 mililitros (media taza) de líquido de la sangre que pasa, lo que suma hasta 180 litros (unos 47.5 galones) por día. A esta velocidad de flujo, ¡los riñones filtran todo el volumen de sangre del cuerpo unas 40 veces al día!

Para repasar en casa

¿Cómo funcionan los componentes del sistema urinario de los humanos?

■ Los riñones filtran el agua y los solutos de la sangre. El cuerpo reabsorbe la mayor parte de este líquido y el resto pasa como orina a través de los uréteres hacia la vejiga donde se almacena. Finalmente sale del cuerpo a través de la uretra.

■ La unidad funcional de los riñones es la nefrona, un tubo microscópico que interactúa con dos sistemas de capilares para filtrar la sangre y formar la orina.

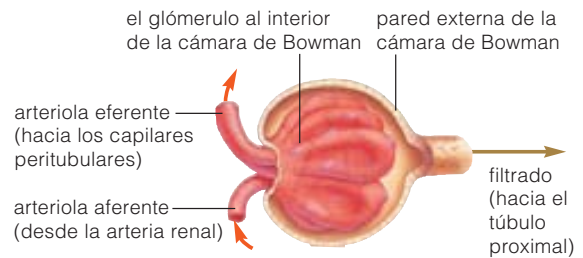
- Está compuesta de agua y solutos no deseados que fueron filtrados de la sangre hacia las regiones tubulares de la nefrona.
- Conexión con Sistema nervioso autónomo 33.8.

La formación de la orina comienza cuando la presión de la sangre lleva agua y solutos hacia una nefrona. Las variaciones en la permeabilidad a lo largo de sus partes tubulares determinan el hecho de si los componentes del filtrado regresan a la sangre o son desechados. La figura 41.11 y la tabla 41.1 brindan un resumen de los pasos de este proceso.

Filtración glomerular

La presión sanguínea generada por los latidos del corazón produce la **filtración glomerular**, que es la primera etapa de la formación de orina. La presión empuja 20%

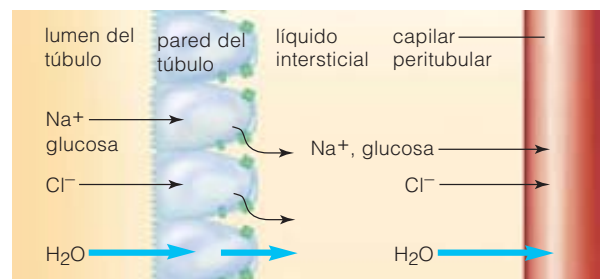
del líquido que entra al glomérulo a través de su pared y hacia la primera porción de la nefrona. Colectivamente, las paredes de un capilar glomerular y la pared interna de la cámara de Bowman funcionan como un filtro. Las proteínas plasmáticas, las plaquetas y las células sanguíneas son demasiado grandes para pasar. Salen del glomérulo a través de la arteriola eferente, junto con 80% del líquido de no se filtró. El plasma libre de proteínas que entra a la nefrona se convierte en filtrado:



A Filtración glomerular Impulsado por la presión del corazón latiente, el agua y los solutos son obligados a cruzar la pared de los capilares glomerulares, hacia el interior de la cámara de Bowman.

Reabsorción tubular

Sólo una pequeña porción del filtrado es excretada. La mayor parte del agua y los solutos es retomada durante la **reabsorción tubular**. Por este proceso el transporte de proteínas mueve iones sodio (Na^+), cloro (Cl^-), bicarbonato, glucosa y otras sustancias a través de la pared del túbulo hacia los capilares peritubulares. El movimiento de estos solutos causa que el agua pase por ósmosis:



B Reabsorción tubular A medida que el filtrado fluye a través del túbulo proximal, los iones y nutrientes pasan activa y pasivamente del filtrado al líquido intersticial. El agua pasa por ósmosis. Las células de los capilares peritubulares transportan iones y nutrientes hacia la sangre. El agua también pasa por ósmosis.

A Filtración glomerular

Ocurre en los capilares glomerulares en la cámara de Bowman. La filtración glomerular mueve sin distinciones agua, iones y solutos de la sangre al interior de la cápsula.

B Reabsorción tubular

Ocurre a lo largo de las partes tubulares de la nefrona. La mayor parte del filtrado sale de la parte tubular hacia el líquido intersticial y luego es reabsorbido selectivamente hacia la sangre.

C Secreción tubular

Comienza en el túbulo proximal y continúa a lo largo de la nefrona. La secreción mueve otros solutos de la sangre hacia el interior del líquido intersticial, después hacia las partes tubulares de la nefrona.

D Los solutos son bombeados

hacia el exterior en la porción ascendente del asa de Henle y el conducto colector establece un gradiente de concentración de solutos en la médula que permite que la orina se concentre a medida que fluye a través de los tubos colectores.

la orina fluye del tubo colector hacia la pelvis renal

Figura 41.11 Animada Cómo se forma y se concentra la orina. Las figuras presentadas en esta sección nos permiten ver a detalle cada uno de los procesos mostrados en esta figura.

La reabsorción tubular le regresa a la sangre cerca de 99% del agua que entra a la nefrona, además de toda la glucosa y los aminoácidos, la mayor parte del sodio, del bicarbonato y cerca de la mitad de la urea.

Secreción tubular

Una acumulación excesiva de iones de hidrógeno (H^+), iones de potasio (K^+) o desechos como la urea, puede dañar el cuerpo. Por medio de la **secreción tubular** las proteínas transportadoras de las paredes de los capilares peritubulares transportan activamente estos compuestos hacia el líquido intersticial. Luego las proteínas de transporte activo en la pared de la nefrona bombean los iones y la urea hacia el filtrado, para que puedan ser excretados en la orina:



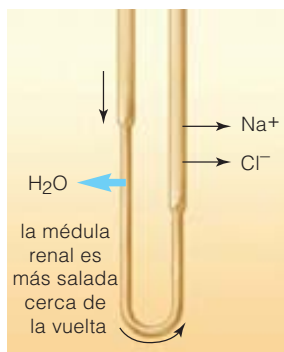
C Secreción tubular Las proteínas transportadoras llevan activamente H^+ , K^+ y urea hacia afuera de los capilares peritubulares al interior del filtrado.

Como explicamos en la sección 41.7, la secreción de H^+ es esencial para mantener el equilibrio ácido-base del cuerpo.

Concentración de la orina

Bebe sorbos de refresco todo el día y tu orina estará diluida; duerme ocho horas y estará concentrada. La orina normalmente tiene más solutos que el plasma o el líquido intersticial. ¿Qué hace que se concentre? Este proceso ocurre cuando el agua sale de las nefronas por ósmosis. Para que se concentre, el líquido intersticial que rodea la nefrona debe ser más salado que el filtrado dentro de ella. Sólo en la médula renal se forma un gradiente de concentración de solutos hacia afuera, donde dicho líquido es más salado en la profundidad de la médula.

Este gradiente de concentración es establecido a medida que el filtrado fluye a través del asa de Henle que se extiende hacia el interior de la médula. Los dos brazos del asa están muy cerca uno de otro y difieren en permeabilidad:



D La rama ascendente del asa de Henle activamente bombea sal hacia el exterior, pero no es permeable al agua, lo que crea un gradiente de concentración con el líquido intersticial salado en la parte más profunda de la médula. La parte descendente del asa es permeable al agua, pero no a la sal. A medida que el filtrado viaja por el asa, primero pierde agua por ósmosis y después pierde sal mediante transporte activo.

El filtrado se concentra a medida que fluye a través de la porción descendente del asa de Henle y pierde agua por ósmosis. Se hace menos concentrado cuando la sal es transportada activamente hacia afuera de la parte ascendente del asa. Como resultado, este filtrado que entra al túbulo distal está menos concentrado que el líquido corporal normal.

El túbulo distal lleva ahora el líquido hacia el tubo colector, que al igual que la porción descendente del asa de Henle, se extiende hacia la médula renal. En la parte más profunda de la médula, la urea es bombeada hacia afuera, lo que hace que el líquido intersticial cercano se haga más salado. A medida que la orina pasa, el aumento en la salinidad del líquido intersticial favorece el flujo de agua hacia el exterior del tubo por ósmosis.

El cuerpo puede ajustar la cantidad de agua reabsorbida en los túbulos distales y en los colectores. Cuando se necesita ahorrar agua, estos conductos se hacen más permeables al líquido vital y se elimina menos a través de la orina. Por el contrario, cuando el cuerpo necesita deshacerse de un exceso de agua, el túbulo distal y los tubos colectores se hacen menos permeables y la orina se diluye. Como explicamos en la siguiente sección, las hormonas ajustan la permeabilidad del túbulo distal y del tubo colector.

Tabla 41.1 Proceso de la formación de orina

Proceso	Características
Filtración glomerular	La presión generada por los latidos del corazón extrae agua y pequeños solutos (no proteínas) de los capilares glomerulares hacia la cámara de Bowman, que es la entrada a la nefrona.
Reabsorción tubular	La mayor parte del agua y de solutos del filtrado se mueven desde las porciones tubulares de la nefrona hacia el líquido intersticial que rodea la nefrona; luego hacia la sangre del interior de los capilares peritubulares.
Secreción tubular	Urea, H^+ y otros solutos salen de los capilares peritubulares hacia el líquido intersticial, luego hacia el filtrado que está en el interior de la nefrona, para ser excretados en la orina.

Para repasar en casa

¿Cómo se forma la orina y cómo se concentra?

- La fuerza de los latidos del corazón empuja al plasma libre de proteínas hacia afuera de los capilares glomerulares, específicamente al interior de la porción tubular de la nefrona.
- Casi toda el agua y los solutos que salen de la sangre, como filtrado, salen después del túbulo y regresan a la sangre de los capilares peritubulares.
- El agua y los solutos que se quedan en el túbulo, así como los solutos secretados hacia el interior, se convierten en orina.
- Su concentración, a medida que fluye a través del asa de Henle, establece un gradiente en el líquido intersticial circundante de la médula renal. La existencia de éste permite que se concentre la orina a medida que fluye del tubo colector hacia la pelvis renal.

■ La orina está formada por agua y solutos no deseados que fueron filtrados de la sangre hacia la nefrona.

■ Conexiones con Hipotálamo 33.10, Osmorreceptores 34.1, Hormonas pituitarias 35.3, Glándulas suprarrenales 5.10.

Regulación de la sed

Cuando no bebes suficientes líquidos para reponer las pérdidas normales de fluidos, aumenta la concentración de sodio y otros solutos en la sangre. Produces menos saliva y tu boca seca estimula las terminaciones nerviosas que alertan al **centro de la sed**, que es una región del hipotálamo. Al mismo tiempo, este centro recibe información de osmorreceptores que detectan el nivel de solutos dentro del cerebro (sección 34.1). Responde entonces notificando a la corteza cerebral, que a su vez te manda a buscar y a beber agua.

Mientras los mecanismos de la sed hacen que bebas agua, los controles hormonales actúan para ahorrar la que ya está dentro del cuerpo. Las hormonas ejercen sus efectos principalmente sobre los túbulos distales y los colectores.

Efecto de la hormona antidiurética

Cuando los niveles internos de sodio aumentan, el hipotálamo estimula a la glándula pituitaria para que secrete **hormona antidiurética** (ADH por sus siglas en inglés), que se une a las células de los túbulos distales y de los tubos colectores, haciéndolos más permeables al agua. Como

resultado, el líquido sale del filtrado con más libertad, los capilares peritubulares absorben mayor cantidad de ella y menor cantidad sale en la orina (figura 41.12). En su momento, los niveles de soluto disminuyen porque el volumen de líquido extracelular aumenta, y la secreción de ADH disminuye.

Otros factores también estimulan su secreción. Cuando hay una gran pérdida de sangre, los receptores de las aurículas detectan un descenso en la presión sanguínea y piden un aumento de ADH. De igual forma el estrés, ejercicio intenso y vómito también causan cambios internos que estimulan el aumento en su producción.

Esta hormona aumenta la reabsorción de agua, estimulando la inserción de proteínas de transporte pasivo llamadas acuaporinas al interior de la membrana plasmática de los túbulos distales y tubos colectores. Una acuaporina es una proteína de transporte pasivo tipo poro que de manera selectiva permite que el agua cruce la membrana. Entonces las vesículas que sostienen las subunidades de acuaporina se mueven hacia la membrana plasmática de las células facilitando el flujo rápido de agua hacia el exterior del filtrado, de regreso al líquido intersticial.

Efectos de la aldosterona

Cualquier descenso en el volumen extracelular también activa algunas células de las arteriolas que llevan sangre a las nefronas. Estas células liberan renina, una enzima que pone en movimiento una compleja serie de reacciones.

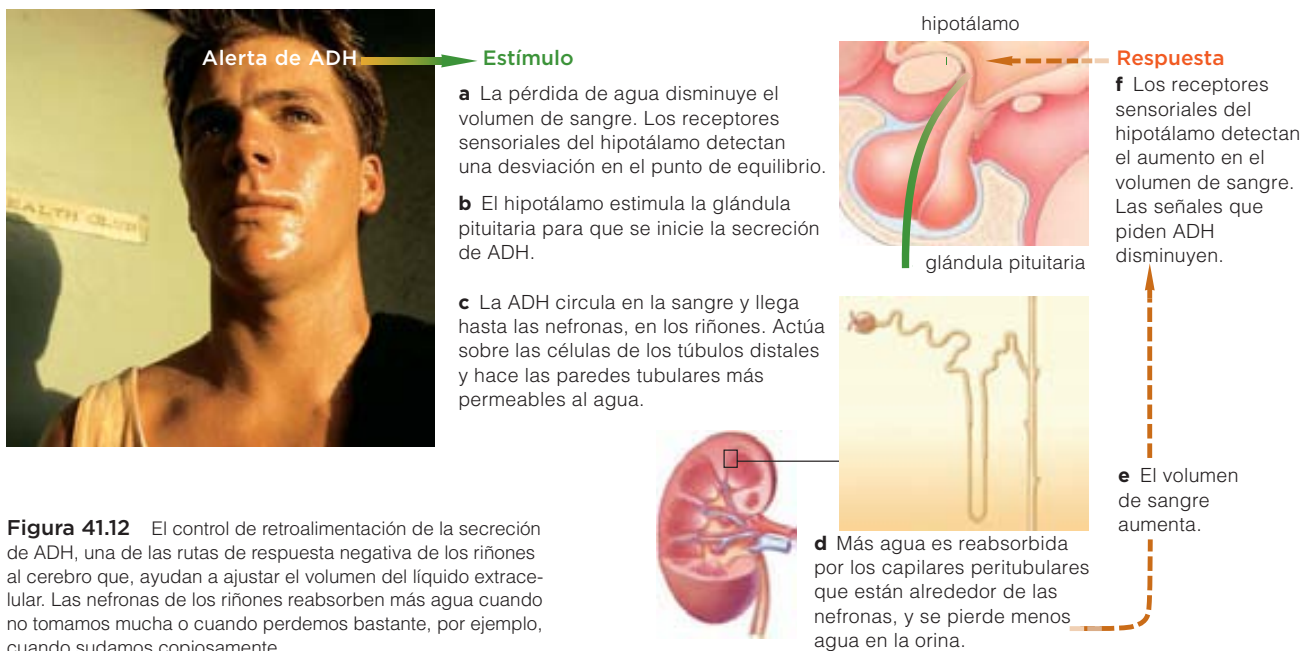


Figura 41.12 El control de retroalimentación de la secreción de ADH, una de las rutas de respuesta negativa de los riñones al cerebro que, ayudan a ajustar el volumen del líquido extracelular. Las nefronas de los riñones reabsorben más agua cuando no tomamos mucha o cuando perdemos bastante, por ejemplo, cuando sudamos copiosamente.

Por ejemplo, convierte el angiotensinógeno, una proteína secretada por el hígado hacia la sangre, en angiotensina I. Otra enzima la convierte en angiotensina II, la cual actúa sobre la corteza suprarrenal. Esta última es la parte externa de la glándula suprarrenal que se sitúa en la parte superior de los riñones, y responde a la angiotensina II secretando la hormona **aldosterona** hacia la sangre, que actúa sobre los tubos colectores de los riñones, aumentando la actividad de las bombas sodio-potasio para que se absorba más sodio. El agua sigue al sodio por ósmosis y la orina se vuelve más concentrada.

Es así como tanto la ADH como la aldosterona a través de diferentes procesos hacen que la orina se vuelva más concentrada.

El **péptido natriurético auricular** (ANP por sus siglas en inglés) es una hormona que hace la orina más diluida. Las células musculares de las aurículas liberan ANP cuando los grandes volúmenes de sangre hacen que se ensanchen las paredes auriculares. De ese modo esta hormona inhibe directamente la secreción de aldosterona actuando sobre la corteza suprarrenal. También actúa indirectamente inhibiendo la liberación de renina. Además, el ANP aumenta la tasa de filtración glomerular para que más líquido entre a los túbulos renales.

Trastornos hormonales y equilibrio de líquidos

El trastorno metabólico conocido como diabetes insípida, surge si la glándula pituitaria secreta muy poca ADH y los receptores de esta hormona no responden; o si las acuporinas están ausentes o defectuosas. Un gran volumen de orina diluida y una sed insaciable son síntomas de este problema.

Algunos tipos de cáncer, infecciones y medicamentos como los antidepresivos, estimulan la secreción exagerada de ADH, provocando que los riñones retengan demasiada agua. Las concentraciones de solutos del líquido intersticial disminuyen, lo que son malas noticias especialmente para las células del cerebro, ya que son altamente sensibles a estos cambios. Si no se trata el problema, la secreción exagerada de ADH puede ser fatal.

Un tumor de la glándula suprarrenal puede causar secreción exagerada de aldosterona, o hiperaldosteronismo, lo que genera retención de líquidos y aumenta la presión sanguínea a niveles peligrosos.

Para repasar en casa

¿Cómo afectan las hormonas la concentración de la orina?

- La hormona antidiurética liberada por la glándula pituitaria causa un aumento en la reabsorción de agua y concentra la orina.
- La aldosterona liberada por la corteza suprarrenal aumenta la reabsorción de sal, seguida de agua, y provoca lo mismo.
- El péptido natriurético auricular liberado por el corazón, inhibe la secreción de aldosterona, aumenta la tasa de filtración glomerular y hace la orina más diluida.

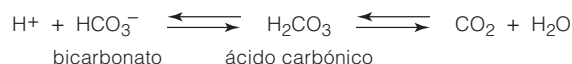
■ Los riñones ayudan a mantener el pH de los líquidos corporales. Son los únicos órganos que pueden liberar selectivamente al cuerpo de iones H^+ .

■ Conexión con pH y sistemas amortiguadores (buffers) 2.6.

Las reacciones metabólicas como en el caso de las proteínas y la fermentación de lactato, añaden H^+ al líquido extracelular. A pesar de estas continuas contribuciones, un cuerpo sano puede mantener su concentración de H^+ dentro un pequeño rango, un estado conocido como **equilibrio ácido-base**. Los sistemas amortiguadores o buffers, así como los ajustes a la actividad de los sistemas respiratorio y urinario son esenciales para guardar este equilibrio.

Un **sistema amortiguador** (buffer) incluye sustancias que se unen de manera reversible y liberan H^+ y OH^- . Tal sistema minimiza los cambios de pH a medida que las moléculas ácidas o básicas entran o salen de una solución (sección 2.6).

El pH del líquido extracelular de los humanos generalmente permanece entre 7.35 y 7.45. En ausencia de cualquier amortiguador, la adición de ácidos al FEC provocaría un descenso. Pero el exceso de iones de hidrógeno reacciona con los amortiguadores, como el sistema amortiguador bicarbonato-ácido carbónico:



Los ajustes en la frecuencia y la profundidad de la respiración ayudan a controlar los cambios en el pH. Cuando la acidez (pH) de la sangre disminuye, la respiración se acelera y se hace más profunda, expulsando el CO_2 más rápidamente de lo que se forma. Como podrás deducir de la ecuación anterior, menos CO_2 significa que menos ácido carbónico se forma, y así el pH aumenta. Respiraciones más lentas y menos profundas permiten que se acumule CO_2 y que se forme más ácido carbónico.

El control de la reabsorción de bicarbonato y secreción de H^+ puede ajustar la acidez dentro de los riñones. El bicarbonato reabsorbido pasa a los capilares peritubulares, donde se amortigua el exceso de ácido. El H^+ secretado hacia el interior de las células tubulares se combina con iones de fosfato o amonio para formar compuestos que son excretados en la orina.

Cuando la secreción renal de H^+ se tambalea o se forma un exceso de H^+ por reacciones metabólicas, o no se reabsorbe suficiente bicarbonato, el pH de los líquidos corporales puede caer por debajo de 7.1, un problema que se conoce como acidosis.

Para repasar en casa

¿Qué mecanismos mantienen el pH del líquido extracelular?

- Los riñones, los sistemas amortiguadores y el sistema respiratorio trabajan juntos para controlar el equilibrio ácido-base del líquido extracelular.
- Con reacciones reversibles, un sistema amortiguador de bicarbonato-ácido carbónico neutraliza el exceso de H^+ . Los cambios en la frecuencia y la profundidad de la respiración afecta este sistema amortiguador, lo que puede alterar el pH de la sangre.
- Los riñones también pueden cambiar el nivel de acidez (pH) de la sangre cuando ajustan la reabsorción de bicarbonato y la secreción de H^+ .

41.8 Cuando fallan los riñones

- La falla de los riñones puede ser tratada con diálisis, pero sólo un trasplante renal puede restaurar su función.
- Conexión con Dietas ricas en proteínas 40.8.

Causas de falla renal La gran mayoría de los problemas renales ocurren como resultado de complicaciones de la diabetes mellitus o de la hipertensión arterial. Estas enfermedades dañan los pequeños vasos sanguíneos y los capilares que interactúan con las nefronas. Algunas personas están predispuestas genéticamente a infecciones o padecimientos que dañan los riñones. Éstos también fallan después de filtrar plomo, arsénico, pesticidas y otras toxinas de la sangre. Ocasionalmente, frecuentes dosis altas de aspirina y otras drogas los dañan irreversiblemente.

Las dietas ricas en proteínas obligan a los riñones a trabajar por más tiempo para eliminar los desechos ricos en nitrógeno (sección 40.8). Tales dietas también aumentan el riesgo de que se desarrollen cálculos renales. Estos depósitos duros se forman cuando ácido úrico, calcio y otros desechos salen de la orina y se juntan en la pelvis renal. La mayoría de los cálculos renales son eliminados a través de la orina, pero en ocasiones algunos se quedan atrapados en los uréteres o en la uretra y causan un dolor muy intenso. Cualquier cálculo que bloquee el flujo de orina, aumenta el riesgo de infecciones y daño renal permanente.

Generalmente medimos la función renal en términos de la tasa de filtración a través de los capilares glomerulares. La falla renal ocurre cuando la tasa de filtración cae a la mitad, sin importar si es causada por un bajo flujo sanguíneo a los riñones o por un daño a los túbulos o vasos sanguíneos. La falla renal puede ser fatal. Los desechos se acumulan en la sangre y en el líquido intersticial. El pH aumenta y los cambios en las concentraciones de otros iones, principalmente Na^+ y K^+ , interfieren con el metabolismo.

Diálisis renal La diálisis renal es utilizada para restaurar el equilibrio adecuado de solutos en una persona con falla renal. El término “diálisis” se refiere al intercambio de solutos a través de una membrana semipermeable entre dos soluciones.

Con la hemodiálisis, una máquina de diálisis es conectada a un vaso sanguíneo del paciente (figura 41.13a). La máquina bombea la sangre del paciente a través tubos semipermeables sumergidos en una solución tibia de sales, glucosa y otras sustancias. A medida que la sangre fluye los desechos disueltos en la sangre se disuelven hacia el exterior y las concentraciones de soluto regresan a niveles normales. Ya limpia la sangre, con solutos en equilibrio, regresa al cuerpo del paciente. Comúnmente una persona debe someterse a hemodiálisis tres veces a la semana como paciente ambulatorio en los centros de diálisis, a pesar de que cada sesión demora varias horas.

La diálisis peritoneal puede realizarse en casa. Todas las noches, la solución dializadora es bombeada a la cavidad abdominal del paciente (figura 41.13b). Los desechos corren a través de la membrana peritoneal hacia el líquido que es drenado hacia el exterior la mañana siguiente. Así, la membrana del cuerpo sirve como membrana dializadora.

La diálisis renal puede mantener a una persona con vida durante un episodio de falla renal temporal. Pero cuando el daño es permanente, este proceso de disolución debe continuar por el resto de la vida del paciente o hasta que haya un donador de riñón disponible para un trasplante.

Trasplante renal Anualmente en Estados Unidos, hay cerca de 12,000 personas receptoras de trasplantes renales. Aún así más de 40,000 siguen en lista de espera porque hay escasez de donadores. La Fundación Nacional del Riñón (*National Kidney Foundation*) estima que, diariamente, 17 personas mueren por falla renal mientras esperan un trasplante.

La mayoría de los riñones usados en trasplantes provienen de personas que pensaron en donar sus órganos mientras estaban en vida. Sin embargo, cada vez más se realizan a partir de donadores vivos, a menudo familiares del enfermo, eventos que tienen más probabilidades de éxito que una donación a partir de una persona muerta. Un riñón es suficiente para mantener buena salud, así que los riesgos para un donante vivo están relacionados principalmente con la cirugía, a menos que el riñón restante del donante falle.

Los beneficios de la donación de órganos a partir de donantes vivos, la falta de órganos donados y los elevados costos de las diálisis, han llevado a sugerir que se le debería permitir a la gente vender un riñón. Los críticos dicen que no es ético tentar a la gente a arriesgar su salud por dinero. La sección 16.8 describe otra opción potencial. Algún día los cerdos, genéticamente modificados, podrían convertirse en fábricas de órganos.

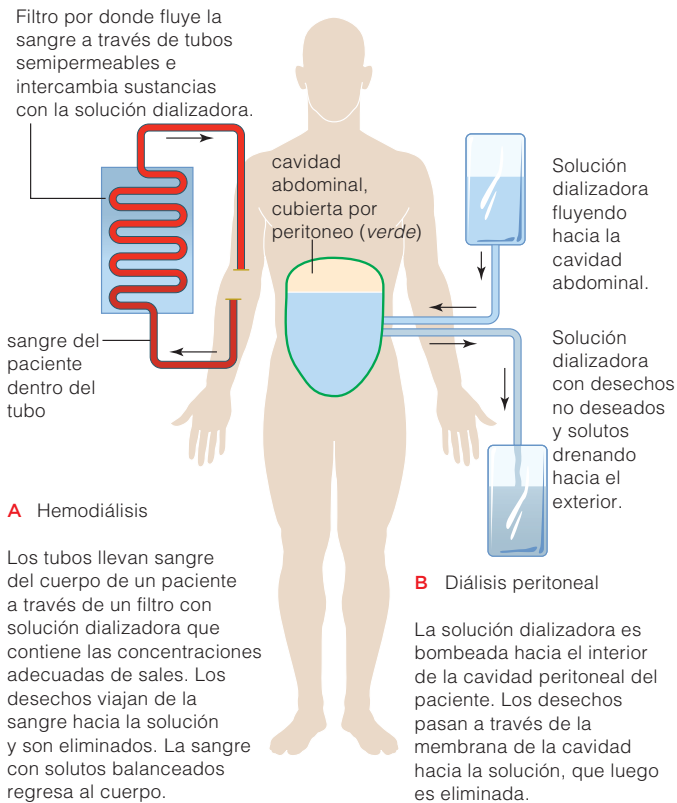


Figura 41.13 Dos tipos de diálisis renal.

41.9 Ganancias y pérdidas de calor

■ El mantenimiento de la temperatura corporal es otro aspecto de la homeostasis. Algunos animales gastan más energía que otros en el mantenimiento del calor de su cuerpo.

■ Conexiones con Propiedades del agua 2.5, Formas de energía 6.1.

Cómo puede cambiar la temperatura corporal

Las reacciones metabólicas afectan la temperatura interna de los animales. También ganan y pierden calor según su ambiente. De manera que la temperatura corporal de un animal es estable sólo cuando el calor metabólico producido y el calor obtenido del medio en que se desenvuelve se equilibran:

$$\text{cambios en el calor corporal} = \text{calor producido} + \text{calor ganado} - \text{calor perdido}$$

El calor se gana o se pierde en la superficie corporal ya sea por radiación, conducción, convección o evaporación.

La **radiación térmica** consiste en la emisión de calor de un objeto caliente hacia el espacio que lo rodea. De la misma forma que el Sol irradia calor hacia el espacio, un animal lo produce metabólicamente. Un humano típico en descanso genera tanto calor como un bombillo de 100 watts.

En la **conducción**, el calor es transferido dentro de un objeto o entre varios que hacen contacto unos con otros. Un animal pierde calor cuando hace contacto con un objeto más frío, y lo gana cuando lo hace con algo más caliente.

En la **convección**, la temperatura cambia por el movimiento de aire o agua caliente de la fuente de calor. A medida que agua y aire se calientan, se elevan y alejan del objeto.

En la **evaporación**, la energía calórica convierte un líquido en un gas, proceso que enfría cualquier líquido restante (sección 2.5). Cuando hay agua en la superficie corporal, este enfriamiento ayuda a disminuir la temperatura del cuerpo. El enfriamiento evaporativo es más efectivo con aire seco o una brisa; una alta humedad y aire la disminuyen.

Endotermos, ectotermos y heterotermos

Los peces, anfibios y reptiles son **ectotermos**, que significa que son “calentados desde afuera o externamente”. Su temperatura corporal fluctúa con la temperatura del ambiente. Casi todas las especies de ectotermos tienen una tasa metabólica baja y no mucho aislamiento; carecen de cabello, pelos o plumas. Regulan su temperatura interna alterando su posición, más que su metabolismo. Una serpiente de cascabel (figura 41.14a) es un ejemplo. Cuando su cuerpo está frío, ella se asolea, mientras que cuando hace demasiado calor se pone a la sombra.

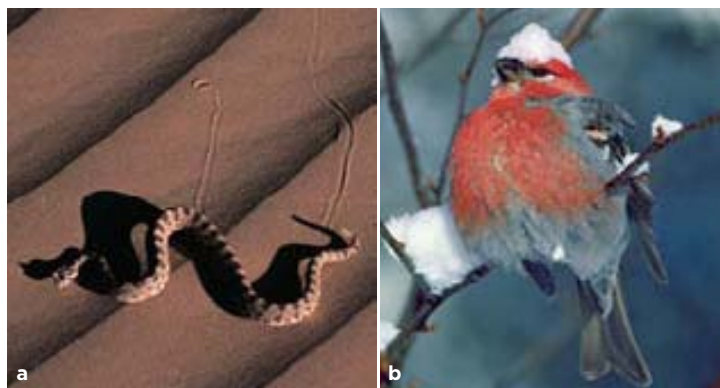


Figura 41.14 (a) Serpiente, un ectotermo. (b) Ave, un endotermo que usa plumas como aislante contra el frío del invierno.

La mayoría de las aves y los mamíferos son **endotermos**, que significa “calentados desde adentro”. Comparados con los ectotermos, los endotermos tienen tasas metabólicas relativamente altas. Por ejemplo, un ratón utiliza 30 veces más energía que una lagartija de mismo peso. La habilidad de producir una gran cantidad de calor metabólico ayuda a los endotermos a permanecer activos a una mayor variedad de temperaturas. La piel, el pelo y las plumas los aíslan y minimizan su transferencia de calor (figura 41.1b).

Algunas aves y mamíferos son **heterotermos**, ya que pueden mantener una temperatura corporal constante, pero la hacen variar en algunas ocasiones. Por ejemplo, los colibríes tienen una tasa metabólica muy alta cuando buscan néctar durante el día. Pero en la noche disminuye tanto que su cuerpo puede volverse tan frío como sus alrededores.

El clima cálido favorece a los ectotermos, que no tienen que gastar tanta energía como otros para mantener su temperatura corporal. Por ello en las regiones tropicales, los reptiles exceden a los mamíferos en número y diversidad. En las regiones frías, sin embargo, la mayoría de los vertebrados tienden a ser endotermos. Cerca de 130 tipos de mamíferos y 280 de aves habitan en el ártico, pero menos de cinco especies de reptiles son nativas de esta región.

Para repasar en casa

¿Cómo los animales regulan su temperatura corporal?

- Los animales pueden obtener calor del ambiente o liberarlo hacia él. También pueden generar calor por reacciones metabólicas.
- Los peces, los anfibios y los reptiles son ectotérmicos porque se calientan principalmente por el calor del ambiente.
- Las aves y los mamíferos son endotérmicos ya que mantienen la temperatura corporal con su propio calor metabólico.

- Varios mecanismos ayudan a los mamíferos a evitar que su temperatura corporal fluctúe con la del ambiente.
- Conexiones con Control de retroalimentación de la temperatura 27.3, Golpe de calor 27.4, Glándulas sudoríparas 32.7, Fiebre 38.4.

El hipotálamo es el principal centro regulador para el control de la temperatura corporal de los mamíferos. Esta región del cerebro recibe señales de los termorreceptores (sección 34.1) de la piel, así como de otros localizados profundamente en el cuerpo. Cuando la temperatura se mueve del punto establecido, el hipotálamo integra las respuestas de los músculos esqueléticos, del músculo liso de las arteriolas de la piel y de las glándulas sudoríparas. La retroalimentación negativa llega al hipotálamo e inhibe las respuestas cuando la temperatura corporal se estabiliza (sección 27.3).

La mayoría de los mamíferos mantienen su temperatura dentro de cierto rango. Los dromedarios son la excepción, ya que pueden ajustar su calor corporal a través del hipotálamo (figura 41.15). En el transcurso de un día, su temperatura puede variar de 34 a 41.7 °C (93-107 °F).

Respuestas al estrés por calor

Cuando un mamífero tiene una temperatura corporal elevada, los centros para el control del calor del hipotálamo envían la orden de ampliar el diámetro de los vasos sanguíneos de la piel. El aumento en el flujo de sangre hacia la piel lleva todavía más calor metabólico a la superficie del cuerpo, donde puede ser liberado por radiación hacia el ambiente (tabla 41.2).

Otra forma de reacción ante esto es a través de la pérdida de calor por evaporación. Esto ocurre en las superficies respiratorias húmedas y a través de la piel. Los animales que sudan pierden agua de esta manera. Por ejemplo, los humanos y otros mamíferos tienen glándulas sudoríparas que liberan agua y solutos a través de los poros (sección 32.7). Un humano adulto promedio tiene más de 2 millones de glándulas sudoríparas. Por cada litro de sudor producido, el cuerpo pierde cerca de 600 kilocalorías de energía en

forma de calor a través del enfriamiento por evaporación. Durante el ejercicio extenuante, el sudor ayuda al cuerpo a eliminar el calor adicional producido por el aumento de la actividad metabólica de los músculos esqueléticos.

Las gotas de sudor de la piel disipan poco calor, no obstante el cuerpo se enfría bastante cuanto el sudor se evapora. En días húmedos, el gran contenido de agua del aire disminuye la evaporación y el sudor es menos efectivo para refrescar el cuerpo.

No todos los mamíferos sudan. Muchos babean, lamen su piel o jadean para acelerar el enfriamiento. El jadeo es una respiración rápida y poco profunda. Asiste la pérdida de agua por evaporación del tracto respiratorio, la cavidad nasal, boca y lengua.

En ocasiones, el flujo periférico de sangre y la pérdida de calor por evaporación no pueden liberar suficiente calor, así que la temperatura corporal aumenta por encima de lo normal, un trastorno conocido como hipertermia. En los humanos, un aumento de la temperatura corporal por encima de los 40.6 °C (105 °F) es peligroso (sección 27.4).

La **fiebre** es el aumento en la temperatura del cuerpo que generalmente ocurre como respuesta a una infección (sección 38.4). Los químicos liberados por el agente infeccioso o los glóbulos blancos que lo detectan influyen sobre el hipotálamo, que en respuesta permite que la temperatura corporal aumente. Esto hace al cuerpo menos hospitalario para los patógenos, estimulando una reacción de inmunidad. Generalmente, el hipotálamo no deja que la temperatura suba por encima de los 41.5 °C (105 °F). Cuando la fiebre excede ese punto o dura varios días, el problema que la genera puede poner en riesgo la vida de la persona y es necesaria la intervención médica.

Respuestas al estrés por frío

Un mamífero responde al frío redistribuyendo su flujo sanguíneo, esponjando su pelo y temblando.

Los termorreceptores de la piel mandan señales al hipotálamo cuando hace frío, y éste hace que el músculo liso de

Figura 41.15

Adaptación a corto plazo al calor del desierto. Los dromedarios dejan que su temperatura interna aumente durante las horas más calurosas del día. Un mecanismo hipotalámico ajusta su termostato interno. Al aumentar su temperatura, los camellos minimizan su sudor y así pueden conservar más agua.



Tabla 41.2 Comparación de estrés por calor y frío

Estímulo	Principales respuestas	Resultado
Estrés por calor	Ensanchamiento de los vasos sanguíneos de la piel; ajustes de comportamiento; en algunas especies: sudoración y jadeos.	Disipación del calor del cuerpo.
	Descenso en la acción muscular.	Descenso en la producción de calor.
Estrés por frío	Estrechamiento de los vasos sanguíneos de la piel; ajuste de comportamiento (p. ej., minimizar las partes de la superficie expuesta).	Conservación del calor del cuerpo.
	Aumento en la acción muscular; temblores, producción de calor sin temblar.	Aumenta la producción de calor.

Figura 41.16 Dos respuestas al frío.

- (a) Osos polares (*Ursus maritimus*, “oso del mar”). Están activos incluso durante los cruentos inviernos del ártico. No le da mucho frío después de nadar ya que su grueso abrigo de piel repele el agua rápidamente. Una capa de pelaje interno atrapa el calor. Un aislante de tejido adiposo café de unos 11.5 centímetros (4.5 pulgadas) de grosor le genera calor metabólico.
- (b) En 1912, el Titanic chocó contra un inmenso témpano de hielo en su viaje inaugural. El trasatlántico se hundió en 2 ½ horas y los barcos de rescate llegaron 2 horas más tarde. Murieron 1,517 personas, muchas mientras flotaban en el mar con sus chalecos salvavidas y hasta en los botes. La hipotermia los mató.

las arteriolas que llevan la sangre a la piel se contraiga. Por ejemplo, cuando tus dedos están fríos, el 99% de la sangre que normalmente fluiría a la piel es desviado hacia otras regiones del cuerpo. La constricción de las arteriolas que irrigan la piel disminuye el movimiento del calor metabólico a la superficie del cuerpo, donde se libera al ambiente.

Como otra respuesta al frío, las contracciones de reflejo del músculo liso de la piel hacen que el pelo se esponje. Esta respuesta crea una capa de aire inerte junto a la piel, reduciendo así la pérdida de calor por convección y radiación térmica. Minimizar las superficies corporales expuestas también puede evitar la pérdida de calor, como cuando los cachorros de oso polar se acurrucan junto a su madre (figura 41.16a).

Con la exposición prolongada al frío, el hipotálamo ordena a los músculos esqueléticos a contraerse de 10 a 20 veces cada segundo. Aunque esta **respuesta de temblores** aumenta la producción de calor, tiene un elevado costo energético.

El frío intenso también aumenta la actividad de la glándula tiroidea lo que incrementa los niveles de metabolismo. Esta **producción de calor sin temblor** se dirige principalmente a las células del tejido adiposo café, el cual contiene una gran cantidad de mitocondrias, en este caso, la hormona tiroidea se une a las mitocondrias de las células del tejido adiposo café llevando a cabo reacciones que liberan energía en forma de calor, más que almacenarlo como ATP.

Este tejido se presenta en animales que viven en regiones frías y en animales jóvenes de muchas especies. En los lactantes humanos representa 5% de su peso corporal. A menos que la exposición al frío continúe, desaparece cuando termina la infancia.

No protegerse contra el frío causa hipotermia, un trastorno en el que la temperatura corporal desciende. En los humanos, un descenso a 35 °C (95 °F) altera las funciones cerebrales. Tropezar y musitar son algunos síntomas del inicio de la hipotermia. La hipotermia severa causa pérdida de la conciencia, alteraciones del ritmo cardíaco y puede ser fatal (figura 41.16b y tabla 41.3).



Tabla 41.3 Impacto del aumento de reacciones por frío

Temperatura interna	Respuestas fisiológicas
36-34 °C (unos 95 °F)	Temblores, respiración rápida, producción metabólica de calor. Vasoconstricción periférica, más sangre a lo largo de todo el cuerpo. Mareos, náuseas.
33-32 °C (unos 91 °F)	Terminan los temblores. Disminuye la producción metabólica de calor.
31-30 °C (unos 86 °F)	Se pierde la capacidad de movimiento voluntario. Los reflejos oculares y de los tendones se inhiben. Se pierde la conciencia. La acción del músculo cardíaco se vuelve irregular.
26-24 °C (unos 77 °F)	Hay fibrilación ventricular (sección 37.9). Sigue la muerte.

Para repasar en casa

¿Cómo los mamíferos mantienen su temperatura corporal?

- Los cambios de temperatura son detectados por termorreceptores que mandan señales a un centro integrado en el hipotálamo. Este centro sirve como termostato del cuerpo y hace los ajustes necesarios para mantener la temperatura corporal.
- Los mamíferos responden al frío reduciendo el flujo de sangre hacia la piel, esponjando el pelo, aumentando la actividad muscular, temblando y produciendo calor sin temblar.
- Los mamíferos contrarrestan el calor aumentando el flujo sanguíneo a la piel, sudando, jadeando y reduciendo su nivel de actividad.

Los solutos y los nutrientes que el cuerpo necesita son retomados del filtrado por medio de los túbulos renales. Los medicamentos solubles en agua y las toxinas generalmente no son reabsorbidas, así que terminan en la orina. La rapidez con la que los riñones extraen una sustancia de la sangre dependerá en parte de su misma eficiencia, que puede variar según la edad y el estado de salud de la persona. Una persona sana de 35 años elimina medicamentos del cuerpo dos veces más rápido que una persona sana de 85 años.

¿Por qué opción votarías?

¿Debe permitírsele a los empleadores solicitar a los empleados potenciales un examen de orina como condición para darles el empleo? Visita CengageNOW para ver los detalles, y vota en línea.



Resumen

Sección 41.1 El plasma y el líquido intersticial son los principales componentes del fluido extracelular. El mantenimiento de su volumen y composición es una función esencial de la homeostasis. Los organismos siempre equilibran las ganancias de líquido y solutos con las pérdidas de los mismos. Todos eliminan desechos metabólicos. La mayoría tienen órganos excretores que eliminan el amoníaco del cuerpo y otros solutos no deseados.

Sección 41.2 Las esponjas son animales simples en los que la excreción ocurre a nivel celular. En las esponjas y otros animales de agua dulce, el agua fluye hacia el interior del cuerpo por ósmosis. Al igual que algunos protistas, las células espongiiformes eliminan el exceso de agua usando organelos llamados **vacuolas contráctiles**.

En los platelmintos, la acción de las **células ciliadas** lleva el líquido intersticial a un sistema de tubos que lo transporta hasta la superficie del cuerpo. Las lombrices de tierra tienen órganos excretores llamados **nefridios** que toman el líquido celómico y llevan los desechos hasta un poro ubicado en la superficie del cuerpo.

En insectos y arañas, los **túbulos de Malpighi** toman líquido, ácido úrico y solutos de la sangre y los llevan al tubo digestivo. El ácido úrico está formado por amoníaco, pero requiere de menos agua para ser excretado.

Sección 41.3 Lo vertebrados tienen un **sistema urinario** que interactúa con otros sistemas en la homeostasis. Un par de **riñones** filtra el agua y los solutos de la sangre.

Los peces cartilaginosos retienen urea en su cuerpo, así que no pierden ni ganan agua por ósmosis. Los peces óseos marinos constantemente ganan agua por ósmosis, mientras que los que viven en agua dulce la pierden.

En tierra, el principal reto es evitar la deshidratación. Aves y reptiles ahorran agua eliminando desechos ricos en nitrógeno como los cristales de ácido úrico. Los mamíferos excretan **urea** la cual debe ser disuelta en mucha agua.

Sección 41.4 El sistema urinario de los humanos está formado por dos riñones, un par de **uréteres**, **vejiga urinaria**, y **uretra**. Las **nefronas** renales son estructuras tubulares pequeñas que interactúan cerca de los capilares para formar la orina. Las nefronas comienzan en la **corteza renal** en la **cámara de Bowman**. Continúa como un **túbulo proximal**, un **asa de Henle** que desciende y asciende de la **médula renal** y finalmente un **túbulo distal** que se drena hacia un **tubo colector**.

La cámara de Bowman y los capilares del **glomérulo** que envuelve sirven como unidad filtradora de sangre. La mayor parte del filtrado que entra a la cámara de Bowman es reabsorbido hacia los **capilares peritubulares** que rodean la nefrona. La porción del filtrado que no regresa a la sangre es excretada como orina.

■ Usa la animación de CengageNOW para explorar la anatomía del sistema urinario de los humanos.

Secciones 41.5, 41.6 La presión sanguínea produce **filtración glomerular**, que lleva plasma sin proteínas en los túbulos renales. La mayor parte del agua y de los solutos regresan a la sangre por **reabsorción tubular** y se retiran de ella por **secreción tubular**.

Una parte del hipotálamo sirve como **centro regulador de la sed**. Manda señales a la glándula pituitaria para que libere **hormona antidiurética**, la cual aumenta la reabsorción de agua. La **aldosterona**, una hormona secretada por la corteza suprarrenal, aumenta la reabsorción de sodio. Ambas hormonas concentran la orina. El **péptido natriurético auricular**, una hormona hecha por el corazón, disminuye la secreción de aldosterona y hace al líquido excrementicio más diluido.

■ Usa la animación de CengageNOW para aprender más acerca de los tres procesos de la formación de orina.

Sección 41.7 El sistema urinario ayuda a regular el **equilibrio ácido-base** eliminando H^+ por la orina y reabsorbiendo bicarbonato, lo que tiene un papel importante en el principal **sistema amortiguador**.

Sección 41.8 Cuando los riñones fallan, se necesita diálisis frecuente o un trasplante para conservar la vida.

Sección 41.9 Los animales producen calor metabólico. También ganan o pierden calor por **radiación térmica**, **conducción** y **convección**; y lo pierden por **evaporación**.

Los **ectotermos**, como los reptiles, controlan su temperatura corporal a través del ambiente que los rodea. Los **endotermos** (la mayoría de mamíferos y aves) regulan su temperatura principalmente controlando la producción y pérdida del calor metabólico. Los **heterotermos** controlan la temperatura corporal sólo parte del tiempo.

Sección 41.10 En los mamíferos, el hipotálamo es el principal centro de control de la temperatura. Una **fiebre** es la elevación de la temperatura corporal, que se presenta como una reacción defensiva ante una infección.

El ensanchamiento de los vasos sanguíneos de la piel, el sudor y el jadeo son respuestas al calor. Los mamíferos sólo pueden sudar, pero no todos los mamíferos cuentan con esta capacidad.

La exposición al frío causa la constricción de los vasos sanguíneos de la piel, hace que el pelo se erice y produce una **respuesta de temblor**. La exposición prolongada al frío puede alterar el metabolismo y estimular la **producción de calor sin temblor**, en la que el tejido adiposo café produce un aumento en la temperatura.

Ejercicio de análisis de datos

Los productos etiquetados como “orgánicos” ocupan una gran parte de los anaqueles de las tiendas de autoservicio. ¿Qué significa esta etiqueta? Un producto con esta leyenda es producido sin los pesticidas “malati6n” y “cloropirifos” que los agricultores normalmente usan en las frutas, vegetales y granos.

¿Comer alimentos orgánicos afecta significativamente el nivel de residuos de pesticidas en el cuerpo de un ni6o? Chensheng Lu de la Universidad de Emory, realizó pruebas para averiguarlo (figura 41.17). Durante 15 días, la orina de 23 ni6os, de entre 3 y 11 años de edad, fue monitoreada en busca de productos del metabolismo de pesticidas. Durante los primeros cinco días, consumieron su dieta normal de alimentos no orgánicos. Los siguientes cinco, comieron las versiones orgánicas del mismo tipo de alimentos y bebidas. Y para terminar, durante los últimos cinco días, volvieron a su dieta no orgánica original.

1. ¿Durante qué fase del experimento la orina de los ni6os estuvo el nivel más bajo de “malati6n”?
2. ¿Durante qué fase del experimento se detectó el nivel máximo de “cloropirifos”?
3. ¿El cambio a una dieta orgánica disminuyó la cantidad de residuos de pesticidas excretados por los ni6os?

Fase de estudio	Número de muestras	Metabolito de “malati6n”		Metabolito de “cloropirifos”	
		Media (µg/litro)	Máximo (µg/litro)	Media (µg/litro)	Máximo (µg/litro)
1. Inorgánico	87	2.9	96.5	7.2	31.1
2. Orgánico	116	0.3	7.4	1.7	17.1
3. Inorgánico	156	4.4	263.1	5.8	25.3

Figura 41.17 Arriba, los niveles de metabolitos de “malati6n” y “cloropirifos” detectados en la orina de los ni6os que tomaron parte en un estudio sobre los efectos de una dieta orgánica. La diferencia en nivel más alto de metabolitos en las fases orgánica e inorgánica del estudio fue estadísticamente significativa. Derecha, la etiqueta de alimento orgánico de la USDA.



4. Incluso en las fases no orgánicas de este experimento, los niveles más elevados de los metabolitos de pesticidas estuvieron muy por debajo de los niveles que se sabe son tóxicos. Con estos datos, ¿gastarías más dinero en comprar alimentos orgánicos?

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. Esta estructura _____ de los insectos libera nitr6geno a su tubo digestivo.
 - a. nefridio
 - b. nefronas
 - c. t6bulos de Malpighi
 - d. vacuolas contráctiles
2. Los líquidos corporales de un pez espinoso marino tienen una concentración de solutos _____ que sus alrededores.
 - a. mayor
 - b. menor
 - c. igual
3. La cámara de Bowman, al inicio de la parte tubular de una nefrona, está localizada en _____.
 - a. la corteza renal
 - b. la médula renal
 - c. la pelvis renal
 - d. la arteria renal
4. El líquido que entra a la cámara de Bowman fluye directamente al interior de _____.
 - a. la arteria renal
 - b. t6bulo proximal
 - c. t6bulo distal
 - d. asa de Henle
5. La presión sanguínea empuja el agua y pequeños solutos hacia la cámara de Bowman durante _____.
 - a. la filtración glomerular
 - b. la reabsorción tubular
 - c. la secreción tubular
 - d. a y c
6. Los ri6ones regresan la mayor parte del agua y pequeños solutos a la sangre por medio de _____.
 - a. filtración glomerular
 - b. reabsorción tubular
 - c. secreción tubular
 - d. a y b
7. La ADH se une a receptores de los t6bulos distales y tubos colectores haciéndolos _____ permeables al _____.
 - a. más; agua
 - b. menos; agua
 - c. más; sodio
 - d. menos; sodio
8. El aumento en la reabsorción de sodio _____.
 - a. hará más concentrada la orina
 - b. hará la orina más diluida
 - c. es estimulado por la aldosterona
 - d. a y c
9. ¿Cierto o falso? El aumento en la secreción de H⁺ hacia los t6bulos renales ayuda a disminuir el pH de la sangre.

10. Relaciona ambas columnas

- | | |
|---------------------------|--|
| _____ uréter | a. inicio de la nefrona |
| _____ cámara de Bowman | b. lleva la orina a la superficie del cuerpo |
| _____ uretra | c. lleva la orina del ri6n a la vejiga |
| _____ tubo colector | d. secreta ADH |
| _____ glándula pituitaria | e. objetivo de la aldosterona |

11. El principal centro de control para mantener la temperatura corporal de un mamífero es _____.
 - a. pituitaria anterior
 - b. corteza renal
 - c. glándula suprarrenal
 - d. hip6talamo

12. Un animal con un bajo metabolismo que mantiene su temperatura principalmente ajustando su comportamiento es _____.
 - a. un endotermo
 - b. un ectotermo

13. ¿Cierto o falso? La exposición al frío aumenta el flujo de sangre hacia tu piel, y así se incrementa la temperatura corporal.

■ Visita [CengageNOW](https://www.cengage.com) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Los ri6ones de la rata canguro excretan una muy pequeña cantidad de orina (sección 41.3). Comparada con un humano, sus nefronas tienen un asa de Henle que es proporcionalmente mucho más larga. Eso explica cómo un asa de este tipo ayuda a la rata a ahorrar agua.
2. En hábitats fríos, los ectotermos son escasos y los endotermos muestran adaptaciones morfológicas. Comparados con sus parientes que viven en lugares cálidos, los que viven en zonas frías tienden a tener piernas cortas. También los animales adaptados a climas fríos suelen ser más grandes que los que viven en lugares cálidos. El oso más grande es el polar y el pingüino es el emperador de la Antártida.

Piensa acerca de la transferencia de calor entre los animales y su hábitat, luego explica por qué las patas cortas y el mayor tamaño del cuerpo son una ventaja en climas fríos.

Sistemas reproductivos de los animales

IMPACTOS Y PROBLEMAS

¿Hombre o mujer? ¿Cuerpo o genes?

La atleta Santhi Soundarajan nació en un área rural de India en 1981. Ella superó la pobreza y la desnutrición para convertirse en una corredora competitiva, y en 2006 representó a su país en los juegos PanAsiáticos (figura 42.1). Ganó una medalla de plata, pero su éxito duró poco. Pocos días después de la clausura de los juegos, el Comité Olímpico de Asia anunció que Soundarajan tenía que devolver la medalla. Aunque había sido criada como mujer, tiene un cromosoma Y, y no los dos cromosomas X típicos de las mujeres.

El Comité Olímpico Internacional (COI) comenzó un programa de pruebas de género en 1968. Primero, requirieron que las atletas demostraran su femineidad a través de un examen físico. A principios de los años 70 cambió a un método menos invasivo, los especialistas examinaban algunas células del atleta bajo microscopio en busca de evidencia de dos cromosomas X. En 1992, el Comité mejoró sus métodos nuevamente, esta vez cambió a una prueba que detecta el *SRY*. Éste es un gen presente en el cromosoma Y que normalmente causa el desarrollo de testículos en un embrión humano XY (sección 12.1).

El programa olímpico de pruebas no reveló ningún hombre que haya fingido deliberadamente ser mujer. Sí detectó atletas que habían sido criados como mujeres y que se veían a sí mismos como tales, pero que tenían el cromosoma Y. En las Olimpiadas

de 1996, 8 de 3,387 mujeres atletas resultaron positivas para la prueba del gen *SRY*. Otras pruebas revelaron que cada una de ellas tenía algún tipo de anomalía genética. Como estos trastornos genéticos evitaban que la testosterona ejerciera su efecto constructor de músculos, no se consideró que las mujeres tuvieran ninguna ventaja sobre otras competidoras y fueron autorizadas a competir.

El COI y muchos otros grupos que reglamentan competencias deportivas han abandonado las pruebas de género. Lo hicieron en respuesta a los médicos y estudiosos de la genética que se opusieron a la práctica. Estos especialistas dijeron que descalificar atletas basados en tales pruebas es una forma de discriminación que puede causar sufrimiento a los atletas con anomalías genéticas.

Por lo general, cuando nace un niño, la observación rápida de sus genitales (órganos sexuales externos) revela su sexo. Los varones tienen un pene, las mujeres una vagina. El sexo cromosómico (XX o XY) determina qué gónadas se forman (ovarios o testículos). Las hormonas secretadas por las gónadas entonces moldean los genitales y otros aspectos fenotípicos del sexo. Sin embargo, puede haber mutaciones en genitales ambiguos. Un niño puede nacer con un pene pequeño y con los testículos ubicados en el abdomen; o, una niña puede tener un clitoris grande y una vagina sin abertura. En otros casos, el niño que tiene genitales femeninos típicos es en verdad un varón genético, cuyo cuerpo no sintetiza ni responde a la testosterona. Una mujer de ese tipo carece de ovarios y de útero, y no menstruará, pero en términos de la forma de su cuerpo y de la fuerza, es típicamente una mujer.

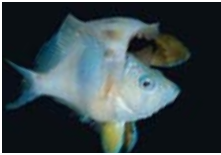
Tales condiciones intersexuales representan un reto acerca de la concepción que tenemos sobre el significado de ser hombre o mujer. En Estados Unidos, los niños que tienen genitales inusuales han sido operados tradicionalmente durante el primer año de vida para hacerlos ver lo más normales posible. En ocasiones, el mejor resultado cosmético se obtiene asignando al niño el sexo genético opuesto. Algunos médicos e individuos intersexuales sometidos a cirugía genital ahora se manifiestan en contra de la cirugía temprana. Ellos recomiendan aceptar la apariencia diferente del niño y posponer cualquier tipo de cirugía hasta después de la pubertad. Esto permite a los individuos afectados tomar la decisión del tipo de cirugía a la que se quieren someter, si es que quieren hacerlo.

En este y el siguiente capítulo, estudiaremos la estructura de los sistemas reproductivos y su función normal. A diferencia de otros sistemas, un sistema reproductivo no es necesario para la supervivencia del individuo. Sin embargo, es la clave para transmitir los genes y así asegurar la supervivencia de la especie. En los seres humanos también es un importante componente de su identidad.



Figura 42.1 La atleta india Santhi Soundarajan descansa sobre la pista de atletismo después de la carrera de 800 m en la que ganó la medalla de plata de los Juegos PanAsiáticos en 2006. Ella fue despojada de la medalla después que las pruebas médicas indicaron que tenía un cromosoma Y.

Conceptos básicos



Modelos de reproducción animal

Algunos animales se reproducen asexualmente, pero la reproducción sexual predomina en la mayoría de las especies. Algunos animales producen tanto óvulos como espermatozoides, pero la mayoría son o macho o hembra. La vida sobre la tierra favorece la fecundación de óvulos dentro del cuerpo de la hembra, es decir, la fecundación interna. [Sección 42.1](#)



Función reproductiva masculina

Un varón tiene un par de testículos que producen espermatozoides y secretan la hormona sexual testosterona. Los espermatozoides se mezclan con secreciones de otras glándulas y salen del cuerpo a través de conductos. [Secciones 42.2, 42.3](#)



Función reproductiva femenina

Una mujer tiene un par de ovarios que producen óvulos y hormonas sexuales. Un ciclo hormonal aproximadamente mensual produce la liberación de óvulos. Los conductos los transportan hacia el útero, donde se desarrolla la cría. La vagina recibe los espermatozoides y es el canal de parto. [Secciones 42.4-42.7](#)



Coito y fecundación

El coito requiere de coordinación entre las señales nerviosas y hormonales. Puede llevar al embarazo, el cual los humanos pueden evitar, promover o interrumpir con una gran variedad de métodos. [Secciones 42.8-42.9](#)



Enfermedades de transmisión sexual

Muchos patógenos se hospedan en el sistema reproductor de los humanos. Son transmitidos entre parejas mediante interacción sexual y pueden ser transmitidos a su vez al bebé durante el parto. Los efectos de las enfermedades de transmisión sexual varían desde ligeras molestias hasta la muerte. [Sección 42.10](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- La sección 10.1 introdujo los conceptos de reproducción sexual y asexual, los cuales ampliaremos aquí. La formación de gametos (10.5) también se explica con más detalle.
- Este capítulo amplía tu conocimiento sobre la determinación del sexo (12.1) y revisa el tema del diagnóstico prenatal (12.8).
- Aprenderás más acerca de la forma en que el hipotálamo y la pituitaria afectan los órganos sexuales, acerca de las hormonas sexuales (35.12), y verás cómo el sistema nervioso autónomo (33.8) afecta el coito.
- En cuanto a la salud reproductiva, estudiamos tumores (9.5) y los efectos de las prostaglandinas (35.1). Terminamos el capítulo con un vistazo a las enfermedades infecciosas (21.8) que son transmitidas sexualmente, incluyendo el SIDA (introducción al capítulo 21, 21.1).

¿Por qué opción votarías? Tradicionalmente, los niños con trastornos intersexuales han sido sometidos a cirugía al principio de la vida. Algunas personas piensan que tal cirugía debe ser retrasada hasta después de la pubertad para que el individuo pueda elegir. ¿Tú retrasarías la cirugía si tu hijo fuera el afectado? Visita CengageNOW para ver los detalles y vota en línea. Sólo disponible en inglés.

■ La reproducción sexual domina el ciclo de vida de la mayoría de los animales, incluyendo muchos que también se pueden reproducir asexualmente.

■ Conexión con Reproducción sexual y asexual 10.1.

Reproducción asexual en animales

Con la **reproducción asexual**, un solo individuo produce descendencia que es genéticamente idéntica a él, teniendo así representados todos sus genes en cada uno de ellos. La reproducción asexual puede ser ventajosa en un ambiente estable. Es de esperarse que la combinación de genes que hacen exitoso al progenitor, funcione de la misma manera en la descendencia.

Muchos invertebrados se reproducen asexualmente. Algunos pueden reproducirse por fragmentación, donde un pedazo se rompe y de ahí crece un nuevo individuo. Las yemas de las hidras producen nuevas hidras (figura 42.2a). Algunos insectos producen descendencia a partir de óvulos no fecundados, un proceso conocido como partenogénesis. Muchos animales que se reproducen asexualmente también pueden hacerlo de forma sexual.

Entre los vertebrados, algunos peces, anfibios y lagartijas, pueden producir descendencia a partir de óvulos no fecundados. Sin embargo, ningún mamífero se reproduce asexualmente.

Costos y beneficios de la reproducción sexual

Con la **reproducción sexual**, dos progenitores producen gametos que se combinan durante la fecundación para producir descendencia con una combinación de genes distintos a los de los progenitores (sección 10.4).

Los que se reproducen sexualmente incurren en costos energéticos y genéticos mayores que los que se reproducen de manera asexual. En promedio, sólo la mitad de los genes de los progenitores que se reproducen sexualmente llegan a la descendencia. La producción de gametos, así como encontrar y cortejar a la pareja, también tiene costos. ¿Qué beneficios superan estos costos? Muchos animales viven donde los recursos y las amenazas cambian con el tiempo. En tales ambientes, la producción de descendencia diferente a los progenitores puede ser ventajosa. A través de la reproducción sexual un progenitor aumenta la probabilidad de que algunos de sus descendientes tenga una combinación genética que los adapte al nuevo ambiente.

Variaciones de la reproducción sexual

Algunos animales, como las tenias y algunos anélidos, que se reproducen sexualmente producen tanto óvulos como espermatozoides que ellos mismos pueden fecundar; son **hermafroditas**. Las tenias y las lombrices son hermafroditas. Producen óvulos y espermatozoides que ellos mismos pueden fecundar. Las lombrices de tierra y los caracoles lo son, pero sólo que requieren de una pareja, al igual que el pez vaca de barras, un tipo de pez marino (figura 42.2b). Durante un encuentro de apareamiento, estos peces toman su turno para desempeñar el papel masculino y femenino. Otros peces son hermafroditas secuenciales. Cambian de un sexo a otro durante el curso de su vida. Comúnmente los vertebrados tienen sexos separados que permanecen fijos durante toda su vida; y un individuo es o macho o hembra.

Muchos invertebrados acuáticos, peces y anfibios liberan gametos al agua, donde se combinan durante la **fecundación**

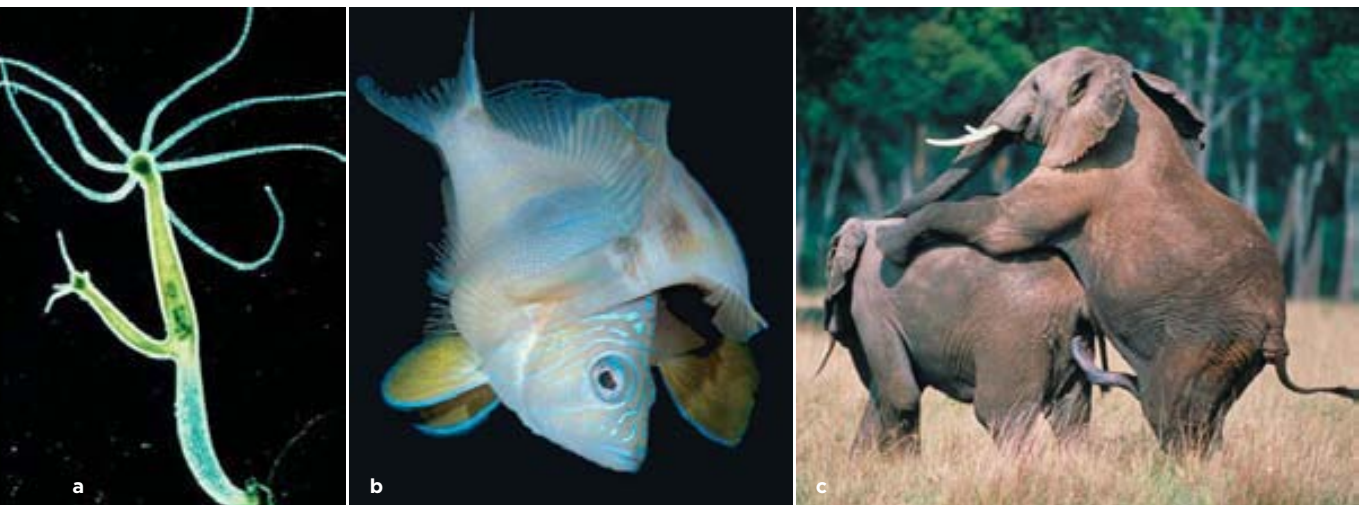


Figura 42.2 Ejemplos de reproducción animal. (a) Una hidra reproduciéndose asexualmente por gemación. (b) Peces apareándose. Estos peces son hermafroditas y fecundan los óvulos externamente. Estos peces se alternan para poner óvulos y fecundar los de su pareja. (c) Un elefante macho introduce el pene en una hembra. Los óvulos serán fecundados y la cría se desarrollará dentro del cuerpo de la madre, alimentado por los nutrientes que proveerá su sangre.



Figura 42.3 Un vistazo al sitio donde algunos embriones de vertebrados e invertebrados se desarrollan, cómo se nutren y cómo los progenitores los protegen, si es que lo hacen.

- (a) La mayoría de los caracoles ponen sus óvulos y luego los abandonan.
- (b) Los óvulos de araña se desarrollan en una bolsa de seda. Por lo general, las hembras mueren poco después de haberla puesto. Algunas especies resguardan la bolsa y luego transportan a las crías por unos cuantos días mientras se alimentan.
- (c) El colibrí garganta rubí y todas las demás aves ponen óvulos fecundados con una gran reserva de alimento, vitelo. Los huevos se desarrollan y eclosionan fuera de la madre. Por lo general, uno o ambos progenitores se encargan de alimentar y cuidar de las crías.
- (d) Los embriones de algunos tiburones, lagartijas y serpientes se desarrollan dentro de su madre; reciben alimento del vitelo y nacen bastante desarrollados. Aquí vemos el nacimiento de un tiburón.

Los embriones de la mayoría de los mamíferos toman nutrientes de tejidos maternos y nacen vivos.

- (e) En los canguros y otros marsupiales, los embriones nacen “no terminados”. Completan su desarrollo dentro de una bolsa ubicada en la superficie ventral de la madre. (f) Los jóvenes canguros continúan siendo alimentados con leche secretada por las glándulas mamarias que se encuentran dentro de la bolsa.

Una mujer (g) retiene el óvulo fecundado dentro de su útero. Sus propios tejidos lo nutren hasta el nacimiento.



externa. Muchos animales terrestres tienen **fecundación interna** en la que los espermatozoides y el óvulo se unen dentro del cuerpo de la hembra. Un órgano especializado es utilizado para el suministro de espermatozoides. En los mamíferos, el pene del hombre sirve para este propósito (figura 42.2c).

Los óvulos fecundados internamente pueden ser puestos fuera del cuerpo y abandonados (figura 42.3a), o un progenitor puede poner y proteger los óvulos, y más tarde a su descendencia (figura 42.3b,c). En otros animales, las crías se desarrollan a partir de óvulos ubicados dentro del cuerpo de la madre (figura 42.3d-g).

Muchas hembras invierten energía en producir **vitelo**, líquido viscoso rico en proteínas y lípidos, que nutre al individuo en desarrollo. La cantidad de éste varía según la especie. Los erizos de mar liberan pequeños óvulos con una pequeña cantidad de éste. No se necesita mucho, ya que el óvulo fecundado de éste se convierte en una larva que nada y se alimenta por sí sola en menos de un día. En cambio, las aves producen óvulos con una gran cantidad de vitelo, ya que es el único alimento de la cría mientras se encuentra en el óvulo. Los kiwi son la especie que presenta mayor tiempo de incubación, unas 11 semanas, y sus óvu-

los tienen una gran cantidad de vitelo, poco común. Por lo general, el vitelo del óvulo de un pájaro representa un tercio de su volumen, mientras que en el kiwi representa dos terceras partes.

Una madre humana nutre a su cría durante nueve meses de desarrollo de un óvulo casi sin vitelo. Los nutrientes de la sangre de la madre se distribuyen en la sangre del hijo y mantienen su desarrollo (figura 42.3g). Aprenderás más acerca de la manera en cómo los humanos desarrollan y nutren a sus hijos en el capítulo 43.

Para repasar en casa

¿Cómo varían los sistemas reproductivos de los animales?

- Muchos invertebrados y algunos vertebrados se pueden reproducir asexualmente.
- Los animales que se reproducen sexualmente tienen descendencia genéticamente diferente. Éstos pueden producir óvulos y espermatozoides al mismo tiempo, en diferentes momentos de su vida o sólo producen uno o el otro.
- La fecundación puede ocurrir en el cuerpo de la madre o fuera de él. Los óvulos fecundados internamente pueden ser depositados en un ambiente externo o desarrollarse en el cuerpo de la madre.

42.2 Sistema reproductor masculino

- El sistema reproductor del hombre produce hormonas y espermatozoides, que son entregados en un conducto del sistema reproductor femenino.
- Conexión con Determinación del sexo en humanos 12.1.

Las gónadas masculinas

Los gametos humanos se forman en los órganos reproductores primarios o **gónadas**. Los hombres tienen un par de estas últimas llamadas **testículos**, los cuales producen espermatozoides y la hormona sexual **testosterona**. Además de las gónadas, el sistema reproductor masculino incluye un sistema de conductos y glándulas accesorias (tabla 42.1 y figura 42.4).

Anteriormente, en la figura 12.2, se mostró cómo dos testículos se forman en la pared de la cavidad abdominal de un embrión XY. Antes del nacimiento, los testículos descienden al escroto, una bolsa de piel suspendida por debajo de la cintura pélvica y que los mantiene rodeados por músculo liso. La contracción y relajación de este músculo en respuesta a estímulos y temperatura, ajusta la posición de los testículos. Cuando un hombre siente frío o miedo, contracciones musculares reflejas acercan los testículos al cuerpo. Cuando siente calor, la relajación de los músculos del escroto hace que los testículos cuelguen libremente y así las células productoras de espermatozoides no se

Tabla 42.1 Sistema reproductor masculino

Órganos reproductores

Testículos (2)	Producción de espermatozoides y hormona sexual
Epidídimos (2)	Lugar de la maduración y subsecuente almacenamiento de espermatozoides
Vasos deferentes (2)	Transporte rápido de espermatozoides
Conductos eyaculatorios (2)	Conducción de espermatozoides al pene
Pene	Órgano de coito

Glándulas accesorias

Vesículas seminales (2)	Secretan la mayor parte del líquido del semen
Próstata	Secreta parte del líquido del semen
Glándulas bulbouretrales (2)	Secreta un moco lubricante

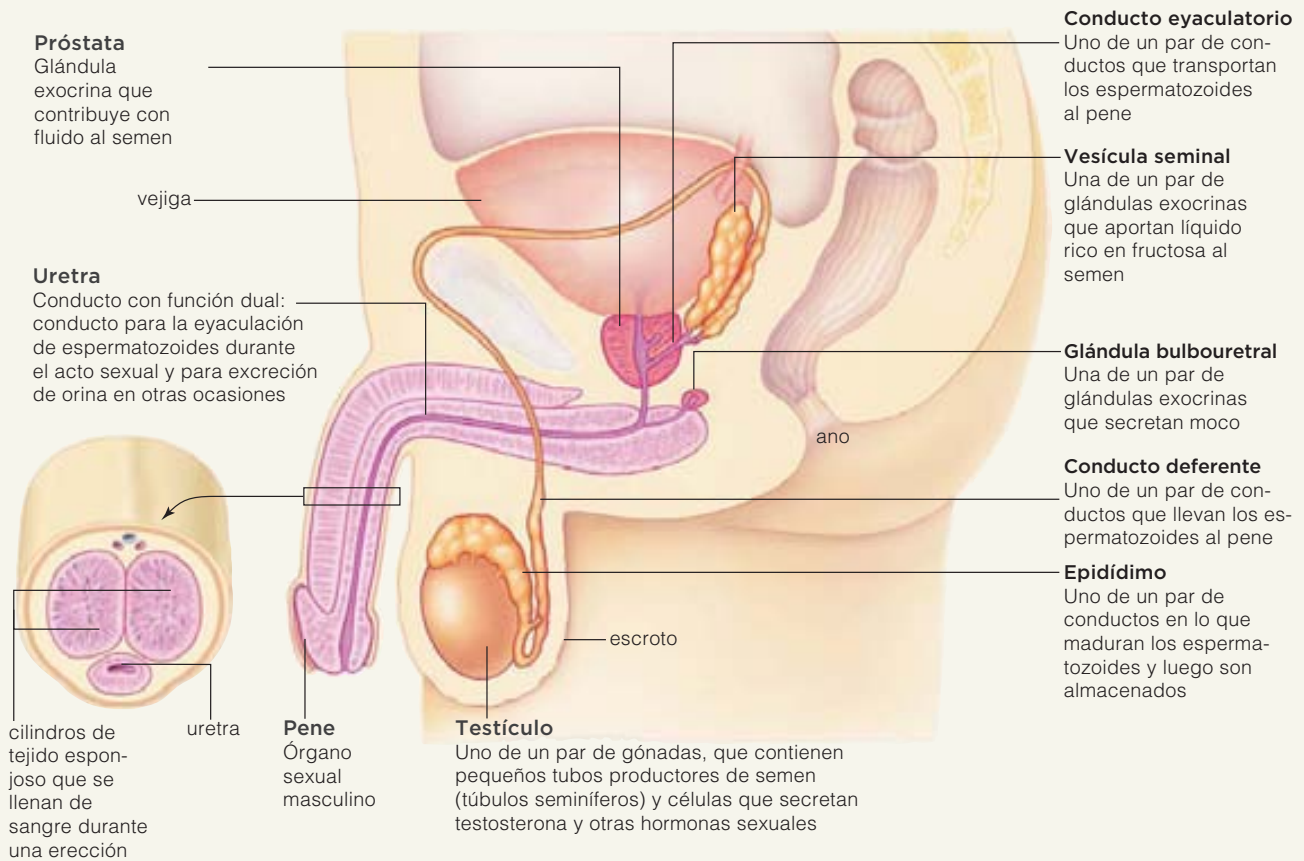


Figura 42.4 Animada Componentes del sistema reproductor masculino y sus funciones.

sobrecalientan. Estas células funcionan mejor cuando se encuentran un poco por debajo de la temperatura corporal normal.

Un hombre entra a la pubertad, la etapa del desarrollo en la que maduran los órganos reproductores, entre los 11 y 16 años. Los testículos crecen y comienza la producción de espermatozoides. La secreción de testosterona aumenta y lleva al desarrollo de los caracteres sexuales secundarios: engrosamiento de las cuerdas vocales, aumento del crecimiento del vello de la cara, pecho, axilas y región púbica, así como una distribución alterada de la grasa y el músculo.

Conductos reproductivos y glándulas accesorias

Los espermatozoides se forman por meiosis en los testículos, un proceso que veremos en la próxima sección. Aquí veremos la ruta que los espermatozoides toman hacia la superficie del cuerpo. El viaje comienza cuando los espermatozoides inmaduros y sin movilidad son empujados por la acción de los cilios desde los testículos hacia el epidídimo, un conducto enrollado sobre los testículos. El prefijo griego *epi* significa encima y *dídimo* significa gemelos, que en este contexto se refieren a los dos testículos. Las secreciones de la pared del epidídimo nutren a los espermatozoides y los ayudan a madurar.

La última región de cada epidídimo almacena espermatozoides maduros y es continuo con la primera porción del conducto deferente, conducto que saca los espermatozoides hacia un conducto eyaculatorio corto. Los conductos eyaculatorios llevan espermatozoides a la uretra que es el canal que se extiende a lo largo del pene hacia el exterior del cuerpo.

El **pene**, es el órgano masculino del coito y también interviene en la micción. Por debajo de su capa externa de piel, tejido conectivo encierra tres cilindros elongados de tejido esponjoso. Cuando un hombre se excita sexualmente, las señales nerviosas hacen que la sangre fluya más rápido hacia el tejido esponjoso que lo que fluye hacia afuera. A medida que aumenta la presión del líquido, el pene se endurece.

Los espermatozoides almacenados en los epidídimos y en la primer parte de los conductos deferentes, normalmente continúan su viaje hacia el exterior del cuerpo sólo cuando el hombre alcanza el clímax de la excitación sexual y eyacula. Entonces el músculo liso de las paredes de los epidídimos y de los conductos deferentes realiza contracciones rítmicas, que impulsan a los espermatozoides y a las secreciones glandulares accesorias hacia afuera del cuerpo en forma de un líquido blanco y espeso llamado **semen**.

El semen es una compleja mezcla de proteínas, nutrientes, iones, moléculas de señalización y espermatozoides. Estos últimos constituyen menos del 5% del total del líquido. La mayor parte la forman las secreciones de las glándulas accesorias. Las vesículas seminales, que son glándulas exocrinas ubicadas cerca de la base de la vejiga, secretan un líquido rico en fructuosa hacia el interior de los conductos deferentes. Los espermatozoides usan la fructuosa (un azúcar) como su fuente de energía. La próstata que rodea a la uretra es la otra fuente principal que contribuye con

el volumen del semen. Sus secreciones ayudan a elevar el pH del sistema reproductor femenino, para que los espermatozoides puedan nadar con mayor eficiencia. Tanto las vesículas seminales como la próstata también secretan prostaglandinas, que son moléculas de señalización.

Las dos glándulas bulbouretrales secretan un moco lubricante al interior de la uretra, que ayuda a limpiarla de orina antes de la eyaculación.

Problemas de próstata y testiculares

En un hombre joven y saludable la próstata es del tamaño de una nuez. Sin embargo la inflamación o la edad pueden hacer que aumente de tamaño. Como la uretra atraviesa la próstata, incluso un aumento benigno de su tamaño puede obstruir este conducto y causar dificultad para orinar. Para aliviar los síntomas se utilizan medicamentos, tratamientos láser o cirugía.

El aumento en el volumen de la próstata puede ser un síntoma de cáncer prostático, principal causa de muerte en hombres, después del cáncer pulmonar. En Estados Unidos, más de 200,000 hombres son diagnosticados con cáncer prostático anualmente, de los cuales unos 35,000 mueren. La mayoría de los cánceres prostáticos crecen relativamente despacio, sin embargo algunos crecen rápido y se diseminan a otras partes del cuerpo. Los factores de riesgo en los casos de cáncer prostático incluyen: edad avanzada, una dieta rica en grasas animales, tabaquismo y una vida sedentaria. Los genes también juegan su papel. Si un hombre tiene un padre o un hermano afectado, sus riesgos de padecer cáncer prostático aumentan.

Los médicos pueden diagnosticar cáncer de próstata por medio de pruebas sanguíneas que detectan aumento de antígeno prostático específico (PSA) y por medio de un examen médico físico. El tratamiento con cirugías y radiaciones pueden curar el cáncer si es detectado a tiempo. El cáncer testicular es relativamente raro, con 7,000 casos al año en Estado Unidos. Aun así, es el más común en hombres de 15 a 34 años. Una vez al mes, después de un baño caliente, los hombres deben revisar sus testículos en busca de protuberancias o endurecimiento. El tratamiento del cáncer testicular es generalmente exitoso si es detectado a tiempo, es decir, antes de que se haya diseminado.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las funciones de los órganos reproductores masculinos?

- Un par de testículos, que son los órganos reproductores primarios en el hombre, producen espermatozoides. También producen y secretan la hormona sexual testosterona.
- Los espermatozoides y las secreciones de las glándulas accesorias forman el semen. Durante la excitación sexual, éste viaja a través de una serie de conductos y sale del cuerpo a través de una apertura en el pene.
- La próstata, que es una glándula accesoria, frecuentemente aumenta de tamaño con la edad. Es un lugar común para el cáncer en los hombres.

42.3 Formación de espermatozoides

- En sus años reproductivos, un hombre continuamente produce nuevas células germinales, que sufren meiosis para producir espermatozoides.
- La formación de espermatozoides está controlada por hormonas.
- Conexión con Formación de gametos 10.5, Hormonas sexuales 35.12.

De células germinales a espermatozoides maduros

Aunque son más pequeños que una pelota de golf, los testículos contienen túbulos seminíferos enrollados que se extenderían por 125 metros (más largos que un campo de fútbol) si se estiraran (figura 45.5a). Las células de Leydig que se amontonan entre estos túbulos, secretan la hormona testosterona (figura 42.5b).

Las células germinales masculinas o espermatogonias cubren la pared interna de cada túbulo seminífero. En un hombre sexualmente maduro, estas células diploides sufren mitosis una y otra vez. Con cada división, las células descendientes más jóvenes empujan a las más viejas hacia el interior (la luz) del túbulo. Las células viejas desplazadas son los espermatocitos primarios. Las células de Sertoli, otro tipo de células dentro de los túbulos, proveen de soporte metabólico a los espermatocitos.

Los espermatocitos primarios, son los que entran a meiosis mientras están siendo desplazados, pero su citoplasma no se divide del todo. Puentes citoplasmáticos delgados los mantienen conectados unos a otros durante las divisiones nucleares. Las moléculas de señalización cruzan los puentes libremente y los inducen a madurar a la misma velocidad.

La meiosis I produce dos espermatocitos secundarios (figura 42.5c). Éstas son células haploides con los cromosomas duplicados (sección 10.5). Las cromátidas hermanas de cada cromosoma, se separan durante la meiosis II, la cual produce espermatozoides inmaduros o espermátides. A medida que las espermátides maduran y se convierten en espermatozoides, los puentes de citoplasma que hay entre ellas se rompen.

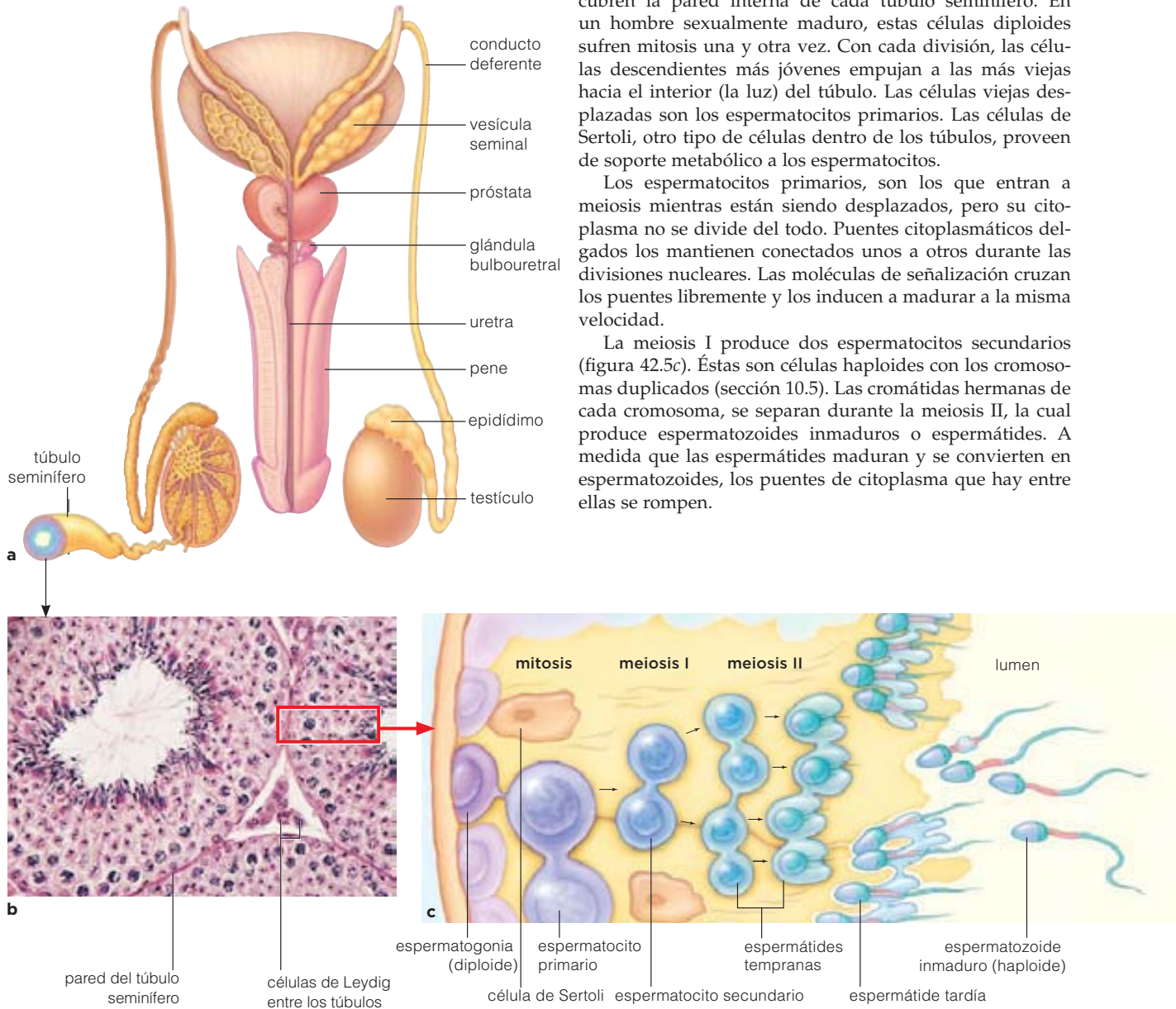


Figura Animada Dónde y cómo se forman los espermatozoides. (a) Sistema reproductivo masculino, vista posterior. (b) Microfotografía de luz en tres túbulos seminíferos adyacentes, corte transversal. (c) Células germinales diploides (espermatogonia) recubren un túbulo seminífero. Estas células sufren mitosis para formar espermatocitos primarios, que sufren meiosis para formar espermátides, las cuales maduran para convertirse en espermatozoides.

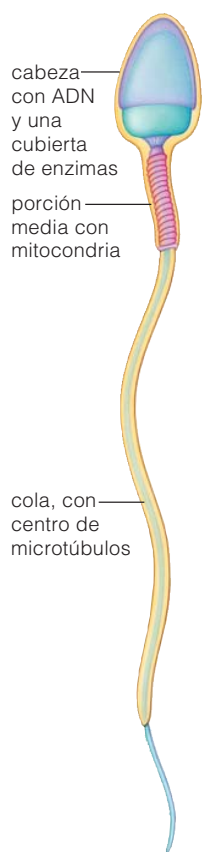


Figura 42.6 Estructura de un espermatozoide maduro, un gameto masculino.

Un espermatozoide maduro es una célula flagelada haploide (figura 42.6), que usa su cola para nadar hacia el óvulo. La mitocondria en la porción media adyacente da la energía requerida para el movimiento flagelar. La cabeza del espermatozoide está llena de ADN y cubierta por una capucha que contiene enzimas que le ayudan a penetrar un ovocito al digerir la capa externa de éste.

La formación de espermatozoides toma unos 100 días, desde el inicio hasta el final. Un adulto produce espermatozoides continuamente, y así millones de células están en diferentes etapas de desarrollo en un momento dado.

Control hormonal de la formación de espermatozoides

Cuatro hormonas: GnRH, LH, FSH y testosterona, son parte de las rutas de señalización que controlan la formación de espermatozoides (figura 42.7).

La **hormona liberadora de gonadotropina (GnRH)** es una de las producidas por el hipotálamo que actúan sobre la glándula pituitaria (figura 42.7a y sección 35.3). La GnRH estimula las células anteriores de la pituitaria para que secreten **hormona luteinizante (LH)** y **folículo estimulante (FSH)** (figura 42.7b). Como aprenderás, estas dos hormonas intervienen tanto en la función reproductiva masculina como en la femenina.

En los hombres, tanto la LH como la FSH, actúan sobre las células que se encuentran en el interior de los testículos. La LH se une a las células de Leydig que se encuentran entre los túbulos seminíferos y las estimulan para que secreten testosterona (figura 42.7c). La FSH, en combinación con la testosterona, estimula a las células de Sertoli, dentro de los túbulos seminíferos, para activar factores de crecimiento y otras señales moleculares (figura 42.7d). Estas sustancias bañan las células germinales vecinas, estimulando el desarrollo y la maduración de espermatozoides (figura 42.7e).

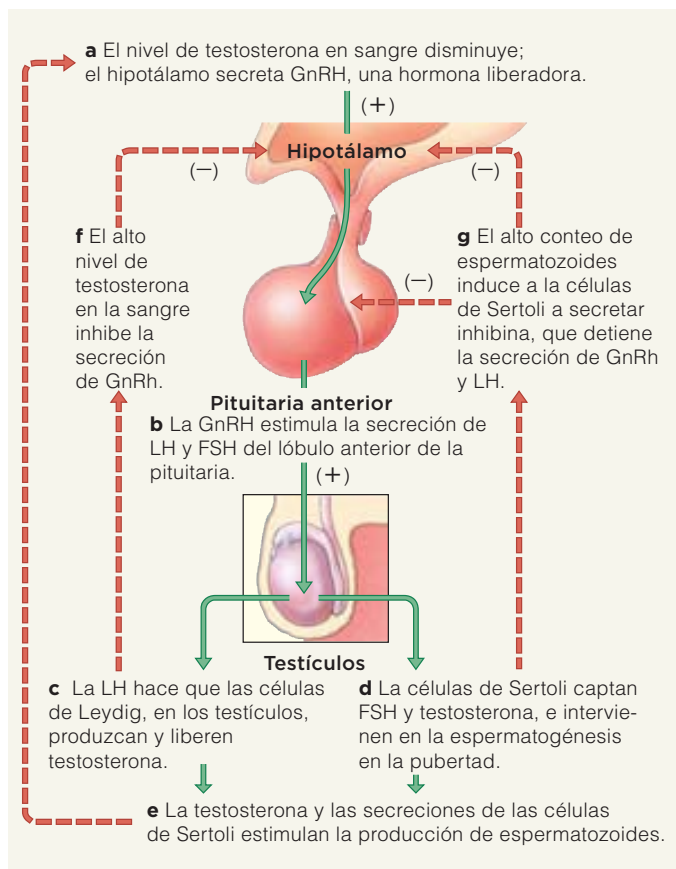


Figura 42.7 Vías de señalización en la producción de espermatozoides. Circuitos de retroalimentación negativa controla las secreciones hormonales del hipotálamo, del lóbulo anterior de la glándula pituitaria y los testículos.

Un circuito de retroalimentación negativa regula la secreción de testosterona y la formación de espermatozoides. Una alta concentración de esta hormona en la sangre disminuye la secreción de GnRH por parte del hipotálamo (figura 42.7f), lo que reduce la producción de LH y FSH por parte de los testículos. Además, un conteo elevado de espermatozoides estimula a las células de Sertoli a liberar la hormona inhibina (figura 42.7g), que también produce un descenso en la secreción de GnRH y FSH.

Para repasar en casa

¿Cómo se forman los espermatozoides y cómo intervienen las hormonas?

- La meiosis de las células germinales de los túbulos seminíferos de los testículos produce espermatozoides, que son los gametos masculinos haploides.
- El control hormonal del proceso comienza con la GnRH del hipotálamo. Produce la secreción de las hormonas FSH y LH por parte de la glándula pituitaria.
- Dichas hormonas actúan sobre los testículos, estimulando la liberación de testosterona y otros factores necesarios para la formación y el desarrollo de espermatozoides.

42.4 Sistema reproductor femenino

- El sistema reproductor femenino interviene en la producción de gametos y hormonas sexuales.
- El sistema recibe espermatozoides y tiene una cámara en la que el bebé en desarrollo es protegido y alimentado hasta el nacimiento.

Componentes del sistema

Las figuras 42.8 y 42.9 muestran los órganos reproductivos femeninos, y la tabla 42.2 enlista sus funciones. Las gónadas son un par de **ovarios** que producen ovocitos (óvulos inmaduros) y secretan hormonas sexuales cíclicamente.

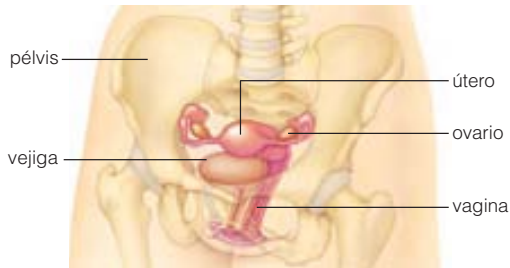


Figura 42.8 Ubicación del sistema reproductor femenino en relación a la pelvis y la vejiga.

Después de su liberación, el ovocito entra a uno de un par de **oviductos** o trompas de Falopio.

La fecundación ocurre con mayor frecuencia en el oviducto. El óvulo fecundado se mueve hacia el **útero**, que es un órgano hueco en forma de pera que se encuentra por encima de la vejiga. Un embrión se forma y completa su desarrollo en el útero. Una capa gruesa de músculo liso, el miometrio, forma la mayor parte de la pared uterina. El endometrio recubre el útero y está formado por epitelio glandular, tejidos conectivos y vasos sanguíneos.

La porción inferior, la más angosta del útero, es el **cérvix** que se abre hacia la **vagina**, un conducto muscular cubierto de mucosa, se extiende desde el cérvix hasta la superficie del cuerpo. Está lubricado por sus propias secreciones de moco, y funciona como el órgano femenino del coito. También funciona como el canal de parto durante el nacimiento del bebé. Dos pares de pliegues cutáneos envuelven las aberturas hacia la superficie de la vagina y la uretra. Tejido adiposo llena el par de pliegues externos (labios mayores). Los pliegues internos delgados (labios menores) tienen un riego sanguíneo abundante y se inflaman durante la excitación sexual.

La punta del clítoris, un órgano altamente sensible, se encuentra posicionado entre los dos pliegues internos, justo frente a la uretra. El clítoris y el pene se desarrollan a par-

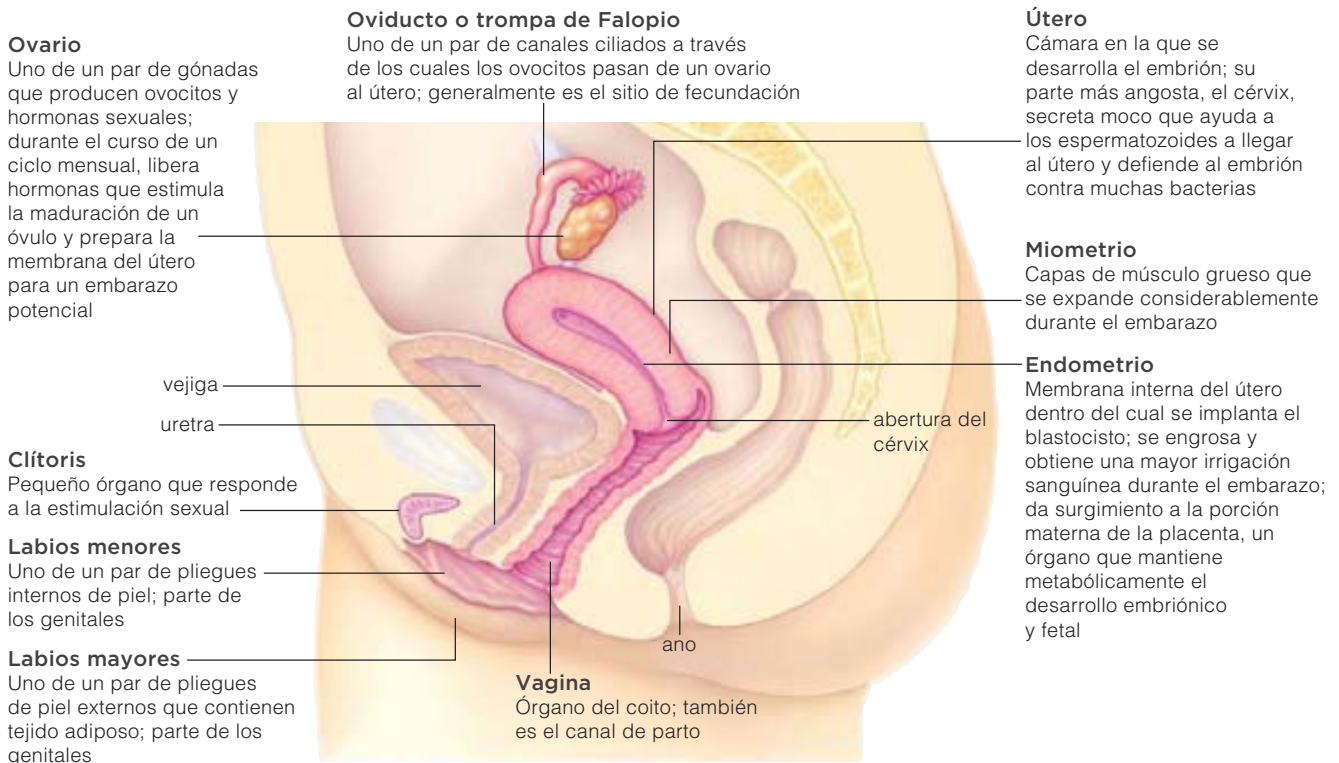


Figura 42.9 Animada Componentes del sistema reproductor femenino y sus funciones.

42.5 Problemas de la mujer

Tabla 42.2 Órganos reproductores femeninos

Ovarios (2)	Producción y maduración de ovocitos, producción de hormonas sexuales
Oviductos (2)	Conductos ubicados entre los ovarios y el útero; la fecundación normalmente se lleva a cabo en este lugar
Útero	Cámara en la que se desarrollan nuevos individuos
Cérvix	Entrada al útero; secreta moco que ayuda al paso de los espermatozoides al útero y reduce el riesgo de infección para el embrión
Vagina	Órgano del coito; canal de parto

tir del mismo tejido embrionario. Ambos poseen muchos receptores altamente sensibles al tacto, y ambos se llenan de sangre y se endurecen durante la excitación sexual.

Resumen del ciclo menstrual

Las hembras de la mayoría de las especies de mamíferos siguen un ciclo estral, lo que significa que son fértiles y entran “en celo” en ciertas épocas, es decir, que son sexualmente receptivas a los machos. Las hembras de los humanos y de algunos otros primates siguen un **ciclo menstrual**. Sus periodos de fertilidad son cíclicos, intermitentes y no están ligados a receptividad sexual. En otras palabras, pueden salir preñadas sólo en cierto periodo de su ciclo pero pueden ser receptivas al sexo en cualquier momento.

Las mujeres comúnmente comienzan a menstruar a los 12 años. La sección 42.6 describe el ciclo menstrual a detalle, pero he aquí un ligero vistazo: cada 28 días más o menos, un ovocito madura en un ovario y es liberado. Durante un intervalo de dos semanas, el útero se prepara para el embarazo. Si el ovocito no es fecundado, sangre y pedazos de endometrio salen de la vagina. El flujo menstrual indica el inicio de un nuevo ciclo.

Las mujeres pasan esos ciclos mensuales hasta que lleguen a los 40 o cincuenta y tantos años, cuando desaparece su producción de hormonas sexuales. El descenso de las secreciones hormonales se correlaciona con la aparición de la **menopausia**, que es el ocaso de la fertilidad femenina.

Para repasar en casa

¿Cuáles son los principales órganos reproductores de la mujer?

- Los ovarios son las gónadas femeninas; producen óvulos y secretan hormonas sexuales.
- Los óvulos viajan a través de los oviductos hasta el útero, la cámara donde se desarrolla el bebé.
- La vagina recibe los espermatozoides y sirve como canal de parto.

- Los cambios hormonales causan síntomas premenstruales, dolor menstrual y bochornos.
- Conexiones con Prostaglandinas 35.1, Tumores benignos 9.5.

SPM Muchas mujeres regularmente presentan molestias una semana o días antes de menstruar. Los tejidos del cuerpo se inflaman porque los cambios premenstruales influyen en la secreción de aldosterona. Esta hormona de la glándula suprarrenal estimula la reabsorción de sodio, e indirectamente, de agua (sección 41.6). Los senos pueden volverse sensibles debido a que las hormonas hacen que los conductos galactóforos se ensanchen. Los cambios inducidos por el ciclo también causan depresión, irritabilidad y ansiedad. También son comunes los dolores de cabeza y las alteraciones del sueño.

La recurrencia regular de estos síntomas es conocida como síndrome premenstrual (SPM). Una dieta balanceada y el ejercicio reducen el riesgo de padecerlo y lo hacen menos severo. Tomar anticonceptivos minimiza los cambios hormonales y por tanto este síndrome. En algunos casos, también son de utilidad los medicamentos que suprimen la secreción de hormonas sexuales.

Dolor menstrual Las prostaglandinas secretadas durante la menstruación estimulan las contracciones del músculo liso de la pared uterina. Muchas mujeres no notan las contracciones, pero otras presentan un fuerte dolor. Las que secretan altos niveles de prostaglandinas tienen mayor riesgo de sentir molestias durante este proceso.

La endometriosis, que es el crecimiento de tejido endometrial en las regiones equivocadas de la pelvis, afecta a cerca del 15% de las mujeres y puede causar dolor durante la menstruación. Los hormonas hacen que este tejido mal ubicado sangre y luego sane, formando cicatrices que pueden resultar muy dolorosas. Los métodos de supresión hormonal ayudan pero sólo la cirugía puede curar el problema. Más de un tercio de las mujeres mayores de 30 años tienen tumores uterinos benignos llamados fibromas. La mayoría de ellos no producen síntomas, pero algunos provocan periodos menstruales prolongados y con un sangrado excesivo. Una mujer que necesita cambiar su toalla sanitaria o el tampón cada hora, debe consultar a su médico. La extirpación quirúrgica de los fibromas detiene el sangrado excesivo y el dolor.



Bochornos, sudoración nocturna Tres cuartas partes de las mujeres que entran a la menopausia sufren bochornos. Abruptamente sienten un calor que las incomoda, el rostro les sonroja y empiezan a sudar cuando la sangre llega a la piel. Cuando el episodio ocurre en la noche, interrumpe el sueño. Una terapia de reemplazo hormonal puede aliviar estos síntomas, pero aumenta el riesgo de padecer cáncer de mama y embolia, especialmente si se continúa por más de varios años. El ejercicio, no beber alcohol y el consumo de productos de soja pueden ayudar a reducir los síntomas.

42.6 Preparativos para el embarazo

- Una mujer fértil sufre cambios hormonales y libera óvulos en un ciclo aproximadamente mensual.
- Conexiones con Formación de gametos 10.5; Hormonas sexuales 35.12.

El ciclo ovárico

Cuando nace, una niña tiene aproximadamente 2 millones de **ovocitos primarios**, óvulos inmaduros que han entrado a la meiosis pero se detuvieron en la profase I. Comenzando con su primer ciclo menstrual, estos óvulos maduran, por lo general uno a la vez, en un ciclo de 28 días. La figura 42.10 describe los eventos de este ciclo en un ovario.

Un ovocito primario y las células que lo rodean forman un folículo (figura 42.10a). En la primera parte del ciclo ovárico, la fase folicular, las células que rodean al óvulo se dividen repetidamente mientras éste crece y secreta glicoproteínas que forman una capa no celular conocida como **zona pelúcida** (figura 42.10b). A medida que el folículo madura, una cavidad llena de líquido se abre en la capa de cé-

lulas que rodea el ovocito (figura 42.10c). A menudo, más de un folículo empieza a madurar durante la fase folicular, pero por lo general sólo uno madura completamente.

La maduración folicular requiere de unos 14 días y está bajo control hormonal. Cuando comienza la fase folicular, el hipotálamo secreta GnRH. Esta hormona estimula a las células de la pituitaria anterior para que incrementen la secreción de FSH y LH (figura 42.11a). El aumento en los niveles sanguíneos de FSH y LH permite la maduración folicular y estimula a las células foliculares a secretar **estrógeno**, que es un tipo de hormona sexual (figura 42.11b,c).

La pituitaria detecta el aumento de estrógenos en el nivel sanguíneo y responde produciendo LH, lo que lleva al ovocito primario a completar la meiosis I y llevar a cabo la citocinesis. Una de las células haploides resultantes, el **ovocito secundario**, se queda con la mayor parte del citoplasma. La otra célula haploide es primer cuerpo polar que eventualmente degenerará (figura 42.10d). El aumento de LH también hace que el folículo se inflame y después reviente. El óvulo, todavía rodeado por la zona pelúcida y

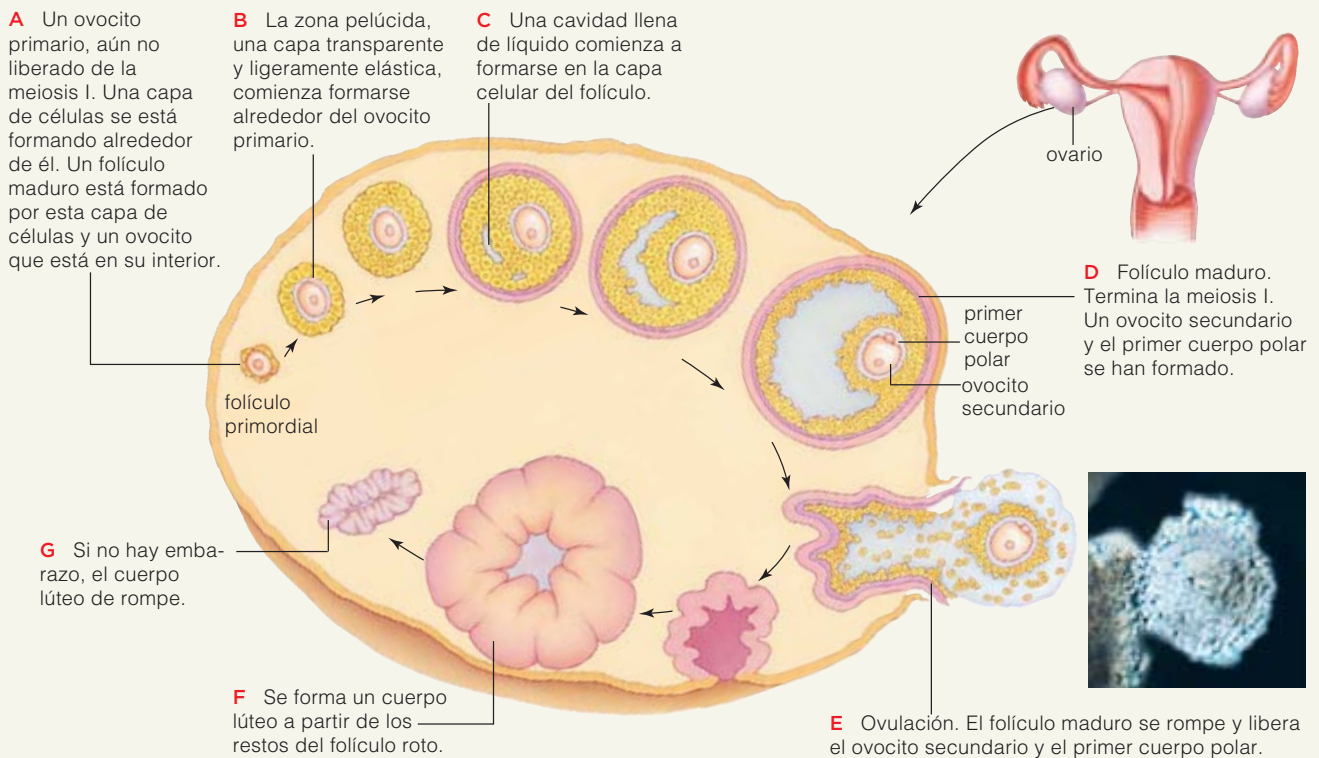


Figura 42.10 Animada Eventos cíclicos en un ovario humano, corte transversal. El folículo no se mueve como en este diagrama, que simplemente muestra la secuencia de los eventos. Todas estas estructuras se forman en el mismo lugar durante un ciclo menstrual. En la primera fase del ciclo, un folículo crece y madura. Durante la ovulación, que es la segunda fase, el folículo maduro se rompe y libera un ovocito secundario. En la tercera fase, se forma un cuerpo lúteo a partir de los restos del folículo.

algunas células foliculares, es liberado hacia un oviducto. Así, el aumento de LH desencadena la **ovulación**, la liberación de un ovocito secundario por parte de un ovario (figura 42.10e).

La ovulación es seguida por la fase lútea del ciclo ovárico. Durante esta fase, el folículo roto se convierte en una estructura glandular amarillenta llamada **corpo lúteo** (figura 42.10f) que secreta una gran cantidad de la hormona sexual llamada progesterona, y estrógenos en menor cantidad. El alto nivel de progesterona manda señales al cerebro y reduce la secreción de LH y FSH para que un nuevo folículo no se desarrolle.

Si no hay embarazo, el cuerpo lúteo no dura más de 12 días. En los últimos días de la fase lútea, un descenso en los niveles de LH hace que éste degenera (figura 42.10g); entonces una nueva fase folicular comienza.

Correlación de eventos en el ovario y el útero

La menstruación, que es el flujo de sangre y tejido endométrico hacia el exterior del útero y a través de la vagina, coincide con el inicio de la fase folicular en el ovario (figura 42.11c,d). La menstruación generalmente dura de 1 a 5 días. Luego, a medida que la fase folicular avanza, los estrógenos secretados por un folículo en maduración estimulan la reparación y el engrosamiento de la membrana uterina.

Después de la ovulación, en la fase lútea, los estrógenos y la progesterona secretados por el cuerpo lúteo actúan sobre el endometrio. Estas hormonas estimulan el crecimiento de vasos sanguíneos y de glándulas que secretan glicógeno. El útero ahora está listo para mantener un embarazo.

Si no hay embarazo, el cuerpo lúteo degenera y los niveles de progesterona y estrógeno caen. Los vasos sanguíneos que irrigan el endometrio se debilitan y el endometrio comienza a degenerar. A medida que el tejido sanguíneo se desprende, una nueva fase folicular comienza.

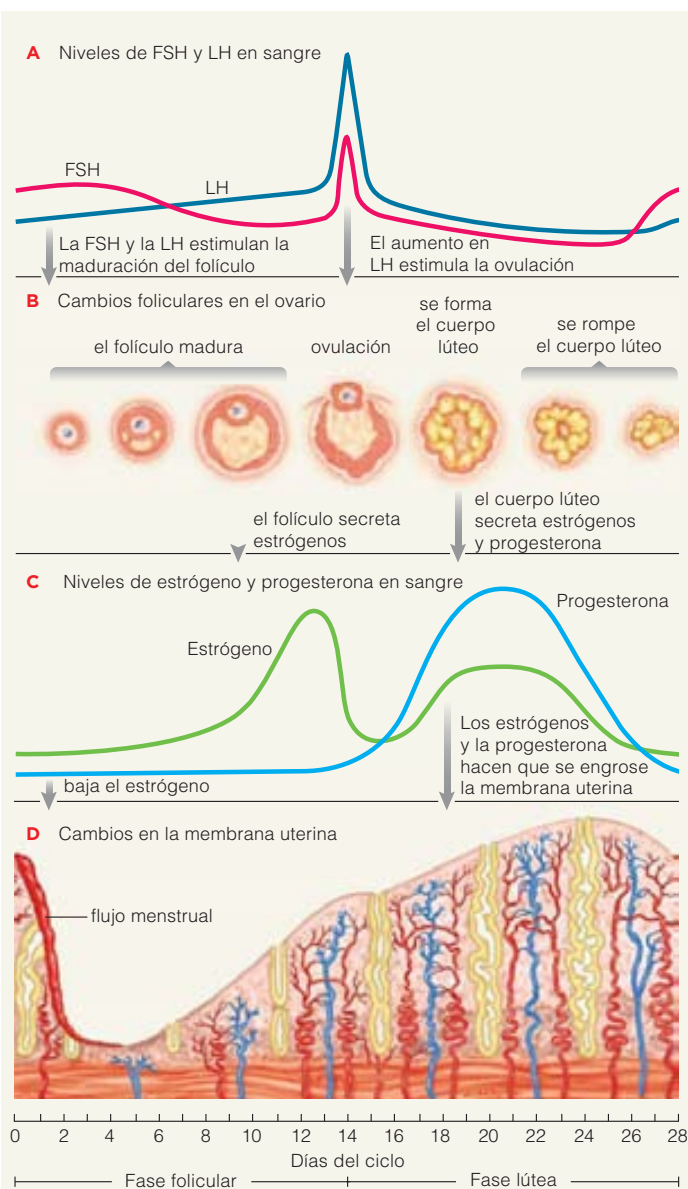


Figura 42.11 Animada Cambios en un ovario y útero humanos correlacionados con los niveles hormonales. Empezamos con la aparición del flujo menstrual el día 1 en un ciclo menstrual de 28 días.

(a, b) Estimulada por la GnRH del hipotálamo, la pituitaria anterior secreta FSH y LH, que estimulan el crecimiento del folículo y la maduración de un ovocito dentro del ovario. A mitad del ciclo, un aumento de LH estimula la ovulación y la formación de un cuerpo lúteo. Un descenso en la FSH después de la ovulación evita que más folículos maduren.

(c, d) Antes, el estrógeno de un folículo en maduración llama a la reparación y reconstrucción del endometrio. Después de la ovulación, el cuerpo lúteo secreta estrógeno y más progesterona que prepara al útero para el embarazo. Si hay embarazo, el cuerpo lúteo se mantiene y sus secreciones estimularán el mantenimiento de la membrana uterina.

Para repasar en casa

¿Qué cambios cíclicos ocurren en el ovario y el útero?

- Cada 20 días más o menos, la FSH y la LH estimulan la maduración de un folículo.
- Un aumento de LH a la mitad del ciclo estimula la ovulación, que es la liberación de un ovocito secundario hacia un oviducto.
- El estrógeno secretado por un folículo en maduración hace que el endometrio se engrose. Después de la ovulación, la progesterona secretada por el cuerpo lúteo estimula una secreción por parte de las glándulas endometriales.
- Si no hay embarazo, el cuerpo lúteo degenera, los niveles hormonales disminuyen, la membrana endométrica se desprende y el ciclo vuelve a empezar.

42.7 La FSH y los gemelos

■ Por lo general, sólo un óvulo madura y es liberado durante cada ciclo menstrual. La abundancia de FSH puede causar que dos óvulos maduren y posiblemente producir gemelos dicigóticos (o fraternos).

En ocasiones, dos ovocitos maduran al mismo tiempo y son liberados durante el mismo ciclo menstrual. Si ambos son fecundados, el producto serán dos cigotos genéticamente diferentes y no se parecerán más que los otros hermanos. Pueden ser del mismo sexo o diferente.

Un alto nivel de FSH, que es la hormona que estimula la maduración del óvulo, aumenta la probabilidad de tener gemelos dicigóticos. Los niveles de esta hormona, como la prevalencia de este tipo de nacimientos, varían dependiendo de la familia y grupo étnico a que se pertenezca. Una mujer que sea producto de un embarazo gemelar tiene el doble de probabilidades de a su vez tener gemelos. Si los tiene una vez, las probabilidades se triplican para una segunda vez. Estos embarazos son más comunes entre las mujeres con descendencia africana, menos comunes entre caucásicas y raros entre asiáticas. El pueblo Yoruba de África tiene la mayor incidencia de gemelos y trillizos, uno de cada 22 embarazos (figura 42.12). Ellas también tienen niveles elevados de FSH poco comunes.

La edad también tiene su efecto. Los niveles de FSH en una mujer aumentan desde la pubertad hasta los 35 años aproximadamente, lo que hace que su probabilidad de tener gemelos aumente. Así, la tendencia a tener descendencia a mayor edad contribuye a un aumento en los embarazos de gemelos dicigóticos.

El nivel de FSH no influye en la formación de gemelos idénticos (o monocigóticos). Este tipo de hermanos se desarrolla cuando un cigoto o embrión temprano se divide y del cual se desarrollan dos individuos genéticamente iguales. Esta división sucede al azar, no se da por herencia. Tales embarazos se presentan con la misma probabilidad entre mujeres de diferentes grupos étnicos y de distintas edades.



Figura 42.12 Una madre Yoruba. La tasa de nacimientos gemelares entre los Yoruba es la más alta del mundo, pero la tasa de mortalidad también lo es: la mitad de los gemelos muere poco después del nacimiento. Las madres en luto hacen una talla en madera como punto de contacto ritual con los hijos perdidos. Las muñecas de plástico comercialmente producidas están siendo ya sustituidas por las tallas en madera tradicionales.

42.8 Cuando se encuentran los gametos

■ Cuando una mujer y un hombre tienen relaciones sexuales, la emoción del momento puede oscurecer lo que sucede si un ovocito secundario se encuentra en un oviducto.

■ Conexiones con Señales autonómicas 33.8; Hormonas pituitarias 35.3.

La fecundación interna consiste en cambios coordinados en la fisiología de dos individuos y más tarde de interacciones entre sus gametos. Todo comienza con las relaciones sexuales, o coito.

Relaciones sexuales

Fisiología del sexo Para los hombres, el coito requiere de una erección. Largos cilindros de tejido esponjoso forman la mayor parte del pene (figura 42.4). Cuando el hombre no está excitado, su órgano sexual permanece flácido, porque los vasos sanguíneos que transportan la sangre al tejido esponjoso están constreñidos. Cuando el hombre se excita, señales parasimpáticas inducen el ensanchamiento de los vasos que irrigan el tejido esponjoso. El flujo sanguíneo de entrada excede el flujo de salida y el aumento de la presión del líquido expande las cámaras internas. Como resultado, el pene se agranda y endurece para que pueda ser insertado en la vagina de la mujer.

Durante el coito, los movimientos pélvicos estimulan los receptores mecánicos que se encuentran en el miembro masculino y en el clítoris de la mujer. La pared uterina, los labios y el clítoris se llenan de sangre.

En ambos individuos, la frecuencia cardíaca y respiratoria aumenta. La pituitaria posterior aumenta su secreción de oxitocina, la cual inhibe las señales del centro cerebral que controlan el miedo y la ansiedad (amígdala). Cuando la estimulación continúa, la oxitocina lleva al orgasmo provocando contracciones rítmicas del músculo liso del tracto reproductivo. Al mismo tiempo, la liberación de endorfina en el cerebro produce sensaciones de placer. En el hombre, el orgasmo generalmente se acompaña de eyaculación, en la que la contracción de los músculos obliga al semen a salir por el pene. Probablemente has escuchado decir que la mujer no puede salir embarazada si no alcanza el orgasmo. No lo creas.

Respecto al viagra La capacidad de tener y mantener una erección alcanza su punto máximo hacia el final de la adolescencia. A medida que el hombre madura, puede tener episodios de disfunción eréctil. Con este problema, el pene no se endurece lo suficiente para el coito. Los hombres con problemas circulatorios son los más afectados. El tabaquismo también aumenta dichos efectos. El Instituto Nacional de la Salud (*National Institute of Health*) estima que 30 millones de hombres están afectados por este problema sólo en Estados Unidos. El viagra, entre otros medicamentos parecidos, hace que los vasos sanguíneos que llevan sangre al pene se ensanchen y lleven más sangre. Tales medicamentos pueden causar dolores de cabeza y, en raras

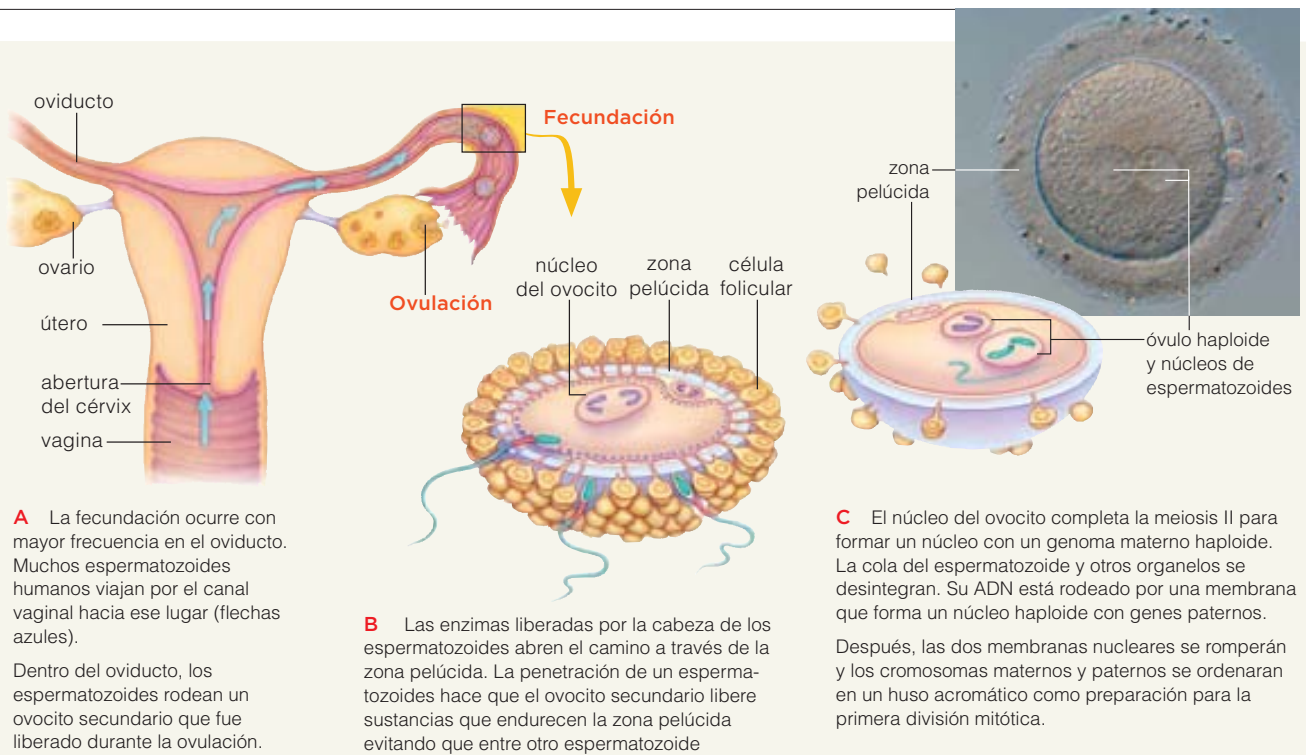


Figura 42.13 Animada Eventos de la fertilización humana. La microfotografía muestra un ovocito humano fertilizado.

Investiga: En la fotografía, ¿qué son las pequeñas células del lado derecho, justo debajo de la zona pelúcida?

Respuesta: Los cuerpos polares.

ocasiones, pérdida de la audición repentina. Pueden interactuar con otros medicamentos y nunca deben tomarse sin receta.

Fecundación

En promedio, una eyaculación puede colocar de 150 a 350 millones de espermatozoides en la vagina. Menos de 30 minutos después, cientos de ellos llegan a los oviductos. Los espermatozoides viajan hacia los ovarios. A medida que se trasladan sufren cambios que los preparan para unirse al ovocito y penetrarlo.

La fecundación ocurre con mayor frecuencia en un oviducto (figura 42.13a). El espermatozoide se une a la zona pelúcida del ovocito. Esta unión desencadena la liberación de enzimas acrosomales de la cubierta de su cabeza que digieren la zona pelúcida para abrir paso hacia la membrana plasmática del ovocito (figura 42.13b). Por lo general, sólo un espermatozoide entra en el ovocito secundario. Su cola y otros organelos degeneran.

La penetración tiene dos grandes efectos. Primero, causa cambios en el ovocito de manera que se evita la entrada a otros espermatozoides. Segundo, hace que el ovocito complete la meiosis II y se divida (figura 42.13c), produciendo un óvulo maduro y un cuerpo polar. Este último, junto con el ya formado en la meiosis I, se desintegra.

En muchos animales, el núcleo del óvulo y del espermatozoide se fusionan para formar uno nuevo diploide en el cigoto, que es la primera célula del individuo. En los humanos y otros mamíferos, los núcleos no se fusionan. En su lugar, las membranas nucleares del óvulo y del espermatozoide desaparecen. Los cromosomas maternos y paternos se alinean en un huso acromático para la primera división celular. Esta división es el primer paso del desarrollo, un proceso que se explica a detalle en el siguiente capítulo.

Para repasar en casa

¿Qué pasa durante el coito y la fecundación?

- La excitación sexual incluye señales nerviosas y hormonales.
- La eyaculación libera millones de espermatozoides en la vagina que viajan a través del útero hacia los oviductos, el sitio donde con mayor frecuencia ocurre la fecundación.
- La penetración por un solo espermatozoide hace que el ovocito complete la meiosis II, evitando que otro lo penetre.
- El ADN del espermatozoide, junto con el del ovocito, se convierte en el material genético del cigoto. Sólo sus organelos se desintegran.

■ Existen muchas opciones para quienes desean detener la reproducción o para aumentar las probabilidades de convertirse en padre.

■ Conexión con Diagnóstico prenatal 12.8.

Opciones de control prenatal

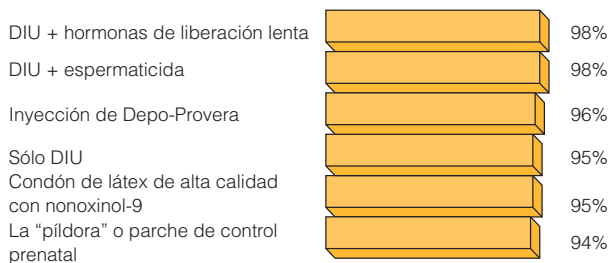
Muchas veces, factores económicos y emocionales llevan a la gente a buscar maneras de controlar su fertilidad. La tabla 42.3 y la figura 42.14 contienen las opciones de control de fertilidad más comunes, y las comparan. La más efectiva es la abstinencia, nada de sexo, lo que puede requerir de mucha autodisciplina.

Los métodos de ritmo son una forma de abstinencia; la mujer simplemente evita el sexo durante su periodo fértil.

Mayor eficiencia



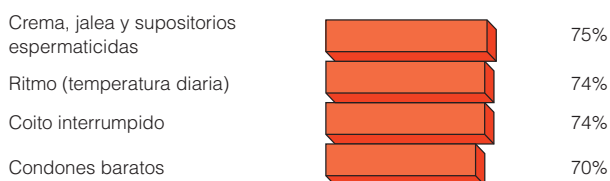
Muy efectivo



Efectivo



Moderadamente efectivo



No son confiables



Ella calcula llevando el registro de la duración de sus ciclos menstruales, tomando su temperatura cada mañana, monitoreando la viscosidad de su moco cervical o combinando alguna de estas técnicas. Los malos cálculos son frecuentes. Los espermatozoides depositados en la vagina justo antes de la ovulación pueden vivir lo suficiente para llegar hasta el óvulo.

La interrupción del coito o sacar el pene de la vagina antes de la eyaculación, requiere de una gran fuerza de voluntad y puede fallar. Los líquidos pre-eyaculatorios del pene contienen espermatozoides.

Las duchas vaginales inmediatamente después del coito es poco confiable. Algunos espermatozoides podrían viajar en cuestión de segundos a través del cérvix.

Los métodos quirúrgicos son muy efectivos, pero hacen que el individuo se vuelva estéril de forma permanente. El hombre puede optar por la vasectomía. El médico hace una pequeña incisión en el escroto, luego corta y amarra los conductos deferentes. Por otro lado, el ligado de las trompas, en la mujer bloquea o corta sus oviductos.

Otros métodos de control de la fertilidad usan barreras físicas y químicas para evitar que los espermatozoides lleguen al óvulo. La espuma y la jalea espermaticidas envenenan a los espermatozoides. No siempre son confiables, pero su uso acompañado de un condón o un diafragma reducen el riesgo de embarazo.

Un diafragma es un dispositivo flexible en forma de domo que se coloca dentro de la vagina de manera que cubra el cérvix. El diafragma es relativamente efectivo si primero es colocado por un médico y usado correctamente con un espermaticida. Un capuchón cervical es parecido, pero más pequeño.

Los condones son fundas delgadas y ajustadas que se colocan sobre el pene durante el coito. Las buenas marcas pueden tener una efectividad de hasta 95% cuando se usan correctamente y con un espermaticida. Sólo los condones hechos de látex brindan protección contra enfermedades de transmisión sexual (ETS). Sin embargo, hasta los mejores pueden romperse.

Un dispositivo intrauterino (DIU) es insertado en el útero por un médico. Algunos dispositivos hacen más viscoso el moco cervical para que los espermatozoides no lo puedan atravesar. Otros liberan cobre, que interfiere con la implantación.

La píldora de control prenatal es el método anticonceptivo más común en países desarrollados. Es una mezcla de estrógenos sintéticos y hormonas parecidas a la progesterona, que evitan tanto la maduración de ovocitos como la ovulación. Cuando se utiliza correctamente es por lo menos 94% efectiva. Puede reducir los calambres menstruales, pero en ocasiones causa náuseas, dolores de cabeza y aumento de peso. Su uso reduce el riesgo de padecer cáncer.

Figura 42.14 Comparación de la efectividad de algunos métodos anticonceptivos. Estos porcentajes también indican que número de embarazos no planeados por cada 100 parejas que usaron sólo ese método de control prenatal. Por ejemplo, "94% de efectividad" para los anticonceptivos orales significa que 6 de cada 100 mujeres saldrán embarazadas en promedio.

cer ovárico y uterino pero aumenta riesgosas posibilidades de desarrollar cáncer de mama, cervical y hepático.

Un parche anticonceptivo es un parche adhesivo plano y pequeño que se aplica sobre la piel. Libera la misma mezcla de hormonas que un anticonceptivo oral y bloquea la ovulación de la misma manera. Al igual que las pastillas anticonceptivas, no es para todos. Algunas mujeres, especialmente aquellas que fuman, pueden desarrollar peligrosos coágulos de sangre y otros problemas cardiovasculares serios.

Las inyecciones y los implantes hormonales evitan la ovulación. Las inyecciones actúan por varios meses mientras que el implante, conocido como Implanon, dura tres años. Ambos métodos son bastante efectivos, pero pueden causar sangrados abundantes esporádicamente.

Algunas mujeres recurren a la anticoncepción de emergencia después del sexo consensuado sin protección, si es que se rompe el condón o tras una violación. Las llamadas “pastillas del día siguiente”, disponibles sin receta médica, evitan la ovulación y funcionan mejor si se toman inmediatamente después del coito; sin embargo, pueden ser efectivas hasta cinco días después. Estas pastillas no deben utilizarse de forma regular. Sus efectos secundarios pueden ser náuseas, vómitos, dolor abdominal, dolor de cabeza y mareos.

Acerca del aborto

Cerca del 10% de los embarazos detectados terminan en un aborto espontáneo. Muchos otros embarazos terminan sin haber sido detectados. Según algunos estimados, el 50% de los embarazos son interrumpidos por un problema genético. El riesgo de abortos espontáneos aumenta con la edad de la madre.

El aborto inducido o provocado es la eliminación deliberada de un embrión o feto del útero. En Estados Unidos, cerca de la mitad de los embarazos no planeados terminan en un aborto inducido. Los padres que descubren a través de pruebas genéticas que un embrión tiene anomalías genéticas pueden decidir no llevarlo a término. Cerca de 80% de los embriones diagnosticados con síndrome de Down son abortados (sección 12.8).

Desde la perspectiva clínica, el aborto es por lo general un procedimiento breve con poco riesgo. La mifepristona (RU-486) y medicamentos parecidos, pueden inducir el aborto durante las primeras nueve semanas. Interfieren con la forma en que el cuerpo mantiene la membrana uterina para el embarazo. El uso de un dispositivo de succión puede interrumpir el embarazo hasta las 14 semanas. Abortos más tardíos requieren de procedimientos quirúrgicos más difíciles.

Tecnología de reproducción asistida

Cerca de 15% de las parejas en Estados Unidos son estériles; ya sea porque la mujer no puede quedar embarazada o por abortos espontáneos frecuentes. Cuando la pareja produce ovocitos y espermatozoides normales, pero no pueden concebir naturalmente, pueden apoyarse en la tecnología. Con fertilización *in vitro*, el médico combina óvu-



Figura 41.15 Fertilización *in vitro*. Un especialista en fertilidad usa una micromanipulador para inyectar un espermatozoide humano en un ovocito. La pantalla muestra la vista a través de un microscopio.

los y espermatozoides fuera del cuerpo (figura 42.15). A los cigotos resultantes se les permite dividirse, entonces estos pequeños cúmulos de células son transferidos al útero de la mujer para que se desarrollen, puede ser uno o varios. Los ensayos de reproducción asistida son costosos y la mayoría son infructuosos. En mujeres de 30 años de edad, cerca de una tercera parte de los intentos de fertilización de este tipo terminan con un nacimiento. En mujeres de 40 años, sólo uno de seis intentos son exitosos.

Para repasar en casa

¿Qué métodos usan los humanos para controlar su fertilidad?

- Las barreras físicas y los tratamientos hormonales pueden evitar el embarazo.
- El aborto, espontáneo o inducido, interrumpe un embarazo existente.
- La tecnología reproductiva asistida ayuda a algunas parejas que tienen problemas para concebir.

Tabla 42.3 Métodos anticonceptivos más comunes

Método	Descripción
Abstinencia	Evitar el coito completamente
Ritmo	Evitar el coito en el período fértil de la mujer
Coito interrumpido	Acabar el coito antes de la eyaculación
Ducha	Lavado vaginal para expulsar el semen de la vagina después del coito
Vasectomía	Interrupción de los conductos deferentes en el hombre
Ligadura de trompas	Interrupción de las trompas de Falopio de la mujer
Condón	Encierra el pene, bloquea la entrada de espermatozoides a la vagina
Diafragma, capuchón cervical	Cubre el cérvix, bloquea la entrada de espermatozoides al útero
Espermaticidas	Mata espermatozoides
DIU	Evita que los espermatozoides entren al útero o evita la implantación del embrión
Anticonceptivos orales	Evita la ovulación
Parche, implantes o inyecciones hormonales	Evita la ovulación
Píldora anticonceptiva de emergencia	Evita la ovulación

42.10 Enfermedades de transmisión sexual

- Los actos sexuales transfieren líquidos corporales en los cuales algunos patógenos humanos viajan de un huésped a otro.
- Conexiones con Enfermedad infecciosa 21.8, VIH 21.1.

Consecuencias de la infección

Anualmente, los patógenos que causan **enfermedades de transmisión sexual** (ETS), infectan a unas 15 millones de personas en Estados Unidos (tabla 42.4). Dos terceras partes de esos infectados son menores de 25 años y una cuarta parte son adolescentes. Actualmente, más de 65 millones de estadounidenses viven con una ETS incurable. El tratamiento y sus complicaciones cuestan unos 8.4 mil millones de dólares al año.

Las consecuencias sociales son serias. Las mujeres se infectan más fácilmente que los hombres y tienen más complicaciones. Cada año cerca de un millón de mujeres estadounidenses desarrollan enfermedad inflamatoria pélvica (EIP) como complicación de alguna ETS bacteriana. Produce cicatrices en el tracto reproductivo, dolor crónico e infertilidad; y aumenta el riesgo de embarazo ectópico (figura 42.16a).

La madre puede transmitir una ETS a su hijo. El virus del herpes simple tipo 2 mata a cerca de 50% de los embriones que infecta y causa defectos neurológicos en muchos de los sobrevivientes. La exposición por *Chlamydia* durante el nacimiento puede provocar una infección en la garganta y ojos del recién nacido (figura 42.16b).

Principales agentes de enfermedades de transmisión sexual

VPH La infección por el virus del papiloma humano (VPH) es la ETS más extendida y de mayor crecimiento en Estados Unidos. Por lo menos 20 millones están ya infectados. Algunas de las 100 cepas de VPH pueden causar verrugas genitales, protuberancias en los genitales externos y alrededor del ano. Algunas cepas son las causantes del cáncer cervical. Las mujeres sexualmente activas deben someterse a una prueba de citología vaginal anualmente para monitorear cambios cervicales. Una vacuna puede evitar la infección por VPH si se administra antes de la exposición al virus (introducción al capítulo 38).

Tricomoniasis El protista flagelado *Trichomonas vaginalis* causa la enfermedad conocida como tricomoniasis (sección 22.2). En las mujeres, por lo general los síntomas incluyen irritación vaginal, comezón y flujo amarillento. Los hombres infectados generalmente no presentan síntomas. Las infecciones no tratadas dañan las vías urinarias, causan infertilidad e invitan a una infección por VIH. Una dosis única de un medicamento antiprotazoario cura rápidamente la infección. El tratamiento debe ser para la pareja.

Clamidia Esta infección es principalmente una enfermedad de gente joven. 40% de los infectados están entre los 15 y 19 años; una de cada 10 mujeres adolescentes sexualmente activas está infectada. La *Chlamydia trachomatis* causa la enfermedad (figura 42.17a). Los antibióticos pueden matar rápidamente esta bacteria. La mayoría de las mujeres infectadas no son diagnosticadas ya que no presentan síntomas. Entre el 10 y 40% de las que nos son tratadas desarrollarán enfermedad inflamatoria pélvica. La mitad de los hombres infectados presentan síntomas como flujo anormal del pene y dolor al orinar. Los hombres sin tratamiento corren el riesgo de sufrir inflamación del tracto reproductor e infertilidad.

Herpes genital Cerca de 45 millones de estadounidenses tienen herpes genital, causado por el virus del herpes simple tipo 2. La transmisión a un nuevo huésped requiere de contacto directo con virus activos o con ampollas que lo contengan. Las membranas de la boca y de los genitales son las más vulnerables. Al principio los síntomas son muy leves o están ausentes. Se pueden formar pequeñas ampollas dolorosas en los genitales. En tres semanas, el virus entra en latencia. Las ampollas cicatrizan y sanan, pero las partículas virales permanecen escondidas en el cuerpo.

Su reactivación esporádica produce ampollas dolorosas en el sitio de la infección o cerca de él. Las relaciones sexuales, la menstruación, el estrés emocional y otras infecciones desencadenan la recaída. Un medicamento antiviral puede disminuir el tiempo de sanación y el dolor, pero el herpes genital es incurable.

Gonorrea La gonorrea es causada por *Neisseria gonorrhoeae* (figura 42.17b). Esta bacteria puede cruzar la membrana mucosa de la uretra, el cérvix o el conducto anal durante las relaciones sexuales. Una mujer infectada puede notar un flujo vaginal o sensación de ardor al orinar. Si la bacteria entra a sus oviductos, puede causar calambres, fiebre, vómito y cicatrices que pueden provoca esterili-

Tabla 42.4 Nuevos casos de ETS al año

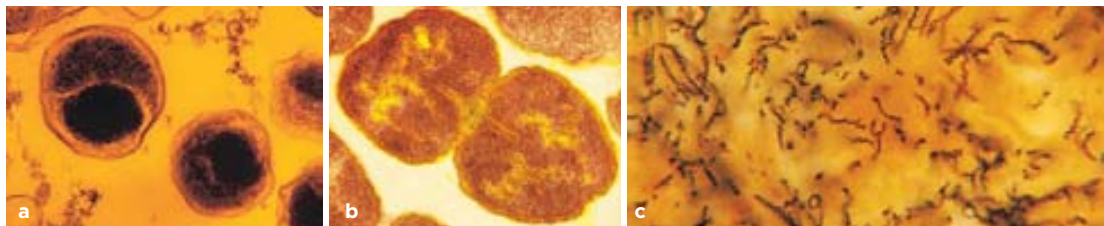
ETS	Casos en Estados Unidos	Casos en el mundo
Papiloma humano (VPH)	6,200,000	400,000,000
Tricomoniasis	5,000,000	174,000,000
Clamidia	3,000,000	92,000,000
Herpes genital	1,000,000	20,000,000
Gonorrea	650,000	62,000,000
Sífilis	70,000	12,000,000
SIDA	40,000	4,900,000



Figura 42.16 Algunas de las desventajas del sexo no seguro. (a) Alto riesgo de embarazo ectópico. Las cicatrices causadas por ETS pueden hacer que un embrión se implante en un oviducto en lugar del útero. Los embarazos ectópicos no tratados pueden romper el oviducto y causar sangrado, infección y muerte. (b) Un niño con los ojos inflamados por clamidia. La madre contagió a su hijo con la bacteria durante el nacimiento. (c) Chancros causados por sífilis.

Figura 42.17

Microfotografías de las bacterias que causan (a) clamidia (b) gonorrea (c) sífilis. Todas pueden ser combatidas con antibióticos.



dad. Menos de una semana después de que el hombre es infectado, pus amarillento comienza a salir de su pene. Hay mayor frecuencia al orinar y también puede haber dolor al hacerlo.

El tratamiento oportuno con antibióticos cura rápidamente esta enfermedad. Muchos ignoran los primeros síntomas o creen equivocadamente que la infección confiere inmunidad. Una persona puede contraer gonorrea varias veces, probablemente porque en la actualidad se conocen por lo menos 16 de sus cepas.

Sífilis La espiroqueta *Treponema pallidum* causa sífilis, una ETS muy peligrosa (figura 42.17c). Durante el acto sexual con una persona infectada, estas bacterias pasan a los genitales o al cérvix, la vagina o la cavidad oral. Luego pasan al cuerpo a través de pequeñas heridas. Entre 1 y 8 semanas después pueden ser encontradas dentro de una úlcera localizada, que es un chancro indoloro y aplanado, señal de la primera etapa de la sífilis. Pareciera una persona normalmente sana, pero los treponemas se multiplican dentro de la médula espinal, el cerebro, los ojos, los huesos, las articulaciones y las mucosas. En la etapa secundaria de la infección, aparece un sarpullido en la piel y se forman otros chancros (figura 42.16c). En casi la mitad de los casos, la respuesta inmune triunfa y los síntomas desaparecen. En el resto de los casos, aparecen lesiones y cicatrices en la piel, el hígado, huesos y otros órganos. En esta tercera etapa se forman pocos treponemas, pero el sistema inmune del huésped es hipersensible a ellos. Las reacciones inmunológicas crónicas pueden dañar el cerebro y la médula espinal, causando parálisis.

Probablemente, debido a que los síntomas son tan alarmantes, la mayoría de la gente busca tratamiento más rápido para la sífilis que para la gonorrea. Las etapas tardías requieren de tratamiento prolongado.

SIDA La infección por Virus de la Inmunodeficiencia Humana (VIH) puede causar Síndrome de Inmunodeficiencia Adquirida (SIDA) (introducción capítulo 21). Al principio la persona puede no saber que está infectada. Con el tiempo, el virus comienza a destruir el sistema inmune y se desarrollan enfermedades crónicas características. Bacterias normalmente inofensivas que ya viven dentro del cuerpo son las primera en tomar ventaja de la baja resistencia. Esta infección puede abrir las puertas a otros patógenos más peligrosos. Con el tiempo, estos patógenos pueden abrumar al sistema inmune y causar la muerte.

Con mayor frecuencia, el VIH se transmite por medio de sexo anal, vaginal y oral; y a través del uso de drogas intravenosas. Las partículas virales en sangre, orina, semen y secreciones vaginales entran al nuevo huésped a través de pequeñas lesiones en pene, vagina, recto o boca. El sexo oral es menos probable que cause infección. El sexo anal es

5 veces más peligroso que el sexo vaginal y 50 veces más peligroso que el sexo oral.

La mayoría de los especialistas en salud recomiendan sexo seguro, aunque existe confusión en cuanto lo que ello significa. El uso de condones de alta calidad junto con espermaticida con nonoxinol-9, ayuda a evitar la transmisión viral. Sin embargo, como mencionamos antes, esta práctica igual conlleva un pequeño riesgo. El beso prolongado, con la boca abierta, con un individuo infectado por VIH es riesgoso. Las caricias no lo son, siempre y cuando no existan lesiones por donde los líquidos corporales cargados de VIH puedan entrar al cuerpo. Las lesiones de la piel causadas por otras enfermedades de transmisión sexual pueden servir como punto de entrada al virus.

Actualmente existen pruebas fidedignas para diagnosticar la infección por VIH. Con esto se evita que las personas infecten a otras sin saberlo y permite que se inicie el tratamiento en el momento más efectivo. La infección por VIH no es curable, pero los medicamentos existentes pueden extender la vida de los infectados (figura 42.18).

Cuando se hace el diagnóstico y tratamiento oportunos con la debida supervisión médica, una persona infectada puede tener una vida bastante normal, aunque sí puede contagiar a otras. Además, los medicamentos que mantienen vivas a las personas a menudo causan efectos secundarios como náuseas, fatiga, diarrea y pérdida ósea. Estos efectos pueden hacer que las personas infectadas detengan el tratamiento o que tomen una dosis menor a la recomendada.

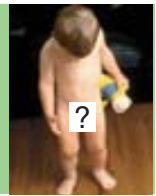


Figura 42.18 La leyenda del básquetbol, Magic Johnson, uno de los que llevó la antorcha de las Olimpiadas de Invierno 2002, fue diagnosticado con VIH en 1991. Contrajo el virus a través de sexo heterosexual y atribuye su supervivencia a los medicamentos contra el SIDA y al cuidado médico responsable. Johnson continúa con su campaña de educar a otras personas acerca de los riesgos de esta enfermedad.

Los padres cuyos hijos tienen genitales ambiguos enfrentan una difícil decisión. La cirugía puede hacer que este niño parezca lo más normal posible; sin embargo, esto puede dañar algunos nervios y afecta la función sexual. Aun el mejor resultado cosmético requiere algún tipo de reasignación sexual, como cuando el micropene de un niño es alterado quirúrgicamente y es convertido en mujer. Por otro lado, los padres que optan por evitar la cirugía se preocupan por el trauma psicológico que puede causar al niño un cuerpo inusual.

¿Por qué opción votarías?

¿Los padres de hijos con genitales ambiguos deben esperar y permitir que el niño escoja que le sea practicada o no una cirugía para determinar su sexo? Consulta CengageNOW para ver los detalles y luego vota en línea.



Resumen

Sección 42.1 La **reproducción asexual** produce copias genéticas idénticas del progenitor. La **reproducción sexual** es energéticamente más costosa, además que el progenitor no tiene todos sus genes representados en sus descendientes. Sin embargo, la reproducción sexual produce descendencia distinta, lo que puede ser una ventaja en ambientes donde las condiciones fluctúan de una generación a otra.

La mayoría de los animales se reproducen sexualmente y tienen sexos separados, pero algunos son **hermafroditas**, que producen tanto óvulos como espermatozoides. En la **fecundación externa** los gametos son liberados al agua. Muchos animales terrestres presentan **fecundación interna**, donde los gametos se unen en el interior del cuerpo de la hembra. Después los descendientes pueden desarrollarse dentro o fuera del cuerpo materno. El vitelo ayuda a nutrir a la cría en desarrollo.

Secciones 42.2, 42.3 El sistema reproductivo humano está formado por órganos reproductores primarios o **gónadas**, órganos y conductos accesorios. Las gónadas masculinas son **testículos**, los cuales producen espermatozoides y la hormona sexual **testosterona**, que influye en la reproducción al igual que en el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios que surgen cuando los órganos sexuales maduran en la **pubertad**.

La **hormona liberadora de gonadotropina (GnRH)** secretada por el hipotálamo hace que la glándula pituitaria secrete **hormona luteinizante (LH)** y **hormona folículo estimulante (FSH)**. Éstas afectan la formación de gametos tanto en hombres como mujeres. Los espermatozoides se forman en una serie de conductos. Las glándulas que drenan en estos conductos suministran los componentes del **semen**. El **pene** es el órgano masculino para el coito.

■ Usa la animación de CengageNow para aprender acerca del sistema reproductor del hombre y cómo se forman los espermatozoides.

Secciones 42.4-42.7 Los **ovarios**, que son las gónadas femeninas, producen óvulos y secretan **progesterona** y **estrógenos**. Los óvulos son liberados hacia el interior de los **oviductos** que se conectan al **útero**, la cámara donde se desarrolla la cría. La **vagina** es el órgano femenino del coito y también funciona como canal de parto.

Un **ciclo menstrual** es un ciclo de fertilidad, aproximadamente mensual. Circuitos de retroalimentación que van de los ovarios al hipotálamo y la glándula pituitaria anterior lo controlan. En la fase folicular del ciclo, la FSH estimula la maduración de un **ovocito primario** y de las células que lo rodean. Las mujeres que tienen altos niveles de FSH tienen más probabilidades de liberar más de un óvulo a la vez y tener gemelos. La FSH y la LH también estimulan a los ovarios a secretar estrógenos que provocan el engrosamiento de la membrana uterina. Una elevación de LH a la mitad del ciclo dispara la **ovulación**, que es a la liberación de un **ovocito secundario** por parte de un

ovario. Durante la fase lútea, se forma un **cuerpo lúteo** a partir de las células que rodeaban el óvulo. Sus secreciones hormonales, principalmente progesterona, hacen que la pared uterina se engrose. Si no hay fecundación, el cuerpo lúteo degenera y el fluido menstrual sale de la vagina para que el ciclo comience otra vez. El ciclo menstrual se repite una y otra vez hasta que la fertilidad de la mujer termina en la **menopausia**.

■ Usa la animación de CengageNow para aprender acerca del sistema reproductor femenino, de los cambios cíclicos en el ovario y de los cambios hormonales que ocurren durante el ciclo menstrual.

Secciones 42.8-42.10 Las hormonas y los nervios gobiernan los cambios fisiológicos que ocurren durante la excitación sexual y el coito. Millones de espermatozoides son eyaculados, pero generalmente sólo uno penetra el ovocito secundario. La fecundación produce un cigoto, que se desarrollará para formar un nuevo individuo.

Los humanos evitan el embarazo a través de la abstinencia, cirugía, barreras físicas o químicas, e influyendo en las hormonas sexuales femeninas. El sexo no seguro y otros comportamientos promueven la transmisión de patógenos que causan **enfermedades de transmisión sexual (ETS)**.

■ Usa la animación de CengageNOW para ver lo que pasa durante la fecundación.

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

- La reproducción sexual _____.
 - requiere de fecundación interna
 - produce descendientes que difieren en características
 - es más eficiente que la reproducción asexual
 - coloca todos los genes de un progenitor en todos los descendientes
- La testosterona es secretada por _____.
 - los testículos
 - la próstata
 - el hipotálamo
 - todas la anteriores
- El semen contiene secreciones de _____.
 - las glándulas suprarrenales
 - la próstata
 - la glándula pituitaria
 - todas la anteriores
- Las células germinales masculinas sufren meiosis en _____.
 - la uretra
 - la próstata
 - los túbulos seminíferos
 - los conductos deferentes
- Se deriva del mismo tejido embrionario que el pene: _____.
 - cérvix
 - vagina
 - clítoris
 - oviducto

Ejercicio de análisis de datos

Las glándulas suprarrenales producen poca testosterona, pero una mutación en el gen detiene a la enzima 21-hidroxilasa causando exceso de producción de esta hormona. Una niña con deficiencia de 21-hidroxilasa está expuesta a niveles elevados y anormales de testosterona durante el desarrollo. Esta hormona puede agrandar el clitoris y hacer que los labios mayores se fusionen, lo que da a sus genitales una apariencia masculina.

El medicamento dexametasona disminuye la producción suprarrenal de testosterona. La figura 42.19 muestra datos de un estudio en el que los médicos administraron este medicamento a mujeres embarazadas, 16 de las cuales ya habían tenido una hija con deficiencia de 21-hidroxilasa. Estas hijas, hermanas de las recién nacidas tratadas, sirvieron como control.

1. ¿Cuántas hijas nacidas de embarazos tratados con dexametasona tuvieron genitales femeninos normales?
2. ¿Cuántas niñas fenotípicamente normales tuvieron las mujeres de embarazos no tratados?
3. ¿Cuántas mujeres que habían tenido hijas con nivel 4 o 5 de masculinización vieron una mejoría con el tratamiento?
4. ¿Los datos respaldan la hipótesis de que la administración de dexametasona a una mujer embarazada puede reducir los efectos de la deficiencia de 21-hidroxilasa sobre su hija en desarrollo?

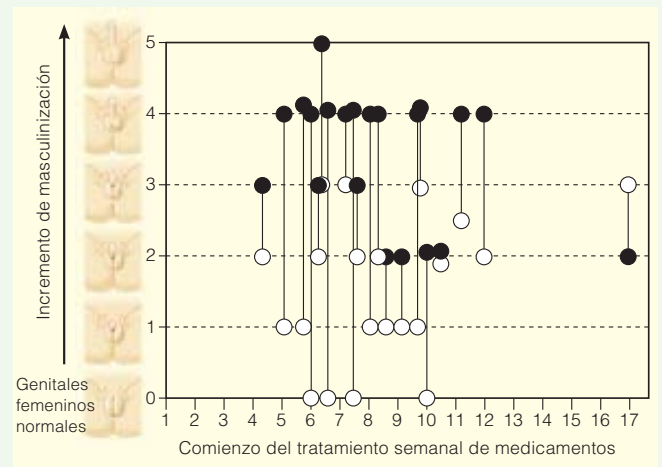


Figura 42.19 Grado de masculinización de mujeres deficientes en 21-hidroxilasa, expuestas a dexametasona en la matriz (círculos blancos), comparado con el de hermanas mayores sin tratamiento durante el desarrollo (círculos oscuros). Los gráficos a un lado muestran la apariencia del área genital del recién nacido.

6. El cérvix es la entrada a _____.
a. los oviductos c. el útero b. la vagina d. el clitoris
7. Durante un ciclo menstrual, hay un aumento a medio ciclo de _____.
a. estrógenos c. LH b. progesterona d. FSH
8. El cuerpo lúteo se desarrolla de _____ y secreta hormonas que causan el engrosamiento de la membrana uterina.
a. células foliculares c. un ovocito primario
b. cuerpos polares d. un ovocito secundario
9. El hombre tiene una erección cuando _____.
a. los músculos del pene se contraen
b. las células de Leydig liberan testosterona
c. la pituitaria posterior libera oxitocina
d. el tejido esponjoso del pene se llena de sangre
10. Las píldoras de control prenatal liberan _____.
a. estrógenos y progesterona sintéticos
b. LH y FSH sintéticas
c. testosterona sintética
d. oxitocina y prostaglandinas sintéticas
11. Relaciona cada hormona con su fuente
____ FSH y LH a. glándula pituitaria
____ GnRH b. ovarios
____ estrógenos c. hipotálamo
____ testosterona d. testículos
12. Relaciona cada enfermedad con el tipo de agente que la causa. Las opciones pueden ser usadas más de una vez.
____ infección por clamidia a. bacteria
____ SIDA b. protista
____ verrugas genitales c. virus
____ gonorrea
____ herpes genital
____ tricomoniasis

13. Relaciona cada estructura con su descripción.

- | | |
|----------------------|--|
| _____ testículo | a. lleva los espermatozoides hacia afuera del cuerpo |
| _____ epidídimo | b. secreta componentes del semen |
| _____ labios mayores | c. almacena semen |
| _____ uretra | d. produce testosterona |
| _____ vagina | e. produce estrógenos y progesterona |
| _____ ovario | f. lugar de la fecundación |
| _____ oviducto | g. membrana del útero |
| _____ próstata | h. pliegues cutáneos rellenos de grasa |
| _____ endometrio | i. canal de parto |

■ Visita [CengageNOW](https://www.cengage.com) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Los medicamentos que inhiben las señales de las neuronas simpáticas pueden ser prescritas a los hombres que sufren de hipertensión arterial. ¿Cómo pueden interferir estos medicamentos con el desempeño sexual?
2. En muchos grupos de aves, los machos no tienen pene. Tanto machos como hembras tienen una sola abertura, llamada cloaca, a través de la cual salen los desechos del cuerpo. Los espermatozoides también salen por esta abertura. Durante el apareamiento, el macho se sube a la espalda de la hembra y mueve su abdomen hacia abajo, para que su cloaca cubra la de ella. A esta acción se le conoce como "beso cloacal". Algunas realizan este acto en pleno vuelo. Las aves que no vuelan como el avestruz y los kiwis no tienen pene. ¿El ancestro reptil común a las aves tenía pene o no? ¿Qué tipo de información te sería útil para responder esta pregunta?
3. Algunas mitocondrias del espermatozoide entran al óvulo durante la fecundación, pero no sobreviven. A medida que madura el espermatozoide, su mitocondria queda marcada con una proteína (ubiquitina) que le dice al óvulo que tiene que destruirla. ¿Qué organelo esperarías que participara en este proceso de destrucción?

Desarrollo animal

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Nacimientos curiosos

En diciembre de 1998, Nkem Chukwu, de Houston, Texas, Estados Unidos, dio a luz a seis niñas y dos niños. Éstos fueron los primeros octillizos humanos nacidos vivos (figura 43.1) Fue un parto prematuro. En total, los ocho recién nacidos pesaron un poco más de 4.5 kg (10 libras). Odera, la más pequeña, pesó unos 300 gramos (menos de 1 libra), y seis días después murió cuando fallaron su corazón y sus pulmones. Otros dos requirieron de cirugía. Los siete sobrevivientes tuvieron que pasar meses en el hospital antes de ir a casa, pero ahora gozan de buena salud.

¿Por qué se formaron los octillizos? Chukwu tenía problemas para quedar embarazada. Sus médicos le dieron hormonas inyectadas que hicieron que muchos de sus óvulos maduraran y fueran liberados al mismo tiempo. Cuando los médicos supieron que cargaba un gran número de embriones sugirieron reducir la cantidad. Sin embargo, ella decidió llevar todos a término.

Su primer hijo nació 13 semanas antes del término del embarazo. Los otros nacieron por medio de cirugía dos semanas después.

Durante las últimas dos décadas la incidencia de nacimientos múltiples se ha incrementado en un 60%, cuatro veces más que antes. ¿Qué es lo que está pasando? La fertilidad de la mujer alcanza su punto máximo entre los 20 y los 29 años. A los 39, sus probabilidades de concebir naturalmente disminuyen cerca de la mitad. Aun así, el número de madres primerizas de más de cuarenta años se duplicó en la última década. Muchas habían

recurrido a la intervención reproductiva incluyendo medicamentos contra la infertilidad y fertilización *in vitro*.

Hay que medir las ventajas contra los riesgos. Cargar más de un embrión aumenta el riesgo de abortos espontáneos, nacimientos prematuros y partos con productos sin vida. Los recién nacidos múltiples pesan menos de lo normal y tienen más probabilidades de tener defectos de nacimiento: labio leporino, malformaciones cardíacas, y hasta trastornos en los que la vejiga urinaria y la columna vertebral están expuestas a la superficie del cuerpo.

Con este ejemplo se hace notar uno de los hechos más sorprendentes de la vida: el desarrollo de animales complejos. ¿Cómo un simple óvulo fertilizado humano, de rana, de pájaro o de cualquier otro animal, da origen a tantas diferentes células especializadas? ¿Cómo el desarrollo da lugar en el adulto a todos los tejidos y órganos complejos estudiados en esta unidad?

Las respuestas surgirán a medida que estudiemos los procesos de desarrollo que son comunes en todos los animales. Verás cómo los experimentos ayudaron a los científicos a responder estas preguntas y así comprender mejor los procesos del desarrollo.

También seguiremos con la historia de la reproducción humana y su ciclo de vida, que iniciamos en el capítulo anterior. Veremos cómo se desarrollan los humanos a partir de una sola célula hasta llegar a formar un cuerpo adulto con trillones de éstas pero especializadas.



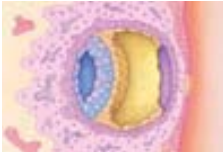
¡Mira el video! Figura 43.1 Testimonio de la potencia de los medicamentos contra la infertilidad: siete sobrevivientes de una serie de octillizos. Además de manipular tantos otros aspectos de la naturaleza, los humanos ahora manipulan su propia reproducción.

Conceptos básicos



Principios de embriología animal

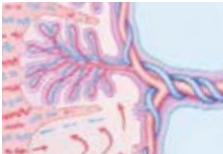
Los animales se desarrollan a través de segmentación, gastrulación, formación de órganos y luego crecimiento y especialización de tejidos. La segmentación divide en varias células el material almacenado en distintas partes del citoplasma del óvulo, para empezar así el proceso de especialización celular. [Secciones 43.1, 43.5](#)



Inicia el desarrollo humano

Un embarazo comienza con la fertilización e implantación de un blastocisto en el útero. Después de la implantación, se forma un embrión con tres capas y comienza la formación de los órganos. Al final de la octava semana todos los órganos se han formado.

[Secciones 43.6, 43.8](#)



Función de la placenta

La placenta permite que haya un intercambio de sustancias entre el flujo sanguíneo de la madre y el del hijo. También produce hormonas que ayudan a continuar con el embarazo. [Sección 43.9](#)



Desarrollo humano tardío

Cuando empieza el periodo fetal, el individuo en desarrollo ya parece humano. Sustancias peligrosas que entran a la sangre de la madre pueden atravesar la placenta y causar defectos de nacimiento en el embrión o feto. [Secciones 43.10, 43.11](#)



Nacimiento y lactancia

La retroalimentación entre madre e hijo juega un papel importante en el proceso del parto. Después del nacimiento, el recién nacido es nutrido por la leche secretada por las glándulas mamarias de la madre. [Sección 43.12](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo nos concentramos en la segmentación (sección 9.4), y la formación de gametos y fertilización (10.5, 42.3, 42.6, 42.8). Revisamos la localización del ARN (15.3), al igual que la diferenciación celular y los genes que influyen sobre ella (15.1-15.3, 19.3).
- Aprenderás más acerca de las capas de tejido primario de los embriones (25.1, 32.6), además verás más ejemplos de control de retroalimentación (27.3) y señalización celular (27.6).
- Aumentarás tu conocimiento acerca de la evolución de los planos corporales de los vertebrados (25.1, 26.1, 26.12) y de los dos principales linajes de animales (25.7).
- Se analizan los efectos de la hormona tiroidea (35.6) y del monóxido de carbono (38.7) sobre un embrión, al igual que el efecto protector de los anticuerpos maternos (38.6).

¿Por qué opción votarías? Los medicamentos contra la infertilidad hacen que muchos óvulos maduren al mismo tiempo y esto aumenta las probabilidades de embarazos múltiples. ¿Deben dejar de usarse estos medicamentos para reducir las posibilidades de embarazos de alto riesgo? Visita CengageNOW para ver los detalles, y vota en línea. Sólo disponible en inglés.

43.1 Etapas de reproducción y desarrollo

■ Animales tan diferentes como las estrellas de mar y las nutrias pasan por las mismas etapas en su desarrollo a partir de un solo óvulo fertilizado hasta convertirse en un adulto multicelular.

■ Conexiones con Formación de gametos 10.5, 42.3, 42.6; Planos corporales animales 25.1; Capas germinales 32.6; Fertilización 42.8.

La figura 43.2 muestra seis procesos secuenciales que ocurren en la reproducción y el desarrollo de todos los animales con órganos y tejidos. Este grupo incluye a la mayoría de los invertebrados y a todos los vertebrados.

En el primer proceso, la formación de gametos, los óvulos o los espermatozoides surgen de las células germinales del cuerpo del progenitor (secciones 10.5, 42.3 y 42.6). Durante la fertilización (sección 42.8) la primer célula de un nuevo individuo, el cigoto, se forma después de que un espermatozoide penetra a un óvulo maduro.

La **segmentación** moldea al cigoto con repetidas divisiones mitóticas. El número de células aumenta, pero no así

a Los óvulos se forman y maduran en los órganos reproductores femeninos. Los espermatozoides se forman y maduran en los órganos reproductores masculinos.

b Un espermatozoide penetra a un óvulo. Sus núcleos se fusionan. Se ha formado un cigoto.

c Divisiones mitóticas de células forman una bola de células, o blástula. Cada célula obtiene una parte regionalmente distinta del citoplasma del óvulo.

d Una gástrula, un embrión temprano que tiene capas de tejido primario, se forma por divisiones celulares, migraciones y reordenamientos celulares.

e Los detalles del plan corporal se van afinando a medida que los diferentes tipos de células interactúan formando tejidos y órganos en patrones predecibles.

f Los órganos aumentan de tamaño, adquieren una forma madura y asumen gradualmente funciones especializadas.

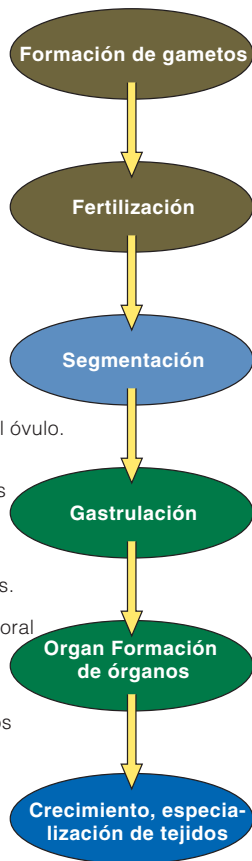


Figura 43.2 Resumen de los procesos reproductivos y de desarrollo que ocurren en los animales con tejidos y órganos. Vimos la formación de gametos y la fertilización en el capítulo 42.



A Nos acercamos al ciclo de vida cuando una hembra deposita sus óvulos en el agua y un macho libera espermatozoides sobre éstos.

El cigoto de una rana se forma en la fertilización. Una hora después de este proceso una superficie llamada media luna gris aparece sobre este tipo de embrión. Establece el eje cabeza-cola de la rana. La gastrulación comienza en la media luna gris.

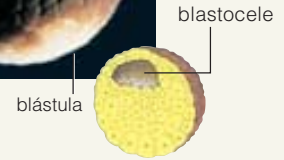
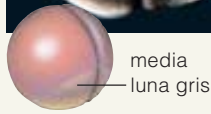
Figura 43.3 Animada Reproducción y desarrollo en el ciclo de vida de la rana leopardo, *Rana pipiens*.

el volumen original del cigoto. Las células se hacen más numerosas pero más pequeñas (figura 43.3b,c). Las células formadas por la segmentación se conocen como blastómeros. Por lo general se ordenan como una **blástula**, que es una bola de células que encierran una cavidad (blastocelo) que se llena con sus propias secreciones.

En la cuarta etapa, la **gastrulación**, las células se organizan como un embrión temprano, en una **gástrula**, que tiene dos o tres capas de tejido primario. Los tejidos son las **capas germinales** del nuevo individuo, las cuales son los precursores de los tejidos y órganos de los animales adultos (sección 32.6).

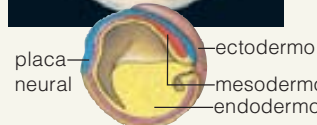
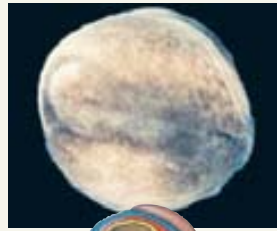
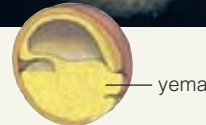
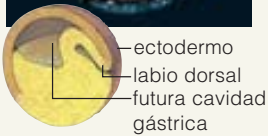
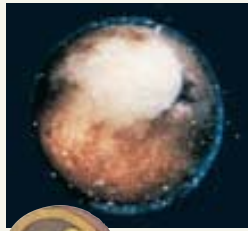
Durante la formación de órganos, los tejidos se reordenan para formarlos. Muchos órganos incorporan tejidos derivados de más de una capa germinal. Ambos siguen creciendo y lentamente alcanzan su tamaño, forma, proporciones y funciones definitivas. El crecimiento y la especialización de tejidos continuarán durante la edad adulta y serán los procesos finales del desarrollo animal.

La figura 43.3 muestra ejemplos de las etapas de un vertebrado, la rana leopardo (*Rana pipiens*). La hembra pone sus huevos en el agua y el macho deposita espermatozoides sobre ellos. La fertilización es externa. El cigoto formado por la fertilización sufre una segmentación (figura 43.3b).



B Aquí mostramos las primeras tres divisiones del huevo segmentado, un proceso que moldea el citoplasma del cigoto. En esta especie, el óvulo segmentado se convierte después en una blástula, la cual es una bola de células con una cavidad llena de líquido.

C El óvulo segmentado desaparece cuando se forma la blástula.



D La blástula se convierte en una gástrula de tres capas, proceso llamado gastrulación. En el labio dorsal, pliegue de ectodermo por encima de la primera abertura que aparece en la blástula, las células migran hacia adentro y comienzan a reordenarse.

E Empiezan a formarse los órganos a medida que se abre la cavidad gástrica. Un tubo neural, luego una notocorda y otros órganos, se forman a partir de capas de tejido primario.



Renacuajo, una larva que nada con músculos segmentados y una notocorda que se extiende hasta la cola.



Crecen las patas y se absorbe la cola durante la metamorfosis hacia la forma adulta.



Rana leopardo con cuatro patas, sexualmente madura.

F El cuerpo de la rana cambia a medida que crece y sus tejidos se especializan. El embrión se convierte en renacuajo, el cual sufre una metamorfosis para convertirse en adulto.

Las repetidas divisiones mitóticas forman una blástula que está formada por varios miles de células (figura 43.3c).

La blástula sufre una gastrulación, que forma las tres capas germinales (figura 43.3d). Después de formados los tres tejidos primarios, comienza la formación y especialización de los órganos. Se forma el tubo neural y la notocorda típica de los vertebrados (figura 43.3e). En las ranas, como en algunos otros animales, una larva (en este caso el renacuajo) sufre metamorfosis, que no es más que el remodelado de tejidos para alcanzar la forma adulta (figura 43.3f).

Cada etapa de todo este proceso de desarrollo se suma a la etapa que la precede.

Para repasar en casa

¿Cuáles son las etapas de reproducción y desarrollo de un animal típico?

■ La mayor parte de los ciclos de vida animal comienzan con la formación de gametos y la fertilización. El desarrollo incluye la segmentación, gastrulación, formación de órganos, y finalmente, el crecimiento y especialización de tejidos.

43.2 Ordenamiento temprano

■ La localización de materiales en un óvulo, y la distribución de los mismos hacia las células descendientes, afectan al desarrollo temprano.

■ Conexiones con formación de óvulos 10.5; Localización de ARN 15.3; Linajes protostomados y deuterostomados 25.7.

Información en el citoplasma

Un espermatozoide está formado por ADN paterno y un poco de equipamiento que lo ayuda a nadar y penetrar a un óvulo. Un ovocito, u óvulo inmaduro, tiene mucho más citoplasma (sección 10.5), el cual está constituido por proteínas que nutrirán al nuevo embrión, ARN mensajeros que serán traducidos en el desarrollo temprano, ARN de transferencia y ribosomas para traducir los mensajes del ARN mensajero, y proteínas requeridas para crear los husos mitóticos.

Ciertos componentes no están distribuidos en todo el citoplasma del ovocito; sino en una u otra región en particular. Esta **localización citoplasmática** es una característica de todos los ovocitos (sección 15.3) y da origen a la polaridad que caracteriza a todos los óvulos animales. En un óvulo rico en yema, el polo vegetal tiene la mayor parte de la yema en comparación con el polo animal. En algunos óvulos de anfibios, moléculas de pigmento oscuro se acumulan en la corteza celular, una región citoplasmática que se encuentra justo por debajo de la membrana plasmática. El pigmento está más concentrado en las cercanías del polo animal. Después de que un espermatozoide penetra al

óvulo en la fertilización, la corteza gira. Esta rotación revela una medialuna gris, que es una región de la corteza celular que está ligeramente pigmentada (figura 43.3a).

En la década de 1900, los experimentos realizados por Hans Spemann mostraron que algunas sustancias esenciales para el desarrollo están localizadas en la media luna gris. En un experimento, él separó los primeros dos blastómeros que se formaron con la segmentación. Cada uno de los blastómeros tenía la mitad de la media luna gris y se desarrolló como un embrión (figura 43.4b). En el siguiente experimento, Spemann alteró el plano de la segmentación (figura 43.4c). Un blastómero recibió toda la media luna gris y se desarrolló normalmente. El otro, sin media luna gris, sólo formó una bola de células.

La segmentación divide el citoplasma materno

Una vez que el ovocito es fertilizado, el cigoto resultante sufre una segmentación. Mediante este proceso un anillo de microfilamentos, justo por debajo de la membrana plasmática, se contrae y divide a la célula en dos (sección 9.4). El citoplasma del cigoto no aumenta de tamaño durante la segmentación; los cortes repetidos dividen su volumen en blastómeros más pequeños.

Simplemente por virtud de dónde se hacen los cortes, los diferentes blastómeros reciben diversas porciones del citoplasma materno. La orientación de las divisiones celulares no es al azar y tiene grandes implicaciones en el futuro

Figura 43.4 Animada

Evidencia experimental de localización citoplasmática en un ovocito de anfibio.

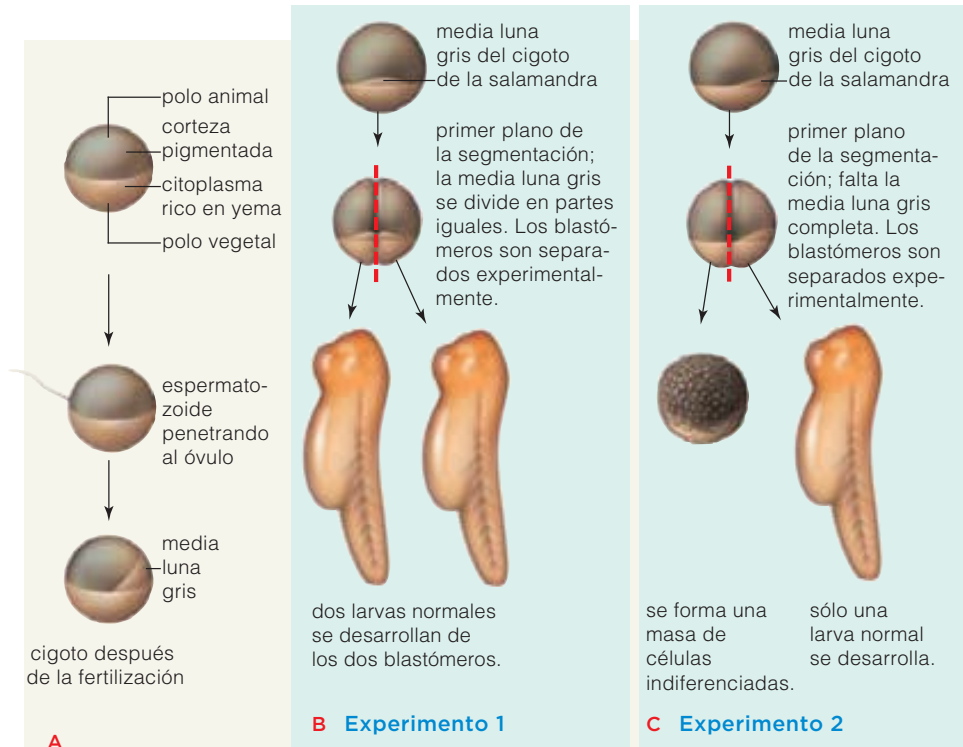
(a) Muchos óvulos de anfibio tienen un pigmento oscuro concentrado en el citoplasma cercano al polo animal. Durante la fertilización, el citoplasma cambia y expone la región de la media luna gris justo en el lado opuesto del punto de entrada del espermatozoide. Con la primera segmentación normal, cada célula resultante obtiene la mitad de la media luna gris.

(b) En un experimento, las primeras dos células formadas por la segmentación normal fueron físicamente separadas una de otra. Cada una se desarrolló para dar lugar a una larva normal.

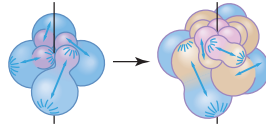
(c) En otro experimento, un cigoto fue manipulado de tal manera que la primera segmentación no contara con material de la media luna gris. Una de las células descendientes lo recibió y sólo esa se desarrolló normalmente.

Píensalo: ¿Es necesaria la media luna gris para el desarrollo normal de los anfibios?

Respuesta: Sí.



a Embrión protostomado temprano. Sus cuatro células están sufriendo una segmentación en espiral, oblicua al eje anterior-posterior.



b Embrión deuterostomado temprano. Sus cuatro células están sufriendo una segmentación radial, paralela y perpendicular al eje anterior-posterior.

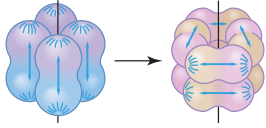


Figura 43.5 Ejemplos de dos patrones de segmentación comunes en los dos principales tipos de animales bilaterales.

desarrollo. El patrón de la segmentación determina la cantidad y la porción del citoplasma materno que recibirá cada blastómero.

Como resultado de la localización citoplasmática del material que está dentro del óvulo, la segmentación distribuye los diferentes tipos y cantidades de materiales en diferentes blastómeros. Por ejemplo, la segmentación puede colocar un ARN mensajero materno específico en un blastómero, pero no en otros. De esta forma se crean tipos de células que difieren en el contenido de su citoplasma. Más tarde, el tener diferentes materiales maternos producirá que varios tipos de células expresen genes distintos y formen tejidos especializados.

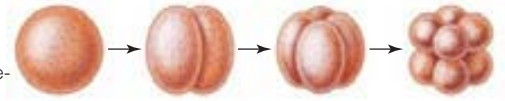
Variaciones en los patrones de la segmentación

Los detalles de la segmentación varían entre las diversas especies. Las diferencias empiezan en la división inicial, que determina si las primeras dos células serán iguales en tamaño, así como la parte del citoplasma del óvulo que recibirán.

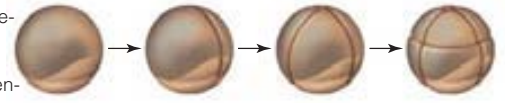
Hay dos grandes tipos o clases de animales: los protostomados y los deuterostomados (sección 25.1). Ambos difieren en el patrón de segmentación. Muchos invertebrados bilaterales son protostomados, los cuales sufren una segmentación en espiral (figura 43.5a). Los equinodermos y todos los vertebrados son deuterostomados, por lo general sufren una segmentación radial (figura 43.5b). Los mamíferos, sin embargo, tienen un patrón de segmentación distinto llamado rotacional. La primera segmentación divide al cigoto a lo largo del plano que va de arriba hacia abajo. Después, una célula se divide de la misma manera y la otra se divide a la mitad por el ecuador de la célula.

La cantidad de yema almacenada en un óvulo también afecta el patrón de la segmentación. Cuando hay poca yema la segmentación es completa, de manera que el primer corte divide todo el citoplasma. Una abundancia de yema impedirá las divisiones y la segmentación será incompleta. Los huevos de los erizos de mar tienen poca yema, así que su segmentación es completa y todos los blastómeros son similares en tamaño (figura 43.6a). Lo mismo sucede en los huevos sin yema de los mamíferos. Las ranas y otros anfibios también sufren una segmentación completa, pero se presenta más lentamente en el polo vegetal rico en yema en comparación con el polo animal que no tiene. Como resultado de esto, las células varían un poco en tamaño (figura

a Óvulo del erizo marino, con poca yema. La segmentación está completa. Las primeras células formadas son del mismo tamaño.



b Óvulo de rana, con cantidad moderada de yema. La yema disminuye el proceso de segmentación para que las células bajas sean más grandes.



c Óvulo de pescado, con una gran cantidad de yema. La segmentación está restringida a la capa de citoplasma que se encuentra sobre la yema.

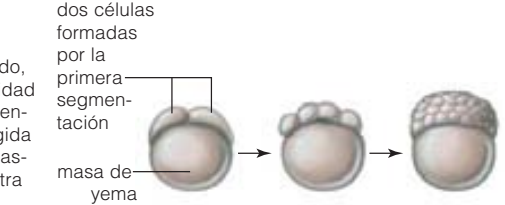


Figura 43.6 Comparación de los patrones de segmentación entre deuterostomados que tienen diferente cantidad de yema en sus óvulos. La yema hace más lenta la división.

43.6b). Los huevos de reptiles, aves y muchos peces tienen tanta yema, que los cortes se dan muy lentamente o son bloqueados por completo, excepto en la pequeña región en forma de disco que tiene la menor cantidad de yema (figura 43.6c).

Estructura de la blástula

Colectivamente, las células producidas por la segmentación forman la blástula. Uniones fuertes mantienen al grupo de células unidas. La estructura de la blástula varía según el patrón de segmentación de cada especie. En los erizos de mar, la segmentación completa produce una blástula que es una bola hueca de células. En animales con huevos ricos en yema como las aves y muchos peces, un grupo de células en forma de disco, llamado blastodisco, se forma por encima de la yema. No existe un espacio grande lleno de líquido. La blástula de un mamífero es el **blastocisto**, con células externas que secretan líquido hacia la cavidad de la bola y otro grupo de células agrupadas en una masa junto a la pared de la cavidad. Las células internas se convertirán en el embrión.

Para repasar en casa

¿Cuáles son los efectos de la localización citoplasmática y de la segmentación?

■ En un óvulo no fertilizado, muchas enzimas, ARN mensajero, yema y otros materiales, se localizan en partes específicas del citoplasma lo que ayuda a guiar el desarrollo.

■ La segmentación divide a un óvulo fertilizado en un número de pequeñas células, pero no aumenta su volumen original. Las células (blastómeros) heredan diferentes áreas de citoplasma que las harán comportarse de diferentes maneras durante el proceso de desarrollo.

43.3 De blástula a gástrula

■ Los primeros tejidos del cuerpo de un animal se forman durante la gastrulación, cuando las células de la blástula se reordenan.

■ Conexión con Tejidos primarios 32.6.

Cientos de miles de células se forman durante el proceso de segmentación, dependiendo de la especie. Al comenzar la gastrulación, las células comienzan a migrar y se reordenan. La figura 43.7 muestra un ejemplo. Los mecanismos de gastrulación varían según la especie. Por ejemplo, una capa completa de células puede doblarse hacia adentro, células individuales pueden migrar, o filas de células pueden plegarse sobre ellas mismas.

En la mayoría de los animales la gastrulación produce una gástrula con tres capas de tejido primario: una externa, llamada **ectodermo**, una media, conocida como **mesodermo** y una interna, llamada **endodermo** (sección 32.6).

¿Qué da inicio a la gastrulación? Hilde Mangold, una de los estudiantes de Spemann, descubrió la respuesta. Ella notó que durante la gastrulación, algunas células de



Figura 43.7 Gastrulación en la mosca de la fruta (*Drosophila*). En estos insectos, la segmentación está restringida a la región más externa del citoplasma; el interior está lleno de yema. La serie de fotografías, todos cortes transversales, muestran 16 células teñidas de dorado migrando hacia el interior. La abertura a través de la que se mueven se convertirá en la boca de la mosca. Los descendientes de las células teñidas formarán el mesodermo. Los movimientos mostrados en las fotos ocurren en un periodo de menos de 20 minutos.

la blástula de una salamandra se movían hacia adentro a través de un orificio que hay en su superficie. Las células del labio dorsal (superior) de la abertura son descendientes de las células de la media luna gris de un cigoto. Mangold supuso que las señales de las células del labio dorsal causaban la gastrulación. Ella predijo que un trasplante del material del labio dorsal de un embrión a otro produciría la gastrulación en el receptor. Mangold llevó a cabo muchos trasplantes (figura 43.8a) y los resultados respaldaron su predicción. Las células migraron hacia adentro al punto del trasplante, así como hacia la ubicación normal (figura 43.8b). Se desarrolló una larva de salamandra con dos series de partes corporales unidas (figura 43.8c). Aparentemente, las señales de las células trasplantadas hicieron que sus nuevas vecinas se desarrollaran de una forma diferente.

Este experimento también explicó los resultados mostrados en la figura 43.4c. Sin citoplasma de la media luna gris, un embrión no tiene las células que normalmente se convertirían en el labio dorsal. En ausencia de las señales producidas por estas células, el desarrollo queda incompleto.

El efecto de las células del labio dorsal de una gástrula de salamandra en las células cercanas es un ejemplo de **inducción embrionaria**. A través de este proceso, el destino de un grupo de células embrionarias es afectado por su proximidad a otro grupo de células. En este caso las células del labio dorsal alteran el comportamiento de sus vecinas.

Para repasar en casa

¿Qué es la gastrulación y cómo está controlada?

- La gastrulación es el proceso de desarrollo durante el cual las células se reordenan para formar capas de tejido primario.
- La gastrulación ocurre cuando ciertas células de la blástula envían señales que hacen que las células cercanas se muevan por sí solas o en grupo. Este proceso es un ejemplo de inducción embrionaria.



Figura 43.8 Animada Evidencia experimental de que señales del labio dorsal inician la gastrulación en anfibios. La región de un labio dorsal de un embrión de salamandra fue trasplantada a un sitio diferente en otro embrión. Un segundo juego de partes corporales empezaron a formarse.



43.4 Formación de tejidos y órganos especializados

- La diferenciación celular prepara el terreno para la formación de tejidos y órganos especializados.
- Conexiones con Diferenciación celular 15.1, Genes maestros 15.2; Apoptosis 27.6.

Diferenciación celular

A partir de la gastrulación ocurre la expresión selectiva de genes. Este es el inicio de la **diferenciación celular**, el proceso por el cual las células se especializan (sección 15.1).

Las señales intercelulares pueden estimular la diferenciación, al igual que durante la inducción. Además, los **morfógenos**, moléculas señalizadoras codificadas por genes maestros, se difunden desde su origen y forman un gradiente de concentración en el embrión. Los efectos de un morfógeno sobre las células blanco, dependen de la concentración de éstos. Las células cercanas a la fuente de un morfógeno están expuestas a una alta concentración y encienden diferentes genes en comparación con los de las células distantes expuestas a una concentración menor de dichas moléculas.

Morfogénesis y patrón de formación

Las señales celulares ayudan a la **morfogénesis**, proceso por el cual se forman tejidos y órganos, haciendo que algunas células migren a nuevas ubicaciones. Por ejemplo, las neuronas que se encuentran en el centro del cerebro en desarrollo migran a lo largo de las extensiones de las células gliales o de los axones de otras neuronas, hasta que alcanzan su posición final. Las capas celulares cambian de forma para estructurar órganos como el tubo neural, que es el antecesor del cerebro y la médula espinal de los vertebrados (figura 43.9). Algunas células incluso mueren en el proceso. A través del proceso de **apoptosis**, las señales enviadas por unas células hacen que otras se autodestruyan. La apoptosis moldea los dedos del humano a partir de una extremidad en forma de raqueta (sección 27.6).

¿Por qué las manos se forman al final de los brazos? ¿Por qué no un pie? El **patrón de formación** es el proceso por el cual las partes del cuerpo se forman en lugares específicos.

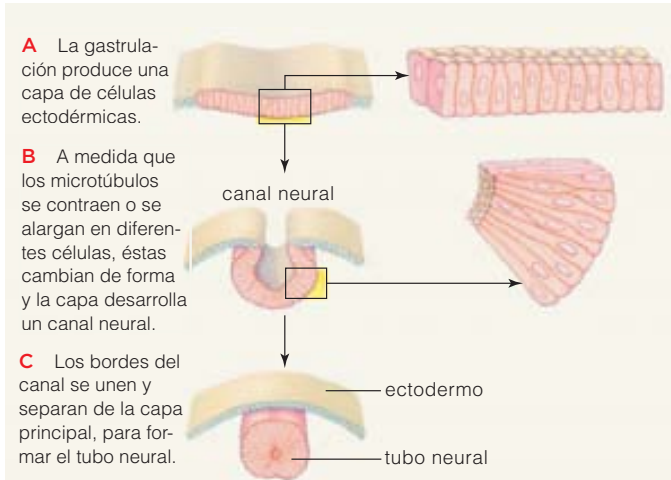


Figura 43.9 Animada Formación del tubo neural. Los cambios en los microtúbulos afectan la forma de las células, lo que hace que la capa de ectodermo se pliegue para formar un tubo.

Por ejemplo, un tejido llamado borde apical ectodérmico (AER), se forma en las puntas de las yemas de un pollo e induce al mesodermo, que se encuentra por debajo, a desarrollar una extremidad (figura 43.10a). El que se forme un ala o una pata depende de la información de posición establecida al inicio del desarrollo (figura 43.10b).

Para repasar en casa

¿Qué procesos producen células, tejidos y órganos especializados?

- La expresión selectiva de genes es la base de la diferenciación celular. Las moléculas señalizadoras contribuyen a la diferenciación. Los morfógenos se distribuyen a través del embrión y tienen diferentes efectos dependiendo de su concentración en cada región.
- Los órganos toman forma a medida que las células migran, se pliegan y mueren en el proceso.

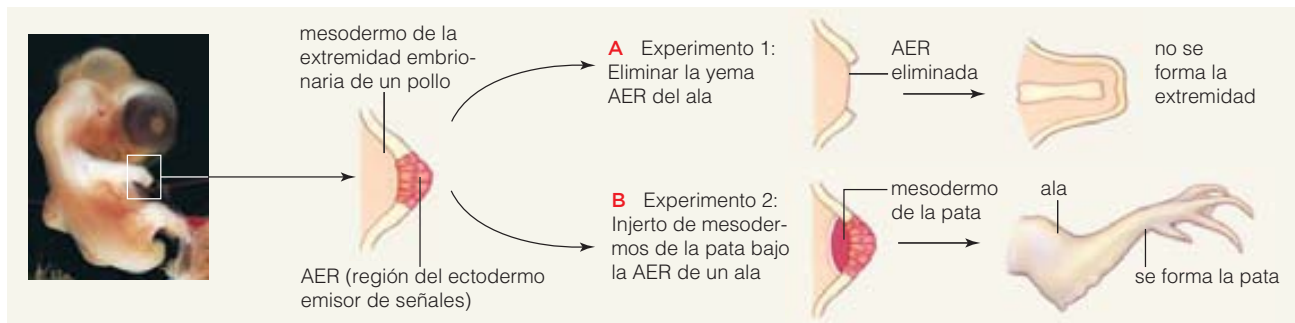


Figura 43.10 Animada Control de formación de extremidades en un pollo. (a) Las células en la punta de una yema le informa al mesodermo, que se encuentra abajo de ellas, que formen una extremidad. Al remover estas células AER no se formará ninguna extremidad. (b) El que la extremidad se convierta en ala o en pata depende de las señales de posicionamiento que haya recibido el mesodermo anteriormente.

43.5 Punto de vista evolutivo del desarrollo

- Las similitudes en las rutas del desarrollo entre animales son evidencia de un ancestro en común.
- Vínculo a Genes homeóticos 15.3.

Un modelo general del desarrollo animal

A través del estudio de animales como los nematodos, las moscas de la fruta y los ratones, los investigadores han hallado un modelo general del desarrollo. El punto clave del modelo es: que el lugar y momento donde se expresen los genes determina la forma en que el cuerpo del animal se desarrolla.

Primero, las moléculas confinadas a diferentes áreas de un óvulo no fertilizado inducen la ubicación específica de genes maestros en el cigoto. Los productos de estos genes se distribuyen hacia el exterior, pasando a través de los gradientes de concentración a lo largo de los ejes transversales y longitudinales del embrión en desarrollo.

Segundo, dependiendo de dónde caigan dentro de estos gradientes de concentración, las células del embrión activan o suprimen a otros genes maestros. Y nuevamente, los productos de éstos se distribuyen afectando a más genes.

Tercero, la información de ubicación afecta la expresión de **genes homeóticos**, que son los que regulan el desarrollo de partes específicas del cuerpo, como se mencionó en la introducción de la sección 15.3. Todos los animales tienen genes homeóticos parecidos. Por ejemplo, el gen *eyeless* del ratón, guía el desarrollo de sus ojos. Si se introduce esa misma versión del gen del ratón en una mosca de la fruta se formarán ojos en los tejidos donde el gen introducido es expresado.

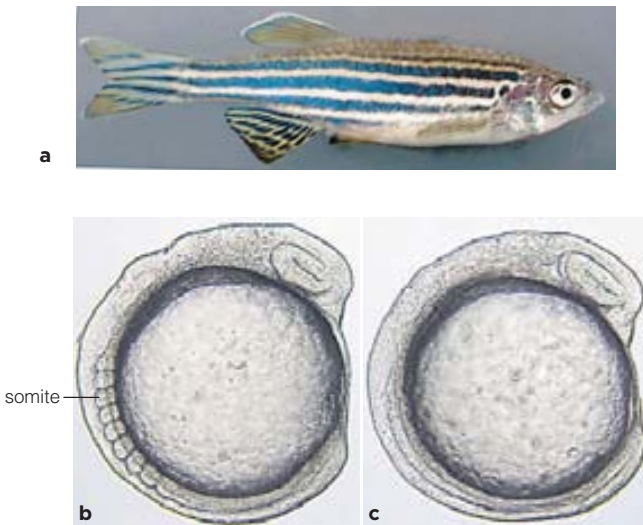


Figura 43.11 (a) Un pez cebra adulto. (b) Embrión de pez cebra normal con somitas que dan origen a los huesos y a los músculos. (c) Embrión mutante que no puede formar somitas. Morirá en el desarrollo temprano.

Limitaciones y modificaciones del desarrollo

El modelo de desarrollo que acabamos de describir ayuda a explicar por qué sólo vemos cierto tipo de planos corporales en los animales. Sabemos que los planos corporales son influenciados por limitaciones físicas, como la proporción de superficie y volumen. Un animal no puede crecer mucho a menos que tenga mecanismos circulatorios y respiratorios para servir a las células que están lejos de la superficie del cuerpo.

También hay limitaciones arquitectónicas. Estas limitaciones están impuestas por el marco corporal de referencia ya existente. Por ejemplo, los primeros vertebrados en tierra tenían un plano corporal con cuatro extremidades. La evolución de las alas en las aves y murciélagos ocurrió a través de una modificación de las extremidades anteriores existentes, no haciendo que brotaran unas extremidades nuevas. Aunque podría ser ventajoso tener alas y brazos, no se ha descubierto ningún vertebrado que tenga ambos.

Finalmente, existen limitaciones filéticas en los planos corporales, que están impuestas por interacciones entre genes que regulan el desarrollo de un linaje. Una vez que los genes maestros evolucionaron, sus interacciones determinaron la forma básica del cuerpo. Las mutaciones que alteran dramáticamente los efectos de estos genes maestros a menudo son letales.

Por ejemplo, los vertebrados tienen huesos pares y músculos esqueléticos a lo largo del eje longitudinal. Este patrón surge temprano en el desarrollo, cuando el mesodermo de cada lado del tubo neural del embrión se divide en bloques de células llamados **somitas** (figura 43.11). Más tarde los somitas se convertirán en huesos y músculos esqueléticos. Un patrón complejo que involucra muchos genes, gobierna la formación de somitas. Cualquier mutación que interrumpa este patrón y detenga la formación de somitas es letal durante el desarrollo. De esta manera, no encontramos vertebrados con un plano de cuerpo no segmentado, aunque el número de somitas sí varía en las diferentes especies.

En corto, las mutaciones que afectan al desarrollo conllevaron a una variedad de formas entre los diferentes linajes de animales. Estas mutaciones trajeron cambios morfológicos a través de la modificación de rutas de desarrollo ya existentes, más que el trazado de rutas genéticas completamente nuevas.

Para repasar en casa

¿Por qué los procesos de desarrollo y los planos corporales son parecidos entre grupos de animales?

■ En todos los animales la localización citoplasmática prepara el escenario para la señalización celular. Las señales activan genes maestros compartidos por grupos de animales. Los productos de estos genes hacen que las células embrionarias formen tejidos y órganos en sitios determinados.

■ Cuando la ruta de desarrollo evoluciona, los cambios drásticos a los genes que gobiernan esta ruta no son favorecidos.

43.6 El desarrollo humano

■ Como todos los animales, los seres humanos comienzan la vida como una simple célula y atraviesan una serie de cambios en su desarrollo.

■ Conexiones con Mamíferos con placenta 26.12, Fertilización humana 42.8.

El capítulo 42 introdujo la estructura y la función de los órganos reproductivos humanos, y explicó la forma en que un óvulo y un espermatozoide se encuentran para la fertilización y forman un cigoto (sección 42.8). Las secciones restantes de este capítulo continuarán con el relato, presentando una mirada más profunda del desarrollo humano. En esta sección analizamos ese proceso y establecemos las etapas que analizaremos: prenatal (antes del nacimiento) y postnatal (después del nacimiento) que aparecen en la tabla 43.1.

Toma unos cinco billones de divisiones mitóticas pasar, de una sola célula de un cigoto, a los 10 millones de células de un humano adulto. El proceso se lleva a cabo durante el embarazo, que normalmente dura un promedio de 38 semanas a partir del momento de la fertilización.

La primera segmentación aparece entre las 12 y 14 horas después de la fertilización. Toma cerca de una semana la formación de un blastocisto. Otra vez, un blastocisto es una blástula en los mamíferos. En los humanos, y en otros animales con placenta, un blastocisto se implanta en el útero de la madre. Conforme el embrión se desarrolla, los nutrientes se difunden desde la sangre materna a través de la placenta (sección 26.12).

Todos los órganos principales, incluyendo los órganos sexuales, se forman durante el periodo embrionario que termina después de ocho semanas. Los huesos del esqueleto en desarrollo se forman como modelos hechos de cartilago, que luego son invadidos por células óseas que convierten de cartilago a hueso.

Al final del periodo embrionario, el individuo en desarrollo se conoce como **feto**. En el periodo fetal, desde el inicio de la novena semana hasta el nacimiento, los órganos crecen y se especializan.

Dividimos el periodo prenatal en tres trimestres. El primero incluye los meses del 1 al 3; el segundo del 4 al 6; y el tercero del 7 al 9.

Los nacimientos que ocurren antes de la semana 37 son considerados prematuros. Un feto que nace antes de las 22 semanas rara vez sobrevive debido a que sus pulmones no están completamente maduros. Cerca de la mitad de los nacimientos que ocurren antes de las 26 semanas tienen algún tipo de discapacidad permanente.

Después del nacimiento, el humano sigue creciendo y las partes de su cuerpo siguen cambiando de proporción. La figura 43.12 muestra los cambios proporcionales que ocurren durante el desarrollo. El crecimiento posnatal es más rápido entre los 13 y los 19 años. La maduración sexual ocurre en la pubertad, y los huesos dejan de crecer poco después. El cerebro es el último órgano en madurar por completo: partes de éste siguen desarrollándose hasta que el individuo tiene entre 19 y 22 años.

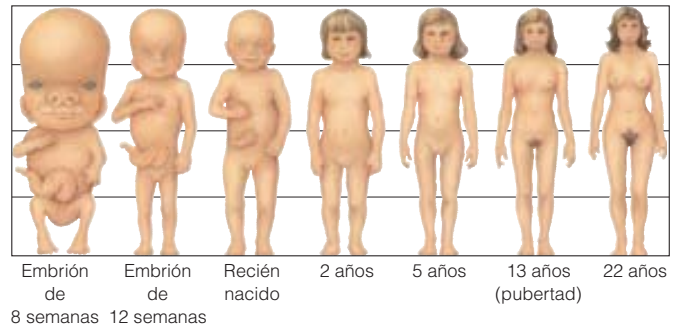


Figura 43.12 Cambios proporcionales observables en periodos prenatales y postnatales del desarrollo humano. Los cambios en la apariencia física son lentos pero observables hasta la adolescencia.

Tabla 43.1 Etapas del desarrollo humano

Periodo prenatal

Cigoto	Una sola célula resultante de la fusión de los núcleos del espermatozoide y del óvulo en la fertilización.
Blastocisto (blástula)	Masa de células con una cubierta, una cavidad llena de líquido y masa celular interna.
Embrión	Todas las etapas de desarrollo desde las dos semanas posteriores a la fertilización hasta el final de la octava semana.
Feto	Todas las etapas de desarrollo desde la novena semana hasta el nacimiento (unas 38 semanas después de la fertilización).

Periodo postnatal

Recién nacido	Individuo durante las primeras dos semanas posteriores al nacimiento.
Infante	Individuo desde las dos semanas hasta los 15 meses.
Niño	Individuo desde la infancia hasta los 10 o 12 años.
Pubescente	Individuo en la pubertad; se desarrollan las características sexuales secundarias. Las niñas, entre 10 y 15 años; los niños entre 11 y 16 años.
Adolescente	Individuo después de la pubertad hasta unos 3 o 4 años después; maduración física, mental y emocional.
Adulto	Adultez temprana (entre los 18 y 25 años); termina la formación y crecimiento de los huesos. Los cambios se dan lentamente después de esto.
Vejez	Los procesos de envejecimiento provocan deterioro de los tejidos.

Para repasar en casa

¿Cómo ocurre el desarrollo humano?

- Los humanos son mamíferos con placenta, así que los embriones se desarrollan en el útero de la madre.
- Al final de la segunda semana, el blastocisto se implanta en el útero.
- Al final de la octava semana, el embrión posee todos los órganos humanos típicos.
- La mayor parte del embarazo comprende el periodo fetal, durante el cual los órganos crecen y adquieren sus funciones especializadas.

43.7 Desarrollo humano temprano

■ Después de la formación de un blastocisto humano, éste se implanta en la pared del útero de la madre y un sistema de membranas se forma en el exterior del embrión.

■ Conexión con Fertilización humana 42.8.

Segmentación e implantación

La fertilización de un huevo humano, por lo general, ocurre en uno de los oviductos. La segmentación ocurre un día o dos después de la fertilización, a medida que el cigoto viaja a través del oviducto hacia el útero (figura 43.13a, b). En el momento en que llega al útero, el cigoto se ha convertido en un cúmulo de 16 células llamado **mórula** (figura 43.13c).

Un blastocisto de cientos de células se forma al quinto día. Consta de una capa externa de células, una cavidad llena con sus secreciones (un **blastocelo**) y una masa celular interna. Las células externas ayudarán a formar membranas que rodearán al embrión en desarrollo.

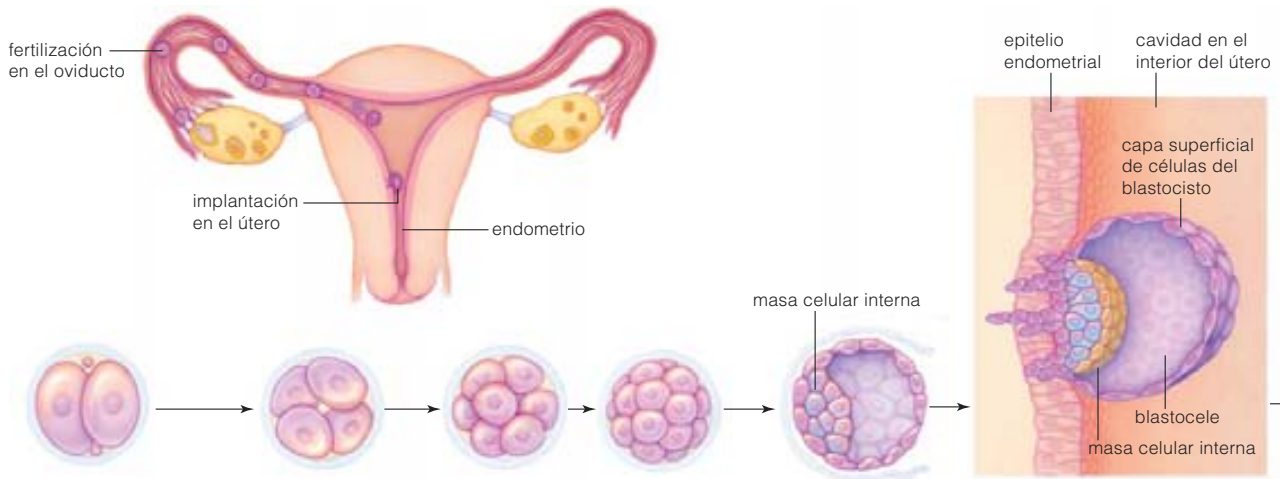
Unos seis días después de la fertilización, el blastocisto generalmente se encuentra en el útero. Allí se expande por divisiones celulares y toma líquido. Este aumento de tamaño rompe la zona pelúcida, no celular, lo que permite que el blastocisto se escape de esta capa protectora. La **implantación** comienza cuando el blastocisto se adhiere al endometrio y se implanta en él. Durante la implantación, la masa celular interna se convierte en dos capas celulares aplanadas llamadas **disco embrionario** (figura 43.13e, f).

En un embarazo ectópico, el blastocisto se implanta en un espacio distinto al útero, por lo general en un oviducto. Este tipo de embarazo no puede llegar a término y debe ser extirpado quirúrgicamente para proteger la vida de la madre. El uso de píldoras anticonceptivas, los antecedentes de enfermedades de transmisión sexual y ciertas enfermedades inflamatorias, aumentan el riesgo de embarazos como éste.

Membranas extraembrionarias

Las membranas comienzan a formarse fuera del embrión durante la implantación (tabla 43.2). Una cavidad llena de líquido amniótico se abre entre el disco embrionario y parte de la superficie del blastocisto (figura 43.13f). Muchas células migran alrededor de la pared de la cavidad y forman el **amnios**, una membrana que envolverá al embrión. El líquido de la cavidad funcionará como una bolsa flotante en la que el embrión puede crecer, moverse libremente y ser protegido de los cambios abruptos de temperatura y de cualquier tipo de golpe.

A medida que se forma el amnios, otras células migran alrededor de la pared interna del blastocisto y forman una membrana que se convierte en la bolsa de yema. En el caso de aves y reptiles esta bolsa contiene yema. En los humanos, las células de la bolsa de yema dan origen a los glóbulos rojos y a las células germinales del embrión.



A Día 1-2 La primera segmentación se extiende entre los dos cuerpos polares. Luego los cortes son angulados y las células se ordenan asimétricamente. Hasta que se forma la etapa de ocho células, organizadas con espacios entre ellas.

B Día 3 Después de la tercera segmentación, las células se agrupan en una masa compacta, cuyas uniones con las células externas se estabilizan. Los espacios entre las uniones de las células internas mejoran la comunicación intracelular.

C Día 4 Por 96 horas hay una masa de entre 16 y 32 células en forma de mora. Es una *mórula* (del latín *morum* que significa mora). Las células de la capa superficial intervienen en la implantación y dará origen a una membrana llamada corion.

D Día 5 Un blastocelo (cavidad llena de líquido) se forma en la *mórula* como resultado de las secreciones de las células superficiales. Para la etapa de 32 células, la diferenciación está ocurriendo en una masa celular interna que dará origen al propio embrión. Esta etapa embrionaria es el blastocisto.

E Días 6-7 Algunas de las células del blastocisto se adhieren al endometrio y empiezan a implantar dentro de él. La implantación ha comenzado.

tamaño real

Antes que el blastocisto se implante completamente, los espacios que se abren en los tejidos maternos se llenan con sangre que sale de los capilares rotos. En el blastocisto, se abre una nueva cavidad alrededor del amnios y de la bolsa de yema. La membrana de esta cavidad se convierte en el **corion**, la cual es una membrana que está plegada y forma muchas proyecciones digitiformes que se extienden hacia el interior de los tejidos maternos llenos de sangre y que se convertirá en parte de la **placenta**, órgano que participa en los intercambios de materiales entre la sangre de la madre y la del embrión en desarrollo.

Después de la implantación del blastocisto, una protuberancia de la bolsa de yema se convertirá en la cuarta membrana extraembrionaria, el **alantoides**, que da origen a la vejiga urinaria y a vasos sanguíneos de la placenta.

Producción hormonal temprana

Una vez implantada, una blástula libera **gonadotropina coriónica humana (GCH)**. Esta hormona hace que el cuerpo lúteo siga secretando progesterona y estrógenos evitando la menstruación, a la vez que mantienen a la membrana uterina. Después de unos tres meses, la placenta se hace cargo de la secreción de GCH.

La GCH puede ser detectada en la orina de la madre durante la tercera semana de embarazo. La pruebas caseras de embarazo incluyen un tira que cambia de color cuando es expuesta a orina que contiene GCH.

Tabla 43.2 Membranas extraembrionarias en el humano

Amnios	Cubre, protege al embrión en una cavidad flotante llena de líquido.
Bolsa de yema	Se convierte en el sitio de formación de los glóbulos rojos; fuente de células germinales.
Corion	Recubre el amnios y la bolsa de yema, se convierte en parte de la placenta.
Alantoides	Fuente de la vejiga urinaria y de vasos sanguíneos para la placenta.

Para repasar en casa

¿Qué ocurre durante las primeras dos semanas del desarrollo humano?

- La segmentación produce una mórula y luego un blastocisto, que se escapa de la zona pelúcida y se implanta en el endometrio, que es la membrana del útero.
- Durante la implantación, las proyecciones del blastocisto crecen hacia los tejidos maternos. Las conexiones que mantienen al embrión en desarrollo comienzan a formarse.
- La masa celular interna del blastocisto se convierte en el embrión. Otras porciones del mismo dan origen a cuatro membranas. La más externa de éstas es el amnios, que cubre y protege al embrión dentro de una cavidad llena de líquido.

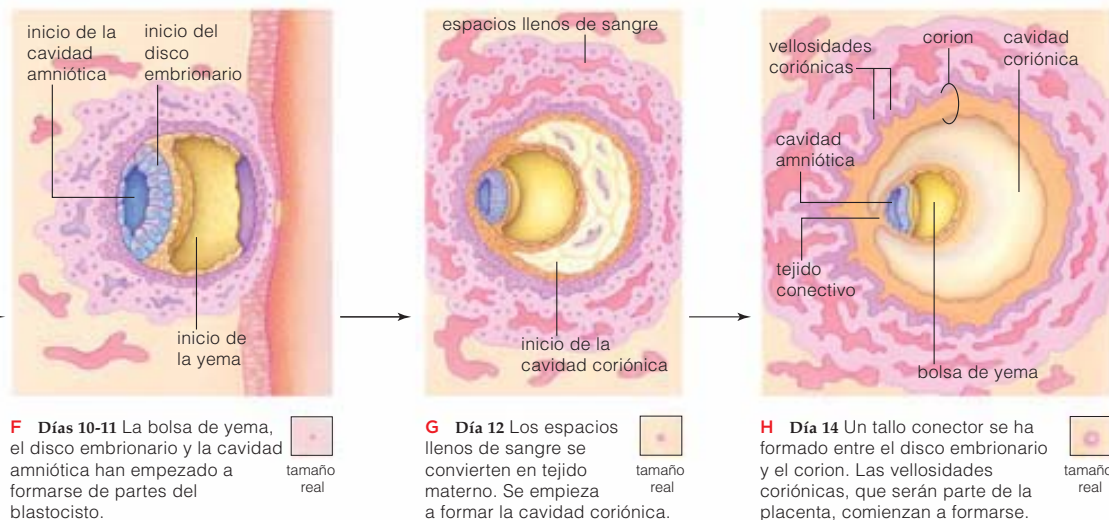


Figura 43.13 Animada Desde la fertilización hasta la implantación. Un blastocisto se forma y su masa celular interna se convierte en un disco embrionario de dos células de grosor. Más tarde se convertirá en el embrión. Tres membranas extraembrionarias (el amnios, el corion y la bolsa de yema) comienzan a formarse. Una cuarta membrana (alantoides) se forma cuando termina la implantación.

- La gastrulación ocurre en la tercera semana a medida que el embrión toma la ruta del desarrollo típica de los vertebrados.
- Vínculo a Cavidad celómica 25.1.

Dos semanas después de la fertilización, la masa celular interna de un blastocisto es un disco embrionario de dos capas. Durante la gastrulación en la tercera semana, las células migran hacia adentro a lo largo de una depresión, línea primitiva, que se forma en la superficie del disco (figura 43.14a). Las tres capas germinales resultantes de la gástrula dan origen a todos los tejidos (tabla 43.3). La ubicación de la línea primitiva establece el eje longitudinal del cuerpo.

Muchos genes maestros se hacen presentes en este momento haciendo que tejidos y órganos comiencen a tomar forma. Por ejemplo, para el día 18 después de la fertiliza-

ción, el disco embrionario tiene dos pliegues que se unirán para formar el tubo neural, lo que dará origen a la médula espinal y al cerebro (figura 43.14b). El pliegue de mesodermo también forma una notocorda, que actúa como modelo estructural de los segmentos óseos de la columna vertebral.

La espina bífida es un defecto de nacimiento en que el tubo neural, y una o más vértebras, no se forman como deberían. Como resultado, la médula espinal se sale de la columna vertebral al nacimiento.

Al final de la tercera semana, se forman los somitas. Estos pares de segmentos de mesodermo se convertirán en huesos, músculos esqueléticos de la cabeza, el tronco y la dermis de la piel. Los arcos faríngeos (figura 43.14c), que comienzan a formarse en este momento, contribuirán a formar la faringe y laringe, además de cara, cuello, boca y nariz. Los pequeños espacios comienzan a abrirse en ciertas partes del mesodermo; los que se interconectarán eventualmente para formar una cavidad celómica (sección 25.1).

Tabla 43.3 Derivados de las capas germinales de los humanos

Ectodermo (capa externa)	Capa externa (epidermis) de la piel; tejido nervioso.
Mesodermo (capa media)	Tejido conectivo de la piel; músculo esquelético, cardíaco y liso, hueso, cartílago, vasos sanguíneos, sistema urinario, órganos del sistema digestivo, peritoneo (membrana celómica), sistema reproductor.
Endodermo (capa interna)	Membrana del tubo digestivo y tracto respiratorio, y órganos derivados de estas membranas.

Para repasar en casa

¿Qué pasa durante las semanas tres y cuatro del embarazo?

- Ocurre la gastrulación y produce un embrión con tres capas.
- Se forman el tubo neural y la notocorda.
- Aparecen los somitas a cada lado del tubo neural.

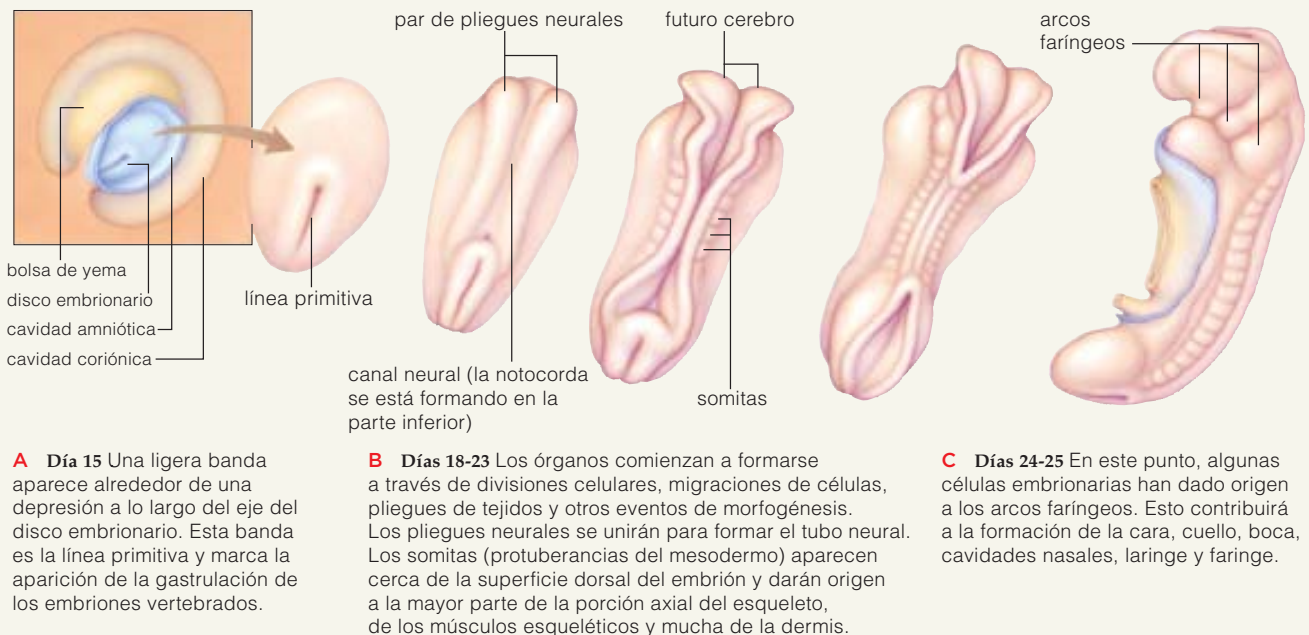


Figura 43.14 Puntos característicos del periodo embrionario de humanos y otros vertebrados. Una línea primitiva y una notocorda se forman. Pliegues neurales, somitas y arcos faríngeos se desarrollan después. (a, b) Vistas dorsales de la parte posterior del embrión. (c) Vista lateral.

43.9 La función de la placenta

■ La placenta permite la transferencia de sustancias entre la madre y el embrión en desarrollo, sin que se mezcle la sangre de ambos.

Todo el intercambio de materiales entre un embrión y su madre ocurre a través de la placenta, órgano con forma de pastel, rico en sangre, que está formado por membrana uterina y membranas extraembrionarias. A término completo, la placenta cubre cerca de una cuarta parte de la superficie interna del útero (figura 43.15).

La placenta comienza a formarse temprano en el embarazo. Para la tercera semana, la sangre materna ha empezado a inundar los espacios del tejido endometrial. Las vellosidades coriónicas, pequeñas proyecciones digitiformes que salen del corion, se extienden hacia los cúmulos de sangre materna.

Los vasos sanguíneos embrionarios se extienden hacia afuera a través del cordón umbilical hasta la placenta y luego hacia las vellosidades coriónicas. La sangre embrionaria intercambia sustancias con la sangre materna, pero

los dos flujos sanguíneos no se mezclan. Si así sucediera algunos anticuerpos de la madre podrían atacar al embrión. El oxígeno y los nutrientes pasan de la sangre materna a los vasos sanguíneos embrionarios en las vellosidades. Los desechos terminan en la otra vía, y el cuerpo de la madre los expulsa.

Después del tercer mes, la placenta produce grandes cantidades de GCH, progesterona y estrógenos. Estas hormonas estimulan el mantenimiento continuo de la membrana uterina.

Para repasar en casa

¿Cuál es la función de la placenta?

■ Los vasos del sistema circulatorio del embrión se extienden a través del cordón umbilical hasta la placenta, para llegar al torrente sanguíneo de la madre.

■ La sangre materna y la sangre embrionaria no se mezclan; las sustancias se difunden entre los flujos sanguíneos de la madre y del embrión.

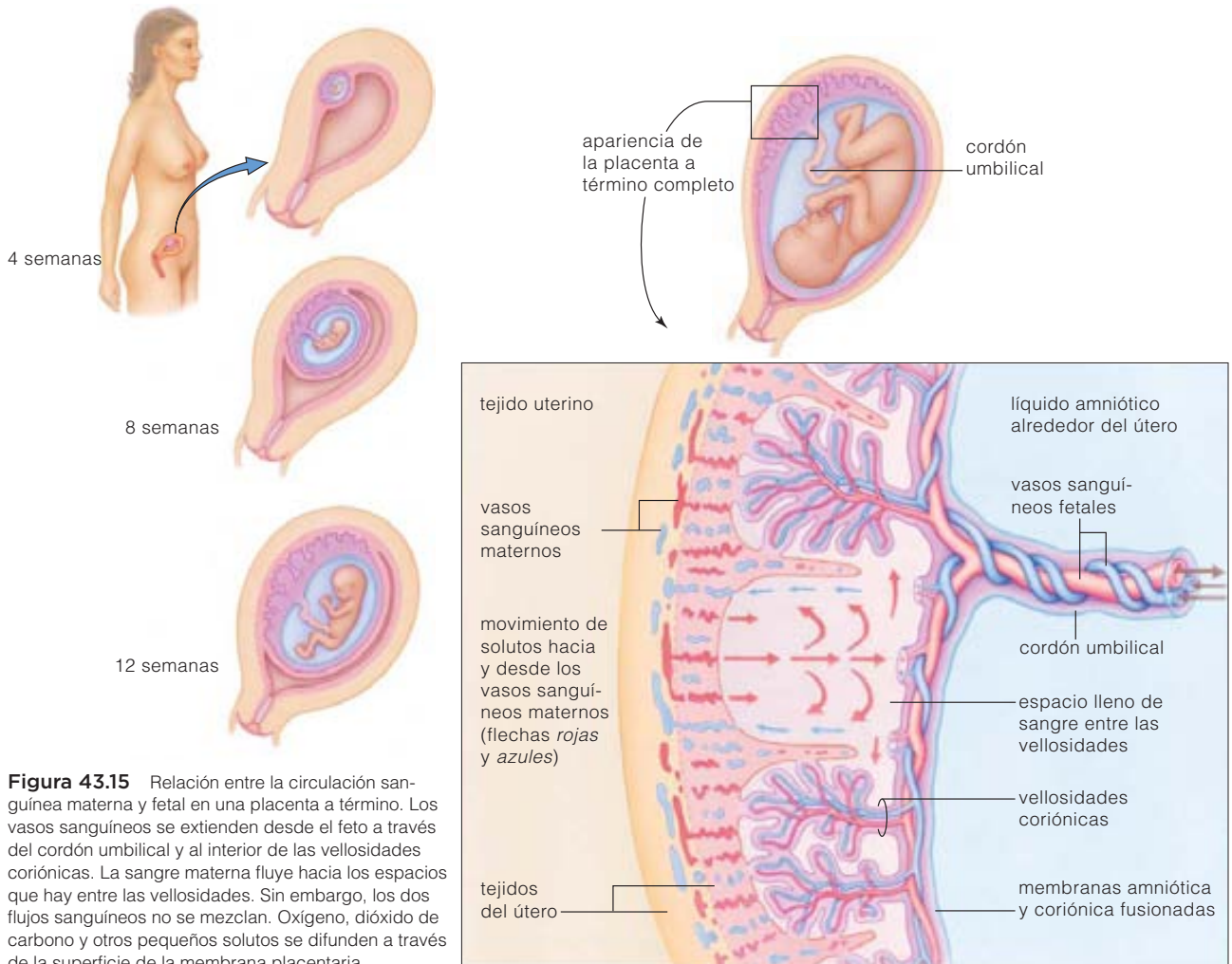


Figura 43.15 Relación entre la circulación sanguínea materna y fetal en una placenta a término. Los vasos sanguíneos se extienden desde el feto a través del cordón umbilical y al interior de las vellosidades coriónicas. La sangre materna fluye hacia los espacios que hay entre las vellosidades. Sin embargo, los dos flujos sanguíneos no se mezclan. Oxígeno, dióxido de carbono y otros pequeños solutos se difunden a través de la superficie de la membrana placentaria.

43.10

Surgimiento de las características distintivas humanas

■ La cola y los arcos faríngeos del embrión humano lo clasifican como cordado. Estas características desaparecen durante el desarrollo fetal.

■ Vínculo a Formación de órganos sexuales 12.1.

Cuando termina la cuarta semana, el embrión es 500 veces mayor del tamaño de un cigoto, pero aun así mide menos de un centímetro de longitud. El crecimiento disminuye a medida que empiezan a aparecer los detalles de los órganos. Se forman las extremidades; las extremidades en

forma de raqueta se moldean como dedos de manos y pies. El cordón umbilical y el sistema circulatorio se desarrollan. El crecimiento de la cabeza sobrepasa el de las otras regiones (figura 43.16). Los órganos reproductores comienzan a formarse, como se describe en la sección 12.1. Al final de la octava semana, todos los órganos se han formado y definimos al individuo como un feto humano.

En el segundo trimestre, comienzan los movimientos reflejos a medida que se conectan los nervios y los múscu-

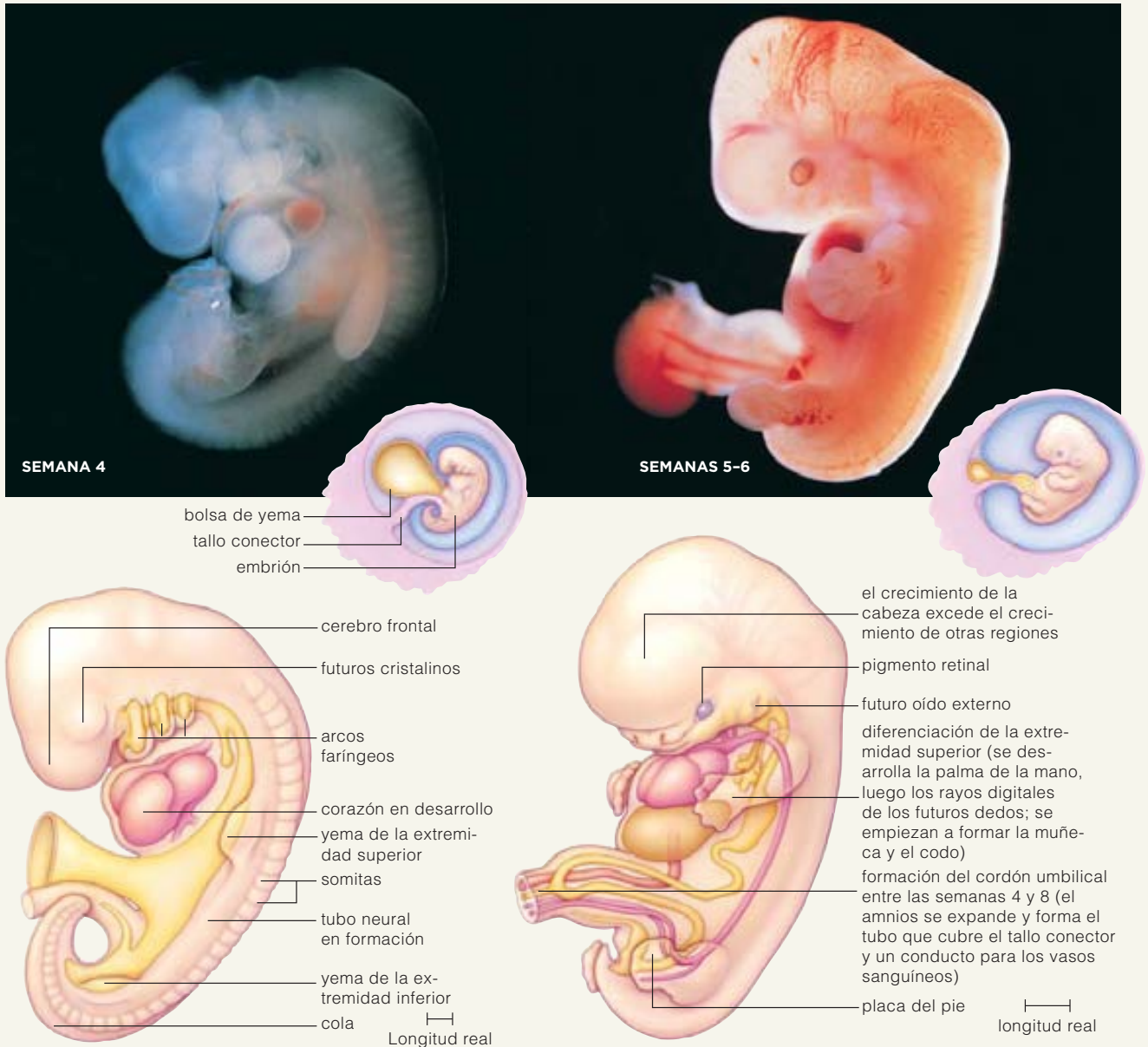


Figura 43.16 El embrión humano en diferentes etapas de su desarrollo.

los. Las piernas patean, los brazos se mueven y los dedos rascan. El feto frunce el entrecejo, hace bizcos, arruga los labios, chupa y tiene hipo. Cuando tiene cinco meses de edad, los latidos de su corazón pueden ser escuchados con un estetoscopio colocado sobre el abdomen de la madre. La madre puede sentir los movimientos de brazos y piernas.

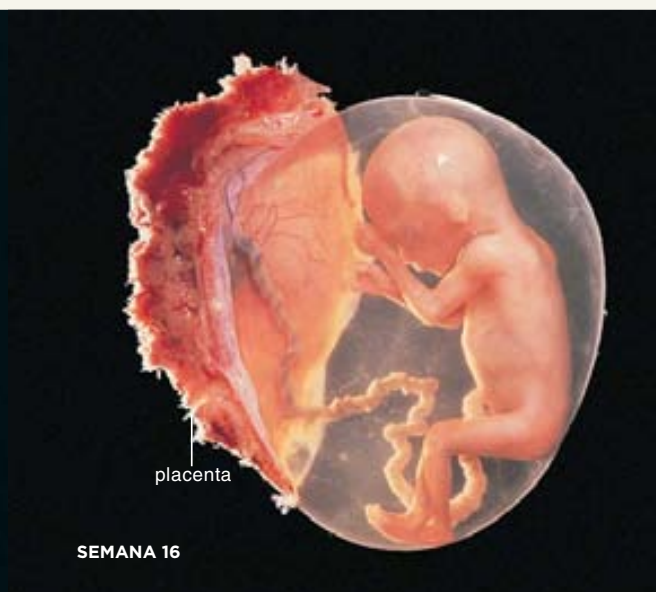
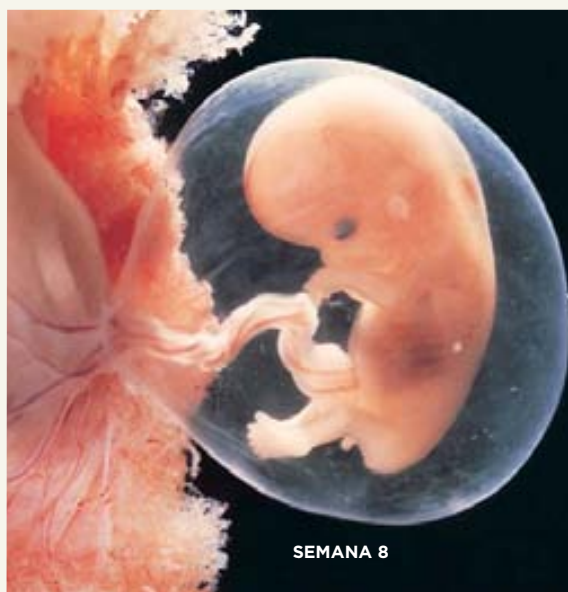
El vello fetal (lanugo) ya cubre la piel, sin embargo la mayor parte se desprenderá antes del nacimiento. Una sustancia espesa y con apariencia de queso (vémix) protege la piel en contra de la abrasión. En el sexto mes, se forman las pestañas y los párpados. Los ojos se abren durante el

séptimo mes, que es el inicio del último trimestre. En este momento, se han formado todas las porciones del cerebro y éste ha comenzado a funcionar.

Para repasar en casa

¿Qué ocurre al final de los periodos embrionario y fetal?

■ El embrión toma su apariencia humana a la octava semana pero permanece siendo pequeño. Durante el periodo fetal los órganos comienzan a funcionar y crecer rápidamente.



Semana final del periodo embrionario; el embrión tiene una clara apariencia humana a diferencia de los embriones de otros vertebrados

Extremidades superiores e inferiores formadas; los dedos de las manos y luego los de los pies se han separado

Tejidos primordiales de todas las estructuras internas y externas ahora desarrollados

La cola se ha acortado



Longitud: 16 centímetros
(6.4 pulgadas)
Peso: 200 gramos
(7 onzas)

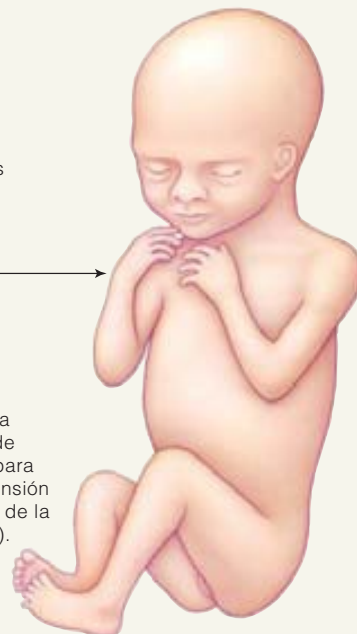
SEMANA 29

Longitud: 27.5 centímetros
(11 pulgadas)
Peso: 1,300 gramos
(46 onzas)

SEMANA 38 (a término)

Longitud: 50 centímetros
(20 pulgadas)
Peso: 3,400 gramos
(7.5 libras)

Durante el periodo fetal, la longitud se extiende desde la corona hasta el talón (para los embriones, es la dimensión medible más larga, como de la corona hasta las caderas).



■ Un embrión depende de su madre para que le suministre nutrientes, pero también está sujeto a las toxinas y patógenos a los que ella está expuesta.

■ Conexiones con Hormona tiroidea 35.6, Anticuerpos 38.6, Monóxido de carbono 38.7.

Según los centros para el control de las enfermedades, cerca del 3% de los niños nacidos en Estados Unidos tienen algún tipo de defecto al nacer. Los defectos incluyen problemas visibles como labio leporino o pie equino, al igual que problemas internos por malformaciones cardíacas o intestinales. Algunos defectos de nacimiento tienen una base genética, pero otros son el resultado de algún factor ambiental como la mala nutrición o la exposición a un **teratógeno**, toxina o agente infeccioso que interfiere con el desarrollo. La figura 43.17 muestra los periodos cuando órganos específicos son más vulnerables al daño por exposición a teratógenos.

Consideraciones nutrimentales Una mujer que consume una dieta bien balanceada brinda a su futuro hijo todas las proteínas, carbohidratos y lípidos que éste necesita para

crecer y desarrollarse. Sus propios requerimientos de vitaminas y minerales aumentan, pero ambos son absorbidos a través de la placenta y tomados por el embrión. El consumo de vitaminas del complejo B, al inicio del embarazo, reduce el riesgo de tener defectos en el tubo neural del embrión. El ácido fólico es esencial en este aspecto.

Las deficiencias dietéticas afectan a muchos órganos en desarrollo. Por ejemplo, si la madre no consume suficiente yodo, su recién nacido podría ser afectado por cretinismo, un trastorno que afecta la función cerebral y las capacidades motoras (sección 35.6).

Una mujer diabética que no controla su glucosa en sangre durante el embarazo, da un exceso de azúcar a su feto. Éste a su vez la convierte en grasa, lo que le puede causar defectos al nacer, como que lo vuelva inusualmente grande y entonces tener problemas durante el parto.

Acerca de los mareos matutinos Cerca de dos terceras partes de las mujeres embarazadas comienzan a tener episodios de náuseas con o sin vómitos, cerca de la sexta semana de embarazo. Aunque normalmente el malestar se presenta por las mañanas, puede aparecer a cualquier hora del día. Por lo general, el malestar desaparece para

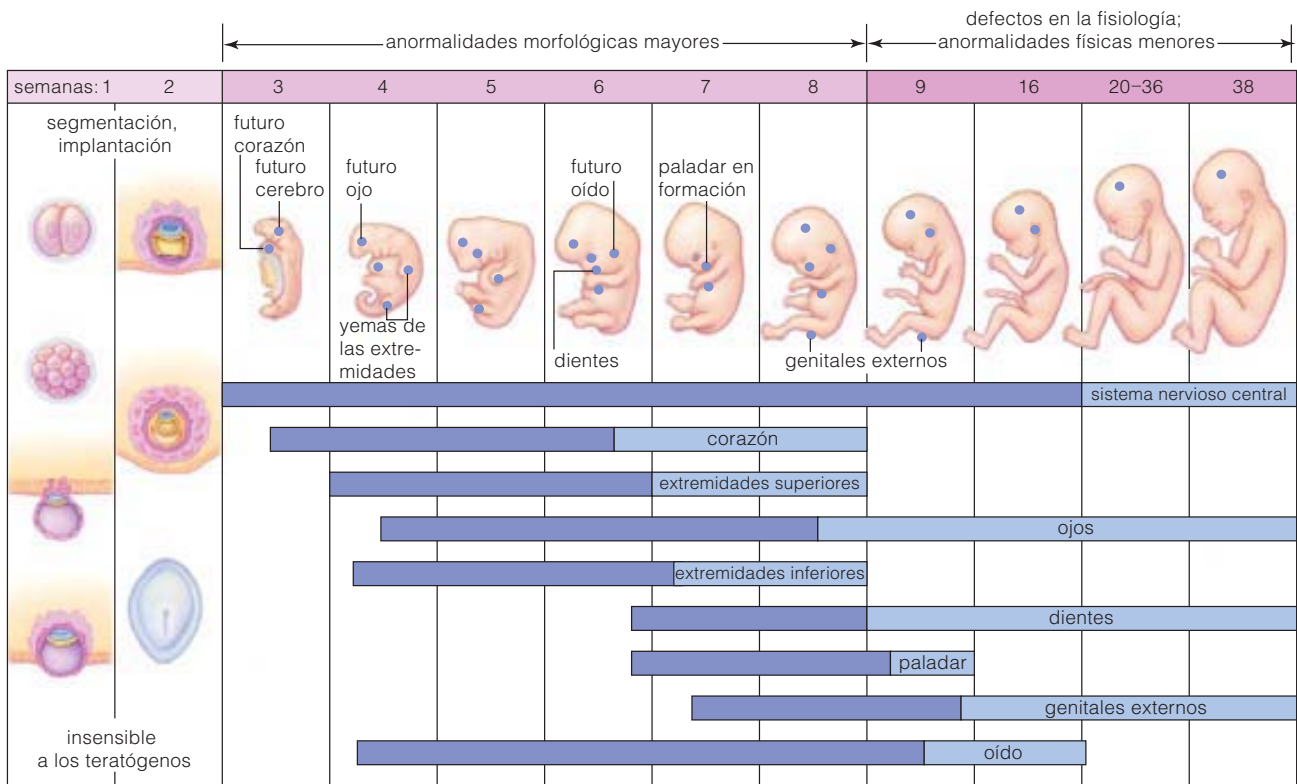


Figura 43.17 Sensibilidad teratogénica. Los teratógenos son medicamentos, agentes infecciosos y factores ambientales que causan defectos de nacimiento. El color azul oscuro señala el periodo más sensible de un órgano o parte del cuerpo; el color azul claro señala los periodos de menos sensibilidad. Por ejemplo, las extremidades superiores son las más sensibles al daño durante las semanas 4 a la 6, y menos sensibles durante las semanas 7 y 8.

Investiga: ¿Afecta más al corazón o a los genitales la exposición a los teratógenos en la semana 16 de embarazo?

Respuesta: genitales

la semana 12. Estos malestares normalmente no causan problemas y pueden tener una función adaptativa. Las náuseas se presentan con mayor frecuencia durante el período cuando los órganos del bebé se están desarrollando y son más vulnerables a los teratógenos. Las mujeres que presentan náuseas matutinas tienen menos probabilidad de presentar un aborto espontáneo; y las que tienen vómitos tienen aún más probabilidades de llevar el embarazo a término que aquellas que sólo tuvieron náuseas. Los alimentos que más evitan las mujeres que sufren de náuseas durante el embarazo son pescados, aves, carnes y huevos, que son los que tienen mayor riesgo de estar contaminados por microorganismos peligrosos.

Agentes infecciosos Algunos anticuerpos presentes en la sangre de una mujer embarazada cruzan la placenta y protegen al embrión o al feto de infecciones bacterianas (sección 38.6). Pero algunas enfermedades virales pueden ser peligrosas durante las primeras semanas después de la fertilización. La rubéola es un ejemplo. Las mujeres pueden evitar el riesgo de transmitirle este padecimiento al bebé si se vacuna antes de quedar embarazada.

Un pariente del protista, que causa el paludismo, en ocasiones vive en el suelo de los jardines, en las heces de los gatos y en la carne mal cocida; causando la toxoplasmosis. Esta enfermedad generalmente no produce síntomas, así que la mujer embarazada puede infectarse sin darse cuenta. Si el parásito cruza la placenta, puede infectar al bebé y causar problemas en su desarrollo, un aborto espontáneo o un nacimiento de un producto sin vida. Para reducir el riesgo, la embarazada debe comer carnes bien cocidas y evitar las heces de gatos.

Alcohol y cafeína El alcohol pasa a través de la placenta, así que cuando una mujer embarazada lo consume su embrión o feto siente los efectos. La exposición al alcohol puede causar síndrome alcohólico fetal (SAF). Una cabeza y un cerebro pequeño, anormalidades faciales, crecimiento retardado, problemas mentales, problemas cardíacos y mala coordinación caracterizan a los niños afectados (figura 43.18). El daño es permanente y los niños que presentan este síndrome nunca se recuperan ni física ni mentalmente.

Muchos médicos recomiendan a las mujeres embarazadas y a las que planean estarlo, evitar por completo el alcohol. Antes de que la mujer sepa que está embarazada, los tejidos del sistema nervioso embrionario ya han comenzado a formarse y el alcohol puede dañarlos. Incluso beber moderadamente durante el embarazo aumenta el riesgo de aborto espontáneo y nacimientos de productos sin vida.

Los estudios de laboratorio han demostrado que la cafeína interfiere con el desarrollo del sistema nervioso en animales, y los médicos suponen que también es dañina para los embriones humanos. Un estudio reciente apoya esta hipótesis. El estudio mostró que las mujeres que tomaron 200 miligramos diarios de cafeína (el equivalente a una taza y media de café), tuvieron dos veces más abortos espontáneos que aquellas que no la tomaron. Los autores del estudio recomiendan a las mujeres embarazadas no tomar café o beberlo descafeinado.

Tabaquismo Fumar o exponerse al humo de los fumadores aumenta el riesgo de un aborto espontáneo, y afecta adversamente el desarrollo fetal. El monóxido de carbono



Figura 43.18 Un niño con síndrome alcohólico fetal (SAF). Los síntomas obvios son orejas caídas y prominentes, huesos maxilares mal formados, y un labio superior anormalmente ancho. También son comunes las complicaciones relacionadas con el crecimiento, los problemas cardíacos y las anormalidades del sistema nervioso.

del humo del cigarro compite con el oxígeno por los sitios de unión de la hemoglobina (sección 38.7), así que el embrión o feto de la fumadora obtiene en consecuencia menos oxígeno. Además, los niveles de nicotina en el líquido amniótico pueden ser más elevados que los de la sangre materna.

Los efectos del tabaquismo materno persisten hasta mucho después del nacimiento. Un estudio británico monitoreó a un grupo de niños nacidos en la misma semana durante siete años. Más hijos de madres fumadoras murieron de complicaciones postparto, y los sobrevivientes eran más pequeños y tenían dos veces más defectos cardíacos. Cuando terminó el estudio, los hijos de madres fumadoras se encontraban casi un año retrasados de la edad normal en la que aprenden a leer.

Medicamentos Algunos medicamentos causan defectos al nacer. Por ejemplo, la talidomida se utilizaba rutinariamente para tratar las náuseas del embarazo durante la década de 1960 en Europa. Los hijos de algunas madres que la usaron durante el primer trimestre tuvieron deformidad severa o ausencia de brazos y piernas. La FDA nunca aprobó el uso de talidomida en mujeres embarazadas en Estados Unidos.

La isotretinoína (*Accutane*) es ampliamente utilizada, ya que es muy efectiva para el tratamiento del acné severo y es recetado frecuentemente a mujeres jóvenes. Si se toma al inicio del embarazo puede causar problemas cardíacos y deformidades faciales o craneales en el embrión.

Algunos antidepresivos aumentan el riesgo de defectos al nacer. La paroxetina (*Paxil*) y otros medicamentos relacionados inhiben la reabsorción de serotonina. El uso de éstos al inicio del embarazo aumenta la probabilidad de malformaciones cardíacas. Su consumo al final del mismo aumenta el riesgo de que el bebé tenga problemas cardíacos y pulmonares fatales.

43.12 Nacimiento y lactancia

■ Como en otros animales con placenta, los fetos humanos nacen, viven y se alimentan con la leche nutritiva secretada por las glándulas mamarias de la madre. Los cambios de los niveles hormonales ayudan a controlar estos procesos.

■ Conexiones con Hormonas pituitarias 35.3, Retroalimentación positiva 27.3.

El parto

El cuerpo de la madre cambia a medida que el feto se acerca al término, 38 semanas después de la fertilización. Hasta las últimas semanas, su cérvix ayuda a que el feto no se salga del útero prematuramente. Ahora el tejido conectivo cervical se hace más delgado, suave y flexible. Estos cambios permitirán que el cérvix se dilate lo suficiente para permitir que el feto salga del cuerpo.

El proceso de nacimiento es conocido como **parto**. Por lo general, el amnios se rompe justo antes de éste, y el líquido amniótico sale de la vagina. El canal cervical se dilata, fuertes contracciones impulsan al feto a través de él y luego hacia afuera a través de la vagina (figura 43.19).

Un mecanismo de retroalimentación positiva opera durante el parto. Cuando el feto se acerca al término del embarazo, típicamente cambia de posición de manera que su cabeza ejerce presión sobre el cérvix de la madre. Los receptores que se encuentran en este punto sienten la presión y manda señales al hipotálamo, que a su vez envía señales al lóbulo posterior de la pituitaria para secretar **oxitocina**. En una reacción de retroalimentación positiva, esta hormona se une al músculo liso del útero, lo que provoca contracciones uterinas que empujan al feto contra el cérvix. La presión añadida estimula una mayor secreción de oxitocina que causa más contracciones y más dilatación cervical. Las fuertes contracciones uterinas continúan hasta que el feto pasa por el cérvix hacia el exterior del cuerpo de la madre.

Fuertes contracciones musculares también desprenden y expulsan la placenta del útero en el parto. El cordón umbilical que conecta al recién nacido con esta masa de tejido es pinzado, cortado y amarrado. El pequeño pedazo de cordón restante se seca y se desprende. El ombligo marca el antiguo sitio de unión.

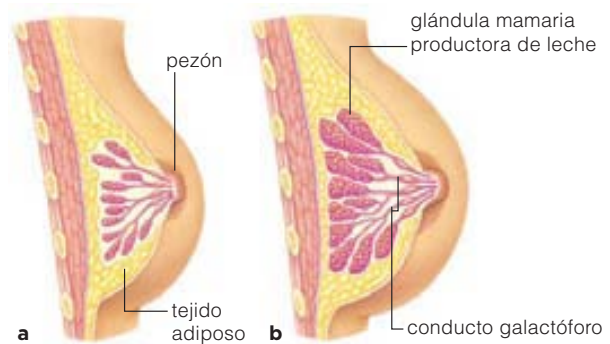


Figura 43.20 Cortes del (a) seno de una mujer que no está embarazada y (b) el seno de una mujer que está lactando.

Alimentación del recién nacido

Antes de un embarazo, la mayor parte del tejido del seno de la mujer es adiposo. Los conductos galactóforos y las glándulas mamarias son pequeñas y están inactivos (figura 43.20). Durante el embarazo, estas estructuras aumentan de tamaño en preparación para la **lactancia** o producción de leche. La **prolactina**, una hormona secretada por la pituitaria anterior de la madre, estimula la producción de leche.

Después del nacimiento, un descenso de progesterona y estrógenos hace que aumente la producción de la misma. El estímulo del chupeteo del recién nacido provoca la liberación de oxitocina, hormona que estimula a los músculos que rodean a las glándulas mamarias para que se contraigan y hagan pasar la leche por los conductos.

Además de ser rica en nutrientes, la leche humana tiene anticuerpos que protegen al recién nacido de algunos virus y bacterias. Las madres que amamantan deben recordar que las drogas, el alcohol y otras toxinas también pasan a la leche.

Para repasar en casa

¿Qué papel juegan las hormonas durante el nacimiento y la lactancia?

■ Durante el nacimiento, la hormona oxitocina estimula las contracciones musculares que expulsan al feto fuera del cuerpo de la madre.

■ La prolactina incita la producción de leche y la oxitocina provoca la secreción de leche a través de los conductos galactóforos.



Figura 43.19 Animada Expulsión de (a, b) un feto humano y (c) alumbramiento después del nacimiento que consiste en la expulsión de la placenta, líquido tisular y sangre.

Los nacimientos múltiples que son producto del uso de medicamentos contra la infertilidad, no sólo ponen en riesgo a la cría, también amenazan la salud de la madre. Entre otras cosas, cargar con dos o más fetos requiere de un mayor volumen sanguíneo, lo que pone más carga sobre el corazón y aumenta el riesgo de que padezca hipertensión arterial. Además, tales embarazos requieren de una placenta mayor, lo que aumenta el riesgo de pérdida de sangre cuando ésta se desprende después del nacimiento.

¿Por qué opción votarías?

¿Debería abandonarse el uso de medicamentos contra la infertilidad para evitar el alto riesgo de embarazos múltiples? Visita CengageNOW para ver los detalles y vota en línea.



Resumen

Sección 43.1 Muchos ciclos de vida animal tienen seis etapas de desarrollo. Se forman los gametos, luego ocurre la fertilización. La **segmentación** produce una **blástula**. La **gastrulación** produce un embrión temprano (una **gástrula**) que posee dos o tres capas de tejido primario, o **capas germinales**. Se forman los órganos y, finalmente, éstos y los tejidos se especializan.

- Usa la animación de CengageNOW para seguir el desarrollo de una rana.

Secciones 43.2, 43.3 La **localización citoplasmática**, almacenaje de diferentes sustancias en diferentes partes del citoplasma, es una característica de todos los ovocitos. La segmentación distribuye diferentes porciones del citoplasma del óvulo en diferentes células. La segmentación termina con la formación de una blástula. La de los mamíferos es un **blastocisto**, que tiene una cavidad llena de líquido y una masa celular interna que se convertirá en el embrión.

Durante la gastrulación, el reordenamiento celular produce capas de tejido. A menudo se forman tres capas de tejido: la externa o **ectodermo**, la interna o **endodermo**, y el **mesodermo** ubicada entre las dos anteriores. La gastrulación está controlada por células emisoras de señales que provocan el movimiento de las células vecinas. Este tipo de intercambio de señales es un ejemplo de **inducción embrionaria**.

- Usa la animación de CengageNOW para aprender acerca de la localización citoplasmática y el control de la gastrulación.

Secciones 43.4, 43.5 La expresión selectiva de genes lleva a la **diferenciación celular**; las células se especializan activando diferentes combinaciones de su genoma. Los **morfógenos**, producto de los genes maestros, actúan como señales de alto alcance que parten de una fuente y forman un gradiente de concentración. Este gradiente actúa sobre los genes que la célula debe activar o desactivar.

La **morfogénesis**, formación de tejidos y órganos, ocurre cuando las células migran, cambian de forma y sufren muerte celular programada (**apoptosis**). El desarrollo de órganos y extremidades en lugares determinados es un **patrón de formación**, donde las señales de posición juegan un papel importante.

Un modelo general para el desarrollo animal está basado en estudios comparativos. En éste, la localización citoplasmática de un ovocito provoca la expresión localizada de genes maestros en el cigoto. La difusión de morfógenos, producto de los genes maestros, crea gradientes que causan la expresión diferencial de otros genes como los **genes homeóticos**, que gobiernan la formación de partes específicas del cuerpo.

Los genes maestros son parecidos entre todos los principales grupos de animales. Los cambios de desarrollo están limi-

tados por interacciones entre genes maestros, al igual que por factores físicos y arquitectónicos. Por ejemplo, en todos los vertebrados se forman pares de bloques de mesodermo llamados **somitas**, que dan origen a pares de músculos esqueléticos y huesos.

- Usa la animación de CengageNOW para aprender cómo se forma el tubo neural y cómo se desarrollan las alas de un pollo.

Sección 43.6 El desarrollo prenatal humano toma nueve meses. Los órganos toman forma durante el periodo embrionario que termina al final de la octava semana. Durante el resto del embarazo el **feto** aumenta de tamaño y sus órganos adquieren roles especializados. Su desarrollo continúa aun después del nacimiento (en el periodo postnatal).

Secciones 43.7, 43.11 La fertilización humana generalmente ocurre dentro de un oviducto. La segmentación produce una **mórula**, luego un blastocisto. Durante la **implantación**, un blastocisto se implanta en la pared uterina. A continuación se forman membranas en su exterior manteniendo su desarrollo. El **amnios** envuelve y protege al embrión en una bolsa llena de líquido. El **corion** y el **alantoides** se convierten en parte de la **placenta**, el órgano que permite el intercambio de sustancias entre la sangre materna y la fetal. Una blástula implantada produce **gonadotropina coriónica humana**, una hormona que evita la menstruación y mantiene el embarazo.

La gastrulación ocurre después de la implantación. El primer órgano en formarse, el tubo neural, más tarde se convierte en el cerebro y la médula espinal. Los somitas se forman a cada lado de este tubo.

Al final de la octava semana, el embrión ha perdido su cola y sus arcos faríngeos, y ya tiene apariencia humana. Sigue creciendo en tamaño y sus órganos continúan madurando durante el periodo fetal.

Nutrientes y anticuerpos pasan a través de la placenta de la madre al embrión o feto, al igual que los **teratógenos**, que pueden causar defectos al nacer.

- Usa la animación de CengageNOW para observar los eventos del desarrollo humano.

Sección 43.12 Por lo general, las hormonas inducen el **parto** en la semana 38 aproximadamente. La retroalimentación positiva controla la secreción de **oxitocina**, una hormona que causa contracciones que expulsan el feto y la placenta. La **prolactina** regula la maduración de las glándulas mamarias y luego la **oxitocina** causa la **lactancia**.

- Usa la animación de CengageNOW para observar el parto.

Ejercicio de análisis de datos

Las personas que están considerando usar tratamientos contra la infertilidad deben ser concientes de que aumentan el riesgo de nacimientos múltiples, y que éstos están asociados con altas posibilidades de algunos defectos de nacimiento.

La figura 43.21 muestra los resultados del estudio que hizo Yiwei Tang sobre defectos de nacimientos reportados en Florida desde 1996 hasta el año 2000. Tang comparó la incidencia de varios defectos entre nacimientos múltiples y sencillos. Calculó el riesgo relativo para cada tipo de defecto basado en el tipo de nacimiento, y correlacionó otras diferencias que podrían aumentar tales riesgos como la edad materna, el ingreso, la raza y la atención médica durante el embarazo. Un riesgo relativo menor a uno significa que los embarazos múltiples representan menos posibilidades de que ese defecto ocurra. Un riesgo relativo mayor a uno significa que el embarazo múltiple tiene más probabilidad de tener un defecto.

1. ¿Cuál fue el tipo más común de defecto de nacimiento en el grupo de nacimiento sencillo?
2. ¿Fue ese tipo de defecto más o menos común entre los recién nacidos múltiples que en los nacimientos sencillos?
3. Tang encontró que los nacimientos múltiples tienen dos veces más el riesgo de padecer un tipo de defecto. ¿Qué tipo?
4. ¿Aumenta el embarazo múltiple el riesgo relativo de un padecimiento cromosómico en la cría?

	Prevalencia de defecto		Riesgo relativo
	Múltiple	Sencillo	
Total de defectos de nacimiento	358.50	250.54	1.46
Defectos del sistema nervioso central	40.75	18.89	2.23
Defectos cromosómicos	15.51	14.20	0.93
Defectos gastrointestinales	28.13	23.44	1.27
Defectos genito-urarios	72.85	58.16	1.31
Defectos cardíacos	189.71	113.89	1.65
Defectos músculo-esqueléticos	20.92	25.87	0.92
Síndrome alcohólico fetal	4.33	3.63	1.03
Defectos orales	19.84	15.48	1.29

Figura 43.21 Prevalencia por cada 10,000 nacimientos vivos de varios tipos de defectos de nacimiento en embarazos múltiples y sencillos. El riesgo relativo a cada defecto después de que los investigadores ajustaron la edad de la madre, la raza, experiencias adversas en embarazos previos y educación.

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

1. El producto final de la segmentación es _____.
a. cigoto c. gástrula
b. blástula d. gameto
2. Cierto o falso. Los materiales son distribuidos al azar en el citoplasma del óvulo, así que la segmentación divide los mismos tipos de componentes citoplasmáticos para todas las células.
3. Las células se diferencian como resultado directo de _____.
a. expresión genética selectiva c. gastrulación
b. morfogénesis d. todas las anteriores
4. Ayuda a la morfogénesis _____.
a. migración celular b. cambios en la forma de la célula
c. suicidio celular d. todas las anteriores
5. Relacione cada término con la descripción más aceptable.
____ apoptosis a. se forman los blastómeros
____ inducción b. el reordenamiento celular forma tejidos embrionarios
____ segmentación c. las células mueren a propósito
____ gastrulación d. las células influyen en las células vecinas
____ patrón de formación e. tejidos y órganos surgen en los lugares correctos
6. Se implanta en la membrana del útero: _____.
a. cigoto c. blastocisto
b. gástrula d. feto
7. Bolsa llena de líquido que rodea y protege el embrión y evita que se seque: _____.
a. amnios b. alantoides c. bolsa de yema d. corion
8. Al término una placenta _____.
a. está compuesta sólo de membranas extra embrionarias
b. directamente conecta los vasos sanguíneos de la madre y del feto
c. mantiene separados los vasos sanguíneos de la madre y el feto
9. Durante el segundo trimestre del embarazo _____.
a. termina la gastrulación b. se abren los ojos c. comienzan los latidos

10. Estimula la síntesis de leche en las glándulas mamarias: _____.
a. GCH c. testosterona
b. prolactina d. oxitocina
11. Numera estos eventos del desarrollo humano en el orden correcto.
_____ ocurre la gastrulación
_____ se forma el blastocisto
_____ se forma la mórula
_____ se forma el cigoto
_____ se forma el tubo neural
_____ se forman los arcos faríngeos
12. Da origen al músculo esquelético y a los huesos: _____.
a. mesodermo c. ectodermo
b. endodermo d. todas las anteriores

■ Visita [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Por estimados de la UNICEF, anualmente nacen ciento diez mil personas con defectos de nacimiento que son resultado de infecciones prenatales con rubéola. La sordera y ceguera sólo ocurren si la madre se infecta durante el primer trimestre de embarazo. ¿Por qué?
2. Los tumores ováricos más comunes en las mujeres jóvenes son los teratomas. Su nombre proviene de la palabra griega *teraton*, que significa monstruo. Lo que hace monstruoso a estos tumores es la presencia de tejidos bien diferenciados, más comúnmente huesos, dientes, grasa, y pelos. En la antigüedad los médicos pensaban que los teratomas eran producidos por pesadillas, brujería, o relaciones sexuales con el diablo. A diferencia de otros tumores que surgen de las células somáticas, los teratomas surgen de las células germinales, lo que explica por qué un tumor derivado de una célula germinal es capaz de producir tipos de célula más diferenciados que uno derivado de una célula somática.

VII

LOS PRINCIPIOS DE LA ECOLOGÍA



Una leona y su cachorro durante el atardecer en la sabana africana. ¿Cuáles son las consecuencias de la interacción entre ellos, con otro tipo de organismos y con su medio ambiente? Al final de la última unidad podrás encontrar mundos dentro de otros en dichas fotografías.

Comportamiento animal

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Mis feromonas me obligaron a hacerlo

Un día de primavera cuando Toha Bergerub estaba caminando por una de las calles cercanas a su casa en Las Vegas, sintió un dolor agudo sobre su ojo derecho en repetidas ocasiones. En pocos segundos, cientos de abejas cubrieron la mitad superior de su cuerpo. Fue rescatada por los bomberos, pero no antes de que la picaran más de 500 veces. Bergerub, quien tenía 77 años en ese momento, pasó una semana en el hospital y se recuperó totalmente.

Las atacantes de Bergerub fueron abejas africanizadas, un híbrido entre las amables abejas europeas y la agresiva subespecie nativa de África (figura 44.1). Los apicultores importaron estos insectos a Brasil en la década de 1950. Pensaron que la cruce de estas dos especies podría producir enjambres de carácter suave, pero más activas para los huertos comerciales. Sin embargo, algunas abejas africanas escaparon y se aparearon con las europeas que se habían establecido en Brasil mucho tiempo antes.

Entonces, como un gran ejemplo de dispersión geográfica, algunos descendientes de los híbridos viajaron desde Brasil pasando por México y hasta Estados Unidos. Por el momento se han establecido en Texas, Nuevo México, Nevada, Utah, California, Oklahoma, Louisiana, Alabama y Florida.

Las abejas africanizadas se conocen como “abejas asesinas”, aunque en muy raras ocasiones matan seres humanos. Han permanecido en Estados Unidos desde 1990 y no han muerto más de 15 personas por sus ataques.

Estos insectos defienden su colmena picando. Sólo pueden hacerlo una vez y todas utilizan el mismo tipo de veneno. Aun así, comparadas con las abejas europeas, las africanizadas se enfadan más rápido, atacan en mayor cantidad y permanecen agitadas por más tiempo. Se sabe que algunas han perseguido a personas por casi medio kilómetro (un cuarto de milla).

¿Qué las hace tan irritables? Parte de la respuesta es que han aumentado su reacción a la feromona de alarma. Las feromonas son un aviso social, un tipo de señal química que es emitida por un individuo e influye sobre otro de la misma especie. Por ejemplo, cuando una abeja obrera está cuidando la entrada a la colmena y percibe a un intruso, libera una feromona de alarma. Sus moléculas se dispersan a través del aire y excitan a otras abejas que vuelan y pican al intruso.

En un estudio, los investigadores observaron cientos de colmenas para cuantificar su respuesta a la feromona de alarma. Posicionaron un objeto amenazante en la entrada de cada una. Los investigadores liberaron una pequeña cantidad de feromona de alarma artificial. Las africanizadas volaron desde su colmena y atacaron con mayor rapidez, picando de seis a ocho veces más a su enemigo.

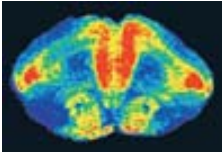
Los dos tipos de abejas muestran otras diferencias en cuanto a su comportamiento. Las africanizadas son menos exigentes respecto al lugar donde establecen una colonia, ya que tienden más a abandonar la colmena después de un problema. Y lo que es de gran preocupación para los apicultores, están menos interesadas en guardar grandes cantidades de miel.

Tales diferencias entre estos insectos nos introducen al mundo del comportamiento animal y nos lleva a analizar la reacción que las especies muestran ante diferentes estímulos. Te invitamos a reflexionar primero en la genética del comportamiento, que es la base de los mecanismos instintivos y aprendidos. Al mismo tiempo, encontrarás ejemplos de carácter adaptativo en el comportamiento.



¡Mira el video! Figura 44.1 Dos abejas africanizadas resguardan la entrada al panal. Si aparece una amenaza, liberarán una feromona de alarma que estimula a las compañeras a unirse al ataque.

Conceptos básicos



Fundamentos del comportamiento

Las variaciones de comportamiento entre o dentro de las especies tienen una base genética, pero pueden ser modificadas por aprendizaje. Cuando alguna tiene una base heredable, puede evolucionar por selección natural. [Secciones 44.1–44.3](#)



Comunicación animal

La interacción entre los miembros de una especie depende de su manera de comunicarse, la cual ha evolucionado a lo largo del tiempo. Las señales de comunicación tienen un significado claro tanto para el que las envía como para quien las recibe. [Sección 44.4](#)



Apareamiento y cuidado parental

Las características que afectan la habilidad de atraer y retener a una pareja son moldeadas por selección sexual. Los machos y hembras están sujetos a diferente presión de selección. El cuidado parental puede aumentar el éxito reproductivo pero tiene costos energéticos. [Sección 44.5](#)



Costos y beneficios del comportamiento social

La vida en grupos sociales tiene beneficios y costos reproductivos. El comportamiento de autosacrificio ha evolucionado entre algunos tipos de animales que viven en grandes grupos. Las reacciones del ser humano están influenciadas por factores evolutivos, pero es la única especie que hace elecciones de tipo moral. [Secciones 44.6–44.8](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Este capítulo aumenta tu conocimiento sobre los sistemas sensorial y endócrino (secciones 34.1, 35.3). Estudiaremos el rol de las hormonas en la lactancia (43.12) y otros comportamientos. También veremos más a detalle las feromonas (35.1).
- Quizás quieras repasar los conceptos de adaptación (17.3) y selección sexual (18.6). Verás otro ejemplo del uso de experimentos de *knockout* (15.3).
- Te recordaremos nuevamente los límites de la ciencia (1.5), y el surgimiento de los caracteres culturales (26.13).

¿Por qué opción votarías? Las abejas africanizadas se están extendiendo por América del Norte. Aprender más de ellas puede ayudar a protegernos. ¿Deberías ser el estudio de las bases genéticas de su comportamiento un tema de alta prioridad? Visita CengageNOW para ver los detalles, y vota en línea. Sólo disponible en inglés.

44.1 Genética del comportamiento

- Las variaciones de comportamiento entre las especies a menudo tienen su base en las diferencias genéticas.
- Conexiones con Experimentos “knockout” 15.3, Sistemas sensoriales 34.1, Hormonas pituitarias 35.3, Lactancia 43.12.

Cómo afectan los genes el comportamiento

El comportamiento animal requiere de la capacidad para detectar estímulos, que es un tipo de información acerca del ambiente detectada por un receptor sensorial (sección 34.1). Según los estímulos que un individuo puede detectar y los tipos de respuesta que pueden tener, es decir las variaciones en su comportamiento, dependen de las diferencias en los genes, que afectan la estructura y actividad de su sistema nervioso.

Figura 44.2

(a) Babosa banana, el alimento preferido de las serpientes adultas de la costa de California.
(b) Una serpiente recién nacida de una población costera, su lengua está chupando un hisopo mojado con fluidos de una babosa banana.



Características	Vagabundas	Estacionarias
Comportamiento de forrajeo	Alternan en lugar de alimentación	Comen en un solo lugar
Genotipo	<i>FF</i> o <i>Ff</i>	<i>ff</i>
Nivel de la enzima PKG	mayor	menor
Velocidad para aprender señales olfativas	mayor	menor
Memoria a largo plazo de señales olfativas	menor	mayor

Figura 44.3 Características de vagabundas y estacionarias, dos tipos de respuestas fenotípicas que se presentan en poblaciones de la mosca de la fruta. Los dos difieren en el comportamiento de alimentación, aprendizaje y memoria, pero no en el nivel de actividad general. Cuando no hay alimento, las vagabundas y las estacionarias reaccionan de igual manera.

Recuerda, sin embargo, que las mutaciones que afectan el metabolismo o los caracteres estructurales también influyen en el comportamiento. Por ejemplo, supón que notas que algunas aves rutinariamente comen semillas grandes y que otras comen de las pequeñas. Aquellas que comen las grandes lo hacen porque no pueden detectar las otras. O podría ser que las vean pero las ignoran porque la estructura de sus picos les permiten abrir con mayor facilidad las grandes.

Estudios de las variaciones dentro de una especie

Una manera de investigar las bases genéticas del comportamiento es examinando las diferencias que existen entre los miembros de una misma especie. Por ejemplo, Stevan Arnold estudió los hábitos alimenticios de dos poblaciones de serpientes jarreteras. Algunas de ellas viven en las selvas de las costas del noreste del Pacífico y su alimento preferido es la babosa banana, muy común en el suelo de esta zona (figura 44.2a). Tierra adentro, no se encuentra este animal por lo que la población de esa zona prefiere comer peces y renacuajos. ¿Son innatas estas preferencias? Para saberlo, Arnold ofreció a recién nacidos de ambas poblaciones una babosa banana como su primer alimento. La mayoría de las de la costa se la comieron. Las crías de las de tierra adentro la rechazaron.

Las serpientes recién nacidas de la costa también chuparon con mayor frecuencia un hisopo mojado con jugos de dicha babosa, como se aprecia en la figura 44.2b. Arnold hipotetizó que las de tierra adentro carecen de la habilidad determinada genéticamente de asociar el olor del animal con “ALIMENTO”. Predijo que si estas dos especies fueran cruzadas los descendientes resultantes tendrían una respuesta intermedia a su aroma. Los resultados de dicha cruce confirmaron su predicción. El bebé serpiente híbrido chupa con mayor frecuencia el hisopo impregnado con jugos de babosa que los recién nacidos de tierra adentro, pero no tan seguido como los recién nacidos de la costa. Aún no se ha identificado cuál es el gen, o genes, que determinan esta diferencia.

Se conoce uno que influye en los hábitos alimenticios de las moscas de la fruta (*Drosophila melanogaster*). Marla Sokolowski mostró que el 70% de las moscas son “vagabundas” porque tienden a ir de un lado a otro cuando hay alimento. Mientras que cerca del 30% restante son “estacionarias” ya que tienden a alimentarse en un solo lugar. El genotipo en el locus del forrajeo (*for*) determina si la mosca es de alguna de estas dos clases. Las que tienen el alelo dominante (*F*) son vagabundas, las que tienen el recesivo (*f*) son estacionarias.

Sokolowski trató de identificar las bases moleculares para las diferencias observadas en el comportamiento. Mostró que el gen *foraging* (*for*), (*gen de forrajeo*) codifica para la proteína cinasa (PKG) cGMP-dependiente. Esta última, una enzima, activa otras moléculas donándoles un grupo fosfato e interviene en muchas rutas de señalización intercelular. Las moscas vagabundas sintetizan un poco más de PKG que las estacionarias. Tener más de esta proteína en el cerebro les permite aprender rápidamente los

nuevos olores, pero también hace que olviden con mayor velocidad lo aprendido. La figura 44.3 resume los genotipos y los comportamientos de los fenotipos.

Ejemplos como éste, en el que los investigadores pueden señalar a un solo gen como la causa predominante de las variaciones naturales en el comportamiento, son muy raros. Por lo general, las diferencias en muchos genes y la exposición a diferentes factores ambientales hacen que los miembros de una especie difieran en comportamiento.

Comparación entre especies

Comparar el comportamiento de especies emparentadas puede, en ocasiones, aclarar las bases genéticas del comportamiento. Por ejemplo, todos los mamíferos secretan la hormona pituitaria oxitocina (OT), que interviene en el parto y la lactancia (sección 35.3). En muchos mamíferos, ésta también influye en el vínculo de pareja, la agresión, la territorialidad y otras formas de comportamiento.

Entre los pequeños roedores llamados ratones de pradera (*Microtus ochrogaster*), la OT es la clave hormonal que abre el corazón de la hembra, que se vincula con un macho después de una noche de apareamientos repetidos, y se une a él de por vida. En una prueba experimental sobre la influencia de esta hormona, los investigadores inyectaron a las hembras con una droga que bloquea su efecto. Las que recibieron la dosis inmediatamente dejaron a su pareja.

Las diferencias genéticas en el número de receptores para la OT y la distribución de los mismos pueden ayudar a explicar los distintos tipos de sistemas de apareamiento entre las especies de ratones. Por ejemplo, los ratones de pradera, que son monógamos de por vida, tienen más receptores de oxitocina que los ratones de montaña (*Microtus montanus*), que son altamente promiscuos (figura 44.4).

Comparados con los machos de la especie de ratones promiscuos, los de la especie monógama también tienen más receptores para la hormona antidiurética (HAD) en el prosencéfalo. Para probar el efecto de esta diferencia, los científicos aislaron el gen para receptores de esta hormona en los ratones de pradera. Luego usaron un virus para añadir copias de éste en el prosencéfalo de otro tipo de ratones macho, los ratones de prado (*M. pennsylvanicus*) que son naturalmente promiscuos. Los resultados confirmaron la función de los receptores de HAD en la monogamia. Los animales tratados experimentalmente eligieron a una pareja con la que ya se habían apareado en lugar de una nueva. Los machos control que recibieron el gen en una región cerebral diferente, o virus con un gen distinto, no mostraron preferencia por una compañera conocida.

Knockout y otras mutaciones

El estudio de las mutaciones también puede ayudar a los investigadores a entender el comportamiento. Por ejemplo, las moscas de la fruta machos con una mutación en el gen *fruitless* (*fru*) no realizan movimientos de cortejo normales y cortejan individuos de su misma especie. Cuando los investigadores compararon el cerebro de los machos mutantes para el gen *fru*, con el cerebro de las moscas normales,

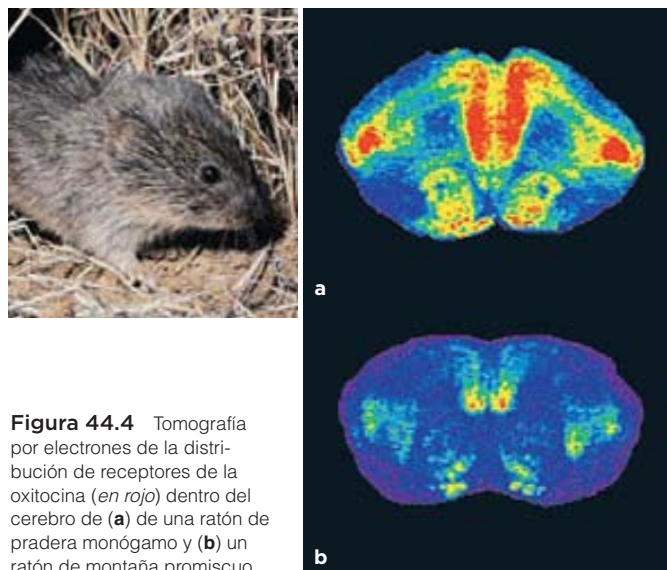


Figura 44.4 Tomografía por electrones de la distribución de receptores de la oxitocina (en rojo) dentro del cerebro de (a) de un ratón de pradera monógamo y (b) un ratón de montaña promiscuo.

encontraron que ellos, así como las hembras normales, carecían de un grupo de neuronas, el cual aparentemente tiene un rol integral en la regulación del comportamiento típico de cortejo y de la preferencia hacia los machos.

Otro ejemplo, los experimentos *knockout* (sección 15.3) confirmaron la importancia de la oxitocina en el comportamiento materno de los ratones. Los investigadores produjeron ratones hembras en los que el gen receptor de OT estaba “noqueado”. Como se esperaba, ellas no lactaron ya que esta hormona es necesaria para que se contraigan los conductos galactóforos (sección 43.12). Las hembras noqueadas para ese gen también tendían menos que los ratones normales a recuperar a los cachorros que los científicos habían retirado del nido. Basados en estos resultados, los investigadores concluyeron que la oxitocina es requerida para el comportamiento materno normal en los ratones.

Para repasar en casa

¿Cómo estudian los investigadores el efecto de los genes sobre el comportamiento animal?

- Estudiar las variaciones de comportamiento dentro de una o varias especies emparentadas permite a los investigadores determinar si los cambios tienen una base genética. Tales diferencias rara vez son causadas por un solo gen, ya que son muchos los que afectan el comportamiento.
- Los investigadores en ocasiones pueden determinar el efecto de un gen sobre un comportamiento en específico, estudiando a los individuos en los cuales el gen no es funcional.

44.2 Instinto y aprendizaje

- Algunos comportamientos son innatos o pueden ser realizados sin ninguna práctica.
- Muchos son modificados como resultado de la experiencia.

Comportamiento instintivo

Todos los animales nacen con la capacidad del **comportamiento instintivo**, una respuesta innata a estímulos específicos y generalmente simples. Una serpiente jarretera de la costa recién nacida se comporta instintivamente cuando ataca a una babosa banana. Una mosca de la fruta macho instintivamente aletea durante el cortejo con la hembra.

El ciclo de vida del pájaro cucú brinda varios ejemplos del instinto. Esta ave europea es un parásito social. La hembra pone sus huevos en los nidos de otras aves. El recién nacido es ciego, pero el contacto con un huevo puesto por su padre sustituto estimula una respuesta instintiva: empuja el huevo hacia afuera del nido (figura 44.5a). Esta acción elimina cualquier competencia por la atención del padre sustituto y se convierte en un **patrón de acción fijo**: una serie de movimientos instintivos desencadenados por un estímulo específico, que una vez iniciado continúa hasta completarse sin la necesidad de otros. Tal comportamiento preestablecido tiene ventajas de supervivencia cuando permite una respuesta rápida a un estímulo importante. Sin embargo, una reacción fija a incitaciones más simples tiene sus limitaciones. Por ejemplo, los padres sustitutos del cucú no están equipados para notar el color ni el tamaño de la cría. Un simple estímulo como el pico abierto del polluelo, induce el patrón de acción fijo del padre a alimentarlo (figura 44.5b).



Figura 44.5 Comportamiento instintivo. (a) Un joven cucú saca los huevos de su padre adoptivo del nido. (b) El padre adoptivo alimentará al cucú en respuesta a un simple estímulo: el pico abierto.

Aprendizaje sensible al tiempo

El **comportamiento aprendido** es un tipo de conducta alterada por la experiencia. Algunos comportamientos instintivos pueden ser modificados con el aprendizaje. Los ataques iniciales de una serpiente jarretera a su presa son instintivos, pero ella aprende a evitar presas peligrosas o desagradables. El aprendizaje puede ocurrir a lo largo de la vida del animal o puede estar restringido a un periodo crítico.

La **impronta** es una forma de aprendizaje que ocurre durante un periodo genéticamente determinado. Por ejemplo, los gansos bebé aprenden a seguir al objeto grande que se inclina sobre ellos en respuesta a su primer sonido (figura 44.6). Con raras excepciones este objeto, es su madre. Cuando maduran buscarán una pareja sexual similar a dicho objeto.

Una capacidad genética para aprender, combinada con experiencias reales en el ambiente, moldean las principales formas de comportamiento. Un pájaro cantor macho tiene una capacidad innata de reconocer la melodía de su especie cuando oye a los adultos. La joven ave utiliza este sonido como guía para desarrollar el propio. Los machos que se crían solos entonan una versión simplificada del canto de su especie, al igual que los expuestos solamente a los de otros grupos.

Muchas aves deben aprender el canto de su familia durante un periodo limitado al inicio de su vida. Un gorrión de cabeza blanca macho no canta normalmente si no escucha al tutor de su propia especie en los primeros 50 días de vida. Escucharlo más adelante ya no influirá.

También deben practicar para perfeccionarse. En un experimento, los investigadores paralizaron temporalmente



Figura 44.6 El ganador del premio Nobel Konrad Lorenz con los gansos que fueron improntados por él.

los músculos de la garganta del pinzón cebrado que estaba empezando a cantar. Después de ser incapaz temporalmente de practicar, nunca más lo dominó. En cambio, la parálisis temporal de los músculos de la garganta en aves muy jóvenes o en adultos no afectó su posterior producción de canto. Por lo tanto en esta especie existe un periodo crítico para el aprendizaje y la práctica.

Respuestas condicionadas

Casi todos los animales aprenden durante toda la vida. Muchos asocian ciertos estímulos con recompensas mientras que otros con consecuencias negativas.

Con el **condicionamiento clásico**, la respuesta involuntaria de un animal a un estímulo, se asocia con otro estímulo presente al mismo tiempo. El caso más famoso es el de Ivan Pavlov, quien tocaba una campana cada vez que alimentaba a un perro. Eventualmente, la respuesta refleja del perro, la salivación excesiva, era estimulada sólo con el sonido de la campana.

Con el **condicionamiento operante**, un animal modifica su comportamiento voluntariamente en respuesta a la consecuencia de esa conducta. Este tipo de aprendizaje fue descrito por primera vez en condiciones de laboratorio. Por ejemplo, una rata que empuja una palanca en una jaula de laboratorio y es recompensada con comida tiende más a presionarla otra vez. Una rata que recibe un choque eléctrico cuando entra a un área en particular de la jaula aprenderá a evitarla.

Otros tipos de comportamiento aprendido

Con la **habituación**, un animal aprende por experiencia a no responder a un estímulo que no tiene efectos positivos ni negativos. Por ejemplo, las palomas de las ciudades aprenden a no escapar de la gente que camina a lado de ellas.

Muchos animales aprenden del paisaje en su ambiente formando un tipo de mapa mental. Éste pueden utilizarlo cuando necesitan regresar a casa. Un cangrejo violinista que se alimenta a una distancia de hasta 10 metros de su madriguera, es capaz de regresar derecho a casa cuando percibe una amenaza.

Muchos animales también aprenden los detalles de su ambiente social: aprenden a reconocer parejas, hijos y competidores por medio de la apariencia, los olores, los sonidos y algunas combinaciones de estímulos. Por ejemplo, cuando dos langostas machos se encuentran por primera vez se pelean (figura 44.7). Se reconocerán por el olor y el perdedor evitará al ganador. También reconocen a su pareja por su aroma.

Con el **aprendizaje observacional**, un animal imita el comportamiento de otro individuo. Por ejemplo, Ludwig Huber y Bernhard Voelkel permitieron a un mono tití que observara cómo otro abría un contenedor de plástico y sacaba la recompensa que tenía adentro. El tití que sólo contemplaba después lo imitó utilizando sus manos



Figura 44.7 Llegando a conocerse uno al otro. Dos langostas machos pelean en su primer encuentro. El perdedor recordará el olor del ganador y lo evitará. Sin otro encuentro, la memoria de la derrota durará hasta dos semanas.



Figura 44.8 Aprendizaje observacional. Un tití abre un contenedor utilizando sus dientes. Después de observar a un individuo realizar esta obra exitosamente, otros utilizaron la misma técnica. El análisis de los videos de sus movimientos mostró que los observadores imitarán el comportamiento que hayan visto anteriormente.

de la misma manera. En contraste, aquellos que habían visto hacerlo con los dientes trataron de realizarlo igual (figura 44.8).

Para repasar en casa

¿Cómo moldean el comportamiento instintivo y el aprendizaje?

- El comportamiento instintivo inicialmente se puede llevar a cabo sin experiencia previa, como cuando un estímulo simple estimula un patrón de acción fijo. Sin embargo estas reacciones naturales pueden ser modificadas por la experiencia.
- El aprendizaje afecta tanto el comportamiento voluntario como el involuntario, y en ocasiones sólo pueden darse en momentos determinados del ciclo de vida.

44.3 Comportamiento adaptativo

- Si un comportamiento varía y parte de esa variación tiene una base genética, será sujeto de selección natural.
- Conexión con Características adaptativas 17.3.

El comportamiento que aumenta el éxito reproductivo de un individuo es adaptativo. Por ejemplo, Larry Clark y Russell Mason estudiaron el comportamiento para la conformación del nido de los estorninos. Estas aves usan brotes de plantas aromáticas como la zanahoria silvestre. Los investigadores sospecharon que eso controlaba la cantidad de garrapatas que se alojaban con ellos. Para comprobar su hipótesis reemplazaron los nidos naturales por unos elaborados por el hombre, donde algunos tenían brotes de zanahoria y otros no. Ellos predijeron que los que contenían las plantas aromáticas tendrían menos parásitos.

Después de que los polluelos dejaron el nido, Clark y Mason registraron cuántas de las garrapatas habían quedado. El número era mayor en los nidos sin plantas de zanahoria (figura 44.9). ¿Por qué al parecer un compuesto orgánico en las hojas de las zanahorias silvestres evita que esta especie de ácaros madure?

Los investigadores concluyeron que como un nido con brotes aromáticos controla las garrapatas, haberlo hecho con esos elementos es un comportamiento adaptativo porque promueve la supervivencia del lecho, y aumenta el éxito reproductivo.

Como veras en la sección 44.7, el comportamiento que incrementa el éxito reproductivo de los parientes a costa del individuo mismo, también puede ser adaptativo.

Para repasar en casa

¿Qué hace adaptativo a un comportamiento?

- La mayor parte del comportamiento es adaptativo porque aumenta el éxito reproductivo del individuo que lo realiza. Una parte también lo es porque beneficia a los parientes.

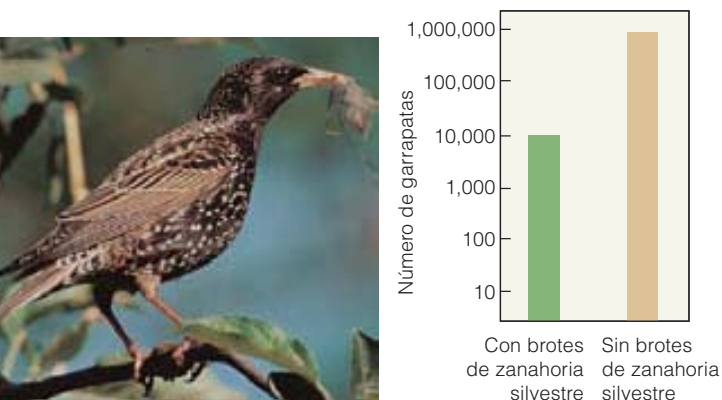


Figura 44.9 Los resultados de un experimento para probar el efecto de brotes de zanahorias silvestres sobre el número de garrapatas en los nidos de estorninos. Los que contenían pedazos de brotes de zanahoria silvestre tenían menos garrapatas que aquellos que carecían de éstos. Puede haber una ventaja selectiva en el uso de zanahorias silvestres y otras plantas aromáticas para construir el nido.

44.4 Señales de comunicación

- La cooperación para aparearse o para otras actividades requiere que los individuos compartan información acerca de ellos mismos y de su ambiente.
- Conexión con Feromonas 35.1.

Las **señales de comunicación** son mensajes de comportamiento social entre miembros de una especie. Señales químicas, acústicas, visuales y táctiles transmiten información del emisor al receptor.

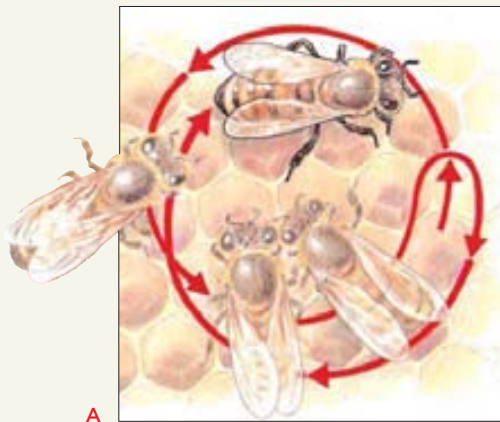
Las **feromonas** son señales químicas. Hacen que el receptor modifique su comportamiento rápidamente, como sucede con las abejas. Otro ejemplo de este tipo de señales son los atrayentes sexuales que ayudan a machos y hembras a encontrarse unos a otros. Las feromonas activadoras provocan una respuesta a largo plazo, como cuando un químico disuelto en la orina de cierto ratón macho estimula la ovulación en hembras de la misma especie.

Muchas señales acústicas, como el canto de un ave, atraen pareja o definen un territorio. Otras son señales de alarma, como el ladrido de un perrito de la pradera que advierte la presencia de un depredador.

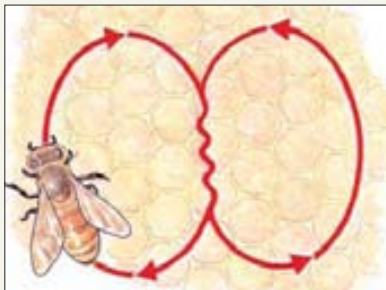
Una señal visual es la imagen amenazante del mandril macho, que comunica su disponibilidad para pelear con



Figura 44.10 Señales visuales. (a) Un mandril macho muestra sus dientes como amenaza. (b) Pingüinos en una escena de cortejo. (c) La reverencia de un lobo le dice a otro lobo que quiere jugar, no pelear.



A



B

Figura 44.11 Animada La danza de las abejas, un ejemplo de despliegue táctil. (a) Las abejas que han visitado una fuente de alimento cercana a su colmena regresan y realizan una danza circular. Las abejas que mantienen contacto con la danzante después vuelan y buscan alimento cerca de la colmena.

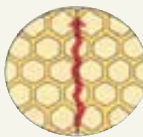
(b) Una abeja que visita una fuente de alimentos a más de 100 metros de la colmena realiza una danza elíptica. La orientación de la danzante informa a las otras la dirección del alimento.

(c) Si el alimento está en línea con el Sol, el movimiento de la danzante es hacia arriba de la colmena. (d) Si el alimento se encuentra en dirección opuesta al Sol el movimiento de la danzante es hacia abajo. (e) Si el alimento se encuentra a 90 grados de la derecha de la dirección del Sol, el movimiento de la danzante se realiza a 90 grados en relación con la vertical.

La velocidad del baile y el número de movimientos brinda información acerca de la distancia al alimento. Un baile inspirado por alimento que se encuentra a 200 metros de distancia es más rápido que un baile inspirado por una fuente alimenticia que se encuentra a 500 metros.

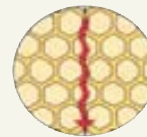
Investiga: Los bailes mostrados en c, d y e ¿indican diferentes distancias de la colmena?

Respuesta: No. El número de movimientos en el recorrido directo no varía.



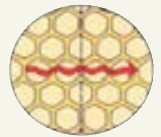
Cuando la abeja se mueve hacia arriba, sus compañeras vuelan hacia arriba.

C



Cuando la abeja se mueve hacia abajo, sus compañeras vuelan en dirección opuesta al Sol.

D



Cuando la abeja se mueve a la derecha de la vertical, sus compañeras vuelan en un ángulo de 90 grados a la derecha del Sol.

E

un rival (figura 44.10a). Estas señales también son parte del cortejo que precede al apareamiento en las aves (figura 44.10b). Las señales no ambiguas funcionan mejor, los movimientos exagerados y la forma del cuerpo evolucionan de manera que llaman la atención.

También existen las técnicas táctiles, cuando la información es transmitida mediante el tacto. Por ejemplo, después de descubrir alimento, una abeja obrera regresa a la colmena y realiza una danza compleja, moviéndose en un patrón definido en medio de un grupo de abejas que la rodean. Las señales dan información acerca de la distancia y la dirección de la fuente de alimento (figura 44.11).

La misma señal en ocasiones funciona en más de un contexto. Tal es el caso de perros y lobos, indican un comportamiento juguetón con una reverencia (figura 44.10c) e informan al compañero del animal que las señales que siguen, que normalmente serían tomadas como agresivas o sexuales, son parte de ese mismo comportamiento amistoso.

Una señal de comunicación evoluciona y persiste sólo si beneficia tanto al emisor como al receptor. Si tiene desventajas, entonces la selección natural tenderá a favorecer a los individuos que no la envían o que no responden a ella. Otros factores también pueden afectar a los emisores. Por

ejemplo, las ranas tugar machos atraen a las hembras con llamados complejos haciendo más fácil que los murciélagos devoradores de estos anfibios ataquen al emisor. Cuando el mamífero volador está cerca, las tugar llaman menos y con menor estilo. La nueva señal es un intercambio entre la localización de una pareja para aparearse y la necesidad de supervivencia inmediata.

También hay emisores ilegítimos. Las luciérnagas atraen a sus parejas produciendo destellos de luz en un patrón característico. Algunas hembras se alimentan de machos de otras especies. Cuando una depredadora ve el destello de una posible presa, envía de vuelta un destello como si fuera una hembra de esa especie. Si logra hacer que él se acerque lo suficiente, lo captura y se lo come.

Para repasar en casa

¿Cuáles son los beneficios y costos de las señales de comunicación?

- Una señal de comunicación transfiere información de un individuo a otro de la misma especie, beneficiando tanto al emisor como al receptor.
- Pero tiene un costo potencial ya que algunos individuos de grupos distintos se pueden beneficiar interceptando señales o imitándolas.

44.5 Parejas, crías y éxito reproductivo

■ En el análisis del comportamiento, se espera que cada sexo evolucione de manera que pueda maximizar sus beneficios minimizando los costos, lo que puede causar conflictos.

■ Conexión con Selección sexual 18.6.

Selección sexual y apareamiento

Machos o hembras de una especie a menudo compiten por el acceso a las parejas. Muchos son muy selectivos. Ambas situaciones llevan a una **selección sexual**. Como explicamos en la sección 18.6, este proceso microevolutivo favorece las características que brindan una ventaja competitiva para atraer y retener una pareja.

Pero, ¿de quién es el éxito reproductivo, del macho o de la hembra? Recuerda que ellos producen muchos pequeños espermatozoides, y ellas huevos mucho más grandes pero en menor cantidad. Para el sexo masculino, el éxito generalmente depende de cuántos huevos puede fertilizar. Para el femenino, depende más de cuántos produce o de cuántos hijos puede criar. Por lo general, el factor más importante en la preferencia sexual de la hembra es la calidad del macho y no la cantidad de parejas.

Las moscas colgantes hembras (*Harpobittacus*) sólo se aparean con los machos que le llevan comida. Uno de ellos caza y mata una polilla o algún otro insecto. Luego libera una feromona sexual, que la atrae hacia él y a su regalo nupcial (figura 44.12a). Mientras ella comienza a comerse el regalo, él inicia la copulación. Sólo después de que come por cinco

minutos acepta los espermatozoides de su pareja. Incluso después de haber empezado la cópula, la hembra puede separarse del macho si termina de comerse su regalo. Si esto sucede, la hembra buscará a otro y los espermatozoides de éste reemplazarán a los del primer compañero. De esta manera, entre más grande sea el regalo, mayor será la posibilidad de que sus espermatozoides terminen fertilizando los huevos de su pareja.

Individuos del sexo femenino de algunas especies se pasean entre los del masculino que tienen características atractivas. Piensa en los cangrejos violinistas que viven en playas arenosas. Una de sus dos tenazas es muy grande y en ocasiones representa más de la mitad de su peso corporal total (figura 44.12b). Durante su temporada de apareamiento, cientos de machos excavan madrigueras cerca uno de otro. Cada uno se para junto al nido moviendo su gran tenaza. Las hembras se pasean en frente para verlos a todos. Sólo cuando la madriguera tiene la ubicación y el tamaño correcto ella se aparea con el propietario, y pone allí sus huevos.

Algunas aves hembras son igualmente selectivas. Con los gallos de salvia (*Centrocercus urophasianus*) convergen en un tipo de escenario común, donde cada uno se adueña de unos cuantos metros cuadrados. Con las plumas de la cola erectas, ellos emiten sonidos inflando y desinflando el cuello (figura 44.12b). A medida que lo hacen, se posicionan en un pedazo de terreno. Ellas tienden a seleccionar y aparearse con uno solo. Después se van al nido y crían solas a los polluelos. A menudo muchas eligen a la misma



Figura 44.12 (a) Una mosca colgante macho lleva una polilla como regalo nupcial a una pareja potencial. Ellas escogen al compañero sexual que les ofrece el regalo más grande. Con el movimiento de su tenaza más grande un cangrejo (b) puede llamar la atención de una hembra (c). Un gallo de monte (d) despliega su plumaje cuando compete por la atención femenina en una comunidad.

pareja de manera que otros nunca tienen la oportunidad de aparearse.

En otro patrón de comportamiento, las hembras sexualmente receptivas de algunas especies se juntan en grupos de defensa. Cuando te acercas, puedes ver a los machos compitiendo por el acceso al grupo. La competencia por el harem ha dado como resultado combates entre leones, ovejas, alces, elefantes marinos y bisontes, por nombrar sólo algunos (figura 44.13).

Cuidados parentales

Cuando las hembras pelean por un macho, podemos predecir que él ofrece algo más que espermatozoides. Algunos como el sapo partero, ayuda con la crianza. Aquí el sexo masculino lleva una hilera de huevos atados a sus patas hasta que nacen las crías (figura 44.14a). Una vez que sabe que sus huevos están siendo cuidados, ella puede aparearse con otros, si es que encuentra alguno que no esté cuidando a futuras crías. Al final de la temporada de apareamiento, los machos sin huevos son raros, y las hembras pelean por tener acceso a ellos, incluso hasta tratando de interrumpir las cópulas que se están dando en el momento.

El comportamiento parental utiliza tiempo y energía, que los padres podrían invertir viviendo lo suficiente para reproducirse otra vez. Sin embargo, para algunos animales, el beneficio de la supervivencia de las crías supera el costo de los cuidados parentales.

Pocos reptiles cuidan a sus crías. Los cocodrilos, los más cercanamente relacionados con las aves, son una notable excepción. Estos padres entierran sus huevos en un nido. Cuando las crías están listas para nacer, emiten una señal, entonces ellos los desentieran y cuidan por algún tiempo.

Muchas aves son monógamas y a menudo ambos padres cuidan de las crías (figura 44.14b). En los mamíferos, los machos generalmente se van después de aparearse y son las hembras quienes procuran a los cachorros por sí solas, mientras ellos tratan de aparearse otra vez o se encuentran ahorrando energía para la siguiente temporada de apareamiento (figura 44.14c). Las especies de mamíferos cuyo sexo masculino ayuda al cuidado de la crías, tienden a ser monógamas, por lo menos mientras dura la temporada de apareamiento. Sólo el 5% de los mamíferos son monógamos.



Figura 44.13 Bisontes machos en combate durante la temporada de apareamiento.



Figura 44.14 (a) Un sapo partero macho con huevos en desarrollo alrededor de sus patas. (b) Un par de golondrinas marinas cooperan en el cuidado de su cría. (c) Un grizzly hembra cuidará de su cachorro por dos años. El macho no participará en tal evento.

Para repasar en casa

¿Cómo afecta la selección natural los sistemas de apareamiento?

- Tanto el sexo femenino como el masculino se comportan de manera que maximizan su propio éxito reproductivo.
- Muchos machos compiten por las hembras y se aparean con más de una. La monogamia y el cuidado parental por parte de los machos no son muy comunes.

44.6 La vida en grupos

- Analiza el reino animal y encontrarás costos y beneficios evolutivos en una gran variedad de grupos sociales.
- Conexión con Cultura 26.13.

Defensa contra depredadores

En algunos grupos, las respuestas de cooperación contra depredadores reducen el riesgo de todos. Los individuos vulnerables pueden estar alerta, unirse en un contraataque o desarrollar defensas más efectivas (figura 44.15).

Aves, monos, perros de la pradera y muchos otros animales emiten señales de alarma, como en la figura 41.15a. Un perrito de la pradera emite un ladrido particular cuando ve un águila y una señal distinta al notar a un coyote; otros, se esconden en su madriguera y otros tantos se paran erectos y observan los movimientos de su depredador.

Algunas orugas se alimentan en grupo sobre ramas y se benefician repeliendo coordinadamente a las aves. Cuando alguna de ellas se acerca, éstas vomitan las hojas de eucalipto parcialmente digeridas (figura 44.15b). Birgitta Sillén-Tullberg demostró que las aves prefieren a las orugas que se encuentran solas en lugar de aquellas que están en grupo. Cuando se les ofrecieron, una por una, comieron un promedio de 5.6 orugas, mientras que cuando se les proporcionaron en grupos de 20, comieron sólo aproximadamente 4.1.

Cuando los animales se agrupan, algunos individuos protegen a otros de los peligros. La preferencia por permanecer en el centro puede crear una **manada egoísta**, en la que los integrantes se esconden uno detrás de otro. Este tipo de comportamiento ocurre en los peces agalla azul. Un pez macho construye un nido cavando una depresión en

el fango del fondo de un lago. Las hembras depositan sus huevos, y los caracoles junto con otros peces se alimentan de ellos. La competencia por los lugares más seguros es mayor cerca del centro del grupo. Los machos más grandes ocupan los espacios internos y los pequeños por su parte, se agrupan alrededor de ellos y enfrentan a los atacantes. Aun así, los nidos de estos últimos están más seguros en la orilla del grupo de lo que estarían solos en campo abierto.

Mejores oportunidades para alimentarse

Muchos mamíferos, incluyendo lobos, leones, perros salvajes y chimpancés, viven en grupos sociales y cooperan en la cacería (figura 44.16). ¿Son más eficientes los que cooperan que los que trabajan en solitario? A menudo, no. En un estudio, los investigadores observaron cómo un león atrapa una presa cerca de 15% de las veces. Mientras que dos, cazando en conjunto, alcanzan a la presa sólo con una frecuencia dos veces mayor y, por si fuera poco, la tienen que compartir, lo que representa menor cantidad de alimento para cada uno. Cuando más de estos carnívoros se juntan para cazar, la tasa de éxito por cada uno disminuye. Los lobos muestran un patrón parecido. Entre los que cazan en conjunto, el éxito de tal faena no parece ser la mayor ventaja de la vida en grupo. Cazan juntos, pero también se defienden de los carroñeros, se preocupan por las crías y protegen el territorio.

La vida en grupo también permite la transmisión de caracteres culturales o comportamientos aprendidos por imitación. Por ejemplo, los chimpancés hacen y usan herramientas simples para tomar las hojas de las ramas. Utilizan varas gruesas para hacer hoyos en nidos de termitas, al que luego meten unas más delgadas (figura 44.17). Con un palo



Figura 44.15 Defensas grupales. (a) Los perritos de la pradera de cola negra emiten una alarma que advierte sobre los depredadores. ¿Se pone en riesgo? No mucho. Ellos actúan como centinelas después de que terminan de comer y están parados juntos a su madriguera. (b) Estas orugas australianas forman grupos y regurgitan un líquido desagradable para los depredadores. (c) Los búfalos almizcleros (*Ovibos moschatus*) forman un anillo de cuernos, por lo general, alrededor del más joven.



largo agitan a las termitas para que éstas se le adhieran al sentirse atacadas. Entonces el primate retira el palo y se come los insectos como un bocadillo rico en proteínas. Los diferentes grupos de chimpancés usan distintos métodos para hacer herramientas y atrapar termitas. Los jóvenes de cada grupo aprenden por imitación.

Jerarquías dominantes

En muchos grupos sociales, los individuos subordinados no obtienen una parte equitativa de los recursos. Muchas manadas de lobos, por ejemplo, tienen un macho dominante que se aparea sólo con la hembra dominante. Los otros (hermanos, hermanas, tíos y tías) no se aparean. Es tarea de todos cazar y llevar alimento a los individuos que resguardan a los cachorros en su madriguera.

¿Por qué un subordinado renunciaría a sus recursos y a sus privilegios de aparearse? Podría ser lastimado o morir si se enfrenta a un individuo fuerte. No podría sobrevivir por sí solo. Un subordinado incluso podría tener la oportunidad de aparearse si vive lo suficiente, si los individuos dominantes son cazados por un depredador o envejecen. Algunos lobos subordinados ascienden en la escalera social cuando surge la oportunidad.

Los costos de vivir en grupo

Si el comportamiento social es ventajoso, entonces ¿por qué hay tan pocas especies de este tipo? En muchos hábitats los costos sobrepasan los beneficios. Por ejemplo, cuando los individuos están juntos compiten por más recursos. Los cormoranes y otras aves marinas forman densas colonias de apareamiento, como en la figura 44.18. Todos compiten por el espacio y el alimento.

Los grandes grupos sociales también atraen más depredadores. Si los individuos están juntos, son vulnerables a parásitos y enfermedades infecciosas que pasan de un huésped a otro. Los individuos también podrían estar en riesgo de ser matados o explotados por otros. Dada la oportunidad, una pareja de gaviotas canibalizaría los huevos y hasta los polluelos de sus vecinos.

Para repasar en casa

¿Cuáles son los beneficios y costos de los grupos sociales?

- Vivir en un grupo social brinda beneficios, como las defensas cooperativas o la protección contra depredadores.
- Pero también tiene sus costos: aumento de la competencia, incremento en la vulnerabilidad a las infecciones y explotación por parte de otros.

Figura 44.16 Miembros de una jauría de lobos (*Canis lupus*). Ellos cooperan para la cacería, el cuidado de los lobatos y la defensa del territorio. Los beneficios no son distribuidos de manera equitativa. Sólo los individuos de alto rango, macho y hembra, se aparean.



Figura 44.17 Los chimpancés (*Pan troglodytes*) usan varitas como herramientas para extraer deliciosas termitas de un nido. Este comportamiento es aprendido por imitación.



Figura 44.18 Colonia de cormoranes, distribuidos de manera cercana pero uniforme.

44.7 ¿Por qué sacrificarse?

■ Casos extremos de esterilidad y autosacrificio han surgido en sólo unos pocos grupos de insectos y mamíferos. ¿Cómo son transmitidos los genes de aquellos que no se reproducen?

Insectos sociales

Los animales que son “eusociales” viven juntos por generaciones, en grupos que tienen una división de labores reproductivas. Algunos ejemplos son las abejas, termitas y hormigas. En todos estos casos las obreras estériles, altamente especializadas en su función, cuidan, en conjunto, de las crías producidas por algunos cuantos individuos (figura 44.19).

La abeja reina es la única fértil de su colmena. Es más grande que el resto de las hembras, en parte debido al tamaño de su ovario (figura 44.20a). Ella secreta una feromona que hace estéril al resto del sexo femenino de la comunidad.

Las 30,000 a 50,000 obreras se desarrollaron de huevos fertilizados depositados por la reina. Ellas se alimentan de larvas, mantienen la colmena y construyen los panales con cera que secretan. También recolectan néctar y polen para alimentar a la colonia. Resguardan la colmena y se sacrificarían a sí mismas para expulsar a los intrusos.

En primavera y verano, la reina pone huevos no fertilizados que se convierten en zánganos. Estas abejas machos no tienen aguijón y subsisten con el alimento recolectado por sus hermanas obreras. Diariamente estos machos vuelan en busca de una pareja. Si alguno tiene suerte, encontrará a una reina virgen cuando sale volando de la colonia y morirá después del apareamiento. Una reina joven se apareará con muchos y almacena los espermatozoides para el resto de su vida.

Al igual que las abejas, las termitas viven en grupos familiares enormes con una reina especializada en producir huevos (figura 44.20b). A diferencia de una colmena, el montículo de las termitas contiene individuos estériles de ambos sexos. Un rey da sus espermatozoides a la hembra,

desarrollando por temporadas termitas aladas reproductivas de ambos sexos.

Topos sociales

La esterilidad y el autosacrificio extremo son raros en los vertebrados. Los únicos mamíferos “eusociales” son los topos africanos. El mejor estudiado es el *Heterocephalus glaber*, o topo desnudo. Clanes de estos roedores casi pelones construyen y ocupan madrigueras en las zonas secas de África.

Sus sociedades están conformadas por una “reina” reproductiva (figura 44.20c), y de uno a tres “reyes” con los que se aparea. Sus obreros no se reproducen. Unos tienen la tarea de cuidar a la reina, a los reyes y a las crías. Otros trabajan como excavadores que hacen túneles y cámaras. Cuando uno encuentra una raíz comestible, toma un pedazo, regresa a la cámara principal y emite una alarma. Sus sonidos llaman a otros obreros para que ayuden a llevar el alimento. Unos más trabajan como guardianes y cuando aparece un depredador, lo corretean y atacan poniéndose en riesgo ellos mismos.

Evolución del altruismo

Un obrero estéril, sea en una colonia de insectos sociales o en un clan de topos, muestra un **comportamiento altruista**, que mejora el éxito reproductivo de otro individuo a expensas de su propia vida. ¿Cómo apareció este comportamiento? Según la **teoría de la adecuación inclusiva** de William Hamilton, los genes asociados con el altruismo son seleccionados si llevan a un comportamiento que estimula el éxito reproductivo de sus parientes cercanos.

En una reproducción sexual, un padre diploide que cuida de sus crías no produce copias genéticas exactas de sí mismo. Cada uno de sus gametos, y cada una de sus crías, hereda la mitad de sus genes. Otros individuos del grupo social que tienen los mismos ancestros también comparten genes. Los hermanos y hermanas son genéticamente simi-



Figura 44.19 Formas especializadas de servir y defender a la colonia. (a) Una hormiga obrera australiana. Esta hembra estéril es un contenedor viviente de las reservas de alimento para su colonia. (b) Hormiga soldado (*Eciton burchelli*) con formidables mandíbulas. (c) Termita soldado ciega (*Nasutitermes*). Bombardea a los intrusos con una sustancia pegajosa que sale en forma de chorro de su cabeza.

44.8 Comportamiento humano



Figura 44.20 Tres reinas. (a) Abeja reina con sus hijas estériles. (b) Termita reina (*Macrotermes*) hace ver pequeños a su cría y a su pareja. Los ovarios llenan su enorme abdomen. (c) Una reina topo desnuda.

lares como el padre y el hijo. Sobrinos y sobrinas comparan una cuarta parte de los genes del tío.

En colonias de abejas, termitas y hormigas, las obreras estériles promueven los genes del autosacrificio ayudando a los parientes cercanos fértiles a sobrevivir y reproducirse. Una abeja guardián muere después de picar, pero su sacrificio preserva muchas copias de sus genes en sus compañeros de colmena.

La endogamia aumenta el parecido genético entre parientes y puede jugar un papel importante en la sociabilidad de los topos. Un clan es altamente endogámico como resultado de muchas generaciones de apareamientos entre hermanos, madre e hijos y padre e hijas. Los entornos secos y las irregulares fuentes de alimento favorecen la cooperación para excavar, localizar comida y defenderse contra los competidores y los depredadores.

Para repasar en casa

¿Cómo puede el comportamiento altruista ser selectivamente ventajoso?

■ El comportamiento altruista puede ser favorecido cuando los individuos pasan sus genes de forma indirecta, ayudando a sus parientes a sobrevivir y reproducirse.

■ Las fuerzas de la evolución moldean el comportamiento, pero sólo los humanos pueden tomar decisiones de tipo moral acerca de sus acciones.

■ Conexión con Límites de la ciencia 1.5.

Hormonas y feromonas ¿También los humanos están influenciados por hormonas que contribuyen al comportamiento de vinculación en otros mamíferos? Quizás. Considera que el autismo, un problema del desarrollo en el que la persona tiene dificultades para hacer contacto social; a veces está asociado con niveles bajos de oxitocina. Se sabe que esta hormona influye en la vinculación con otros mamíferos.

Las feromonas presentes en el sudor a menudo afectan el comportamiento humano. Las mujeres que viven juntas a menudo tienen ciclos menstruales sincronizados, y los experimentos han demostrado que éstos pueden extenderse o acortarse después que una haya sido expuesta al sudor de otra que estaba en una fase diferente del ciclo. Otros experimentos han demostrado que la exposición al sudor de los hombres puede alterar el nivel de cortisol del sexo femenino.

Moralidad y comportamiento Si nos sentimos a gusto con el estudio de las bases evolutivas del comportamiento de termitas, topos y otros animales, entonces por qué algunas personas se resisten a la idea de analizar las bases evolutivas de la conducta humana? Un temor generalizado es que una actitud objetable o polémica podría ser definida como “natural”. Para los biólogos de la evolución, sin embargo, “adaptativo” no significa “moralmente correcto”, sino simplemente que un comportamiento aumenta el éxito reproductivo. Los estudios científicos no abordan problemas morales (sección 1.5).

Por ejemplo, el infanticidio es moralmente repugnante. ¿Es antinatural? No. Sucede en muchos grupos de animales y en todas las culturas humanas. Los leones machos a menudo matan a las crías de otro cuando toman el control de la manada. De esta forma, sin las responsabilidades maternas, las leonas se pueden aparear con el infanticida y aumentar el éxito reproductivo de dicho macho.

Los biólogos dirían que los individuos no emparentados son una amenaza para los infantes. La evidencia apoya esta postura. La ausencia de un padre biológico y la presencia de un hombre sin parentesco aumentan más de 60 veces el riesgo de muerte de un niño estadounidense menor de dos años.

¿Qué pasa con los padres que matan a sus propios hijos? En su libro sobre comportamiento materno, la primatóloga Sarah Blaffer Hrdy cita un estudio realizado en un pueblo de Papua, Nueva Guinea, en el cual los padres matan a cerca del 40% de los recién nacidos. Como dice Hrdy, cuando es difícil obtener recursos o apoyo social, la adecuación de la madre podría mejorar si un recién nacido, que tiene pocas probabilidades de sobrevivir, muere. La madre puede usar su energía para criar a su otro hijo o ahorrarla para otros que podría tener en el futuro.

¿Nos parece éste un comportamiento escandaloso? Sí. ¿Podríamos evitarlo si consideramos las posibles ventajas evolutivas del comportamiento? Quizás. Un análisis de las condiciones en las que ocurre el infanticidio nos dice lo siguiente: cuando las madres carecen de los recursos que necesitan para cuidar de sus hijos, hay más probabilidades de que les hagan daño. Como sociedad podemos actuar con esa información.

Cuando una abeja reina europea se aparea con un zángano africanizado, sus crías obreras son tan agresivas como las obreras de una colonia africanizada. En cambio, un cruce entre una reina africanizada con un zángano europeo produce obreras con un nivel medio de agresividad. Desafortunadamente, la primera combinación se presenta con mayor frecuencia. Por lo tanto los machos africanizados ganan y compiten mejor por la pareja que los machos europeos.

¿Por qué opción votarías?

Las abejas africanizadas siguen extendiéndose. ¿Debería el estudio de su genética tener alta prioridad? Visita CengageNOW para ver los detalles y vota en línea.



Resumen

Sección 44.1 El término comportamiento se refiere a las respuestas coordinadas que un animal tiene frente a un estímulo. Los genes que afectan el sistema nervioso central a menudo lo afectan, aunque otros genes también pueden influir. Los estudios acerca de las variaciones en el comportamiento natural de las especies, dentro de ellas y en comparación con otras, brindan información acerca de las bases genéticas de los comportamientos, al igual que el estudio de las mutaciones naturales o inducidas.

Sección 44.2 El comportamiento instintivo puede ocurrir sin haber vivido un evento similar. Un patrón de acción fijo es una serie de respuestas instintivas a un estímulo simple.

Un comportamiento aprendido es alterado por la experiencia. La **impronta** es una forma de comportamiento que sucede sólo durante un periodo sensible en la vida temprana. Con el **condicionamiento clásico**, se aprende a relacionar una respuesta involuntaria a un estímulo con otro estímulo. Con el **condicionamiento operante** se modifica un comportamiento voluntario en respuesta a las consecuencias que se tienen por ese comportamiento. Con la **habituación**, se deja de responder a un estímulo continuo. Con el **aprendizaje observacional**, el animal imita las acciones de otro.

Sección 44.3 Un comportamiento que tiene una base genética está sujeta a la evolución por selección natural. Las formas adaptativas de comportamiento surgieron como resultado de diferencias individuales en el éxito reproductivo, en generaciones pasadas.

Sección 44.4 Las señales de comunicación permiten a los animales de la misma especie compartir información. Éstas surgen y persisten sólo si benefician tanto al emisor como al receptor de la señal.

Las señales químicas, como las **feromonas**, intervienen en la comunicación social, al igual que las acústicas, las táctiles y las visuales que son parte del cortejo y las amenazas externas.

■ Usa la animación de CengageNOW para explorar la danza de las abejas.

Sección 44.5 La selección sexual favorece las características que dan a un individuo una ventaja competitiva para atraer y retener a la pareja. Las hembras de muchas especies escogen machos que tienen características o comportamientos que ellas encuentran atractivos. Cuando un gran número de individuos del sexo femenino se agrupa en un área, los del sexo masculino compiten unos con otros para controlar esos espacios.

Los cuidados por parte de un padre tienen costos reproductivos en términos de futura reproducción y supervivencia. Es adaptativo cuando los beneficios para las crías superan los costos.

Sección 44.6 Los animales que viven en grupos sociales pueden beneficiarse de la cooperación para detectar depredadores y cuidar a las crías. Una **manada egoísta** se forma cuando los animales se esconden uno detrás de otro. Los beneficios de vivir en conjunto no están repartidos equitativamente. Las especies que viven en grandes grupos incurrir en más costos, incluyendo enfermedades y el aumento de la competencia por recursos.

Sección 44.7 Las hormigas, termitas y algunos otros insectos al igual que dos especies de topos son eusociales. Viven en colonias con generaciones yuxtapuestas y tienen divisiones sobre las labores reproductivas. La mayoría de los miembros de las colonias no se reproducen, sino que ayudan a sus parientes. Según la **teoría de la adecuación inclusiva**, tal **comportamiento altruista** es perpetuado porque dichos individuos comparten genes con los parientes que sí se reproducen. Ayudan por lo tanto a perpetuar los genes que los llevaron a tener una actitud servicial promoviendo el éxito reproductivo de parientes cercanos.

Sección 44.8 Las hormonas y posiblemente las feromonas influyen en las reacciones de los humanos. Un comportamiento que es adaptativo en el sentido evolutivo puede ser moralmente incorrecto para la sociedad. La ciencia no estudia la moralidad.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

1. Los genes afectan el comportamiento de los individuos

- influyendo en el desarrollo del sistema nervioso
- afectando las hormonas de los individuos
- determinando el estímulo que puede ser detectado
- todas las anteriores

2. Stevan Arnold dio de comer carne de babosa banana a serpientes jarreteras recién nacidas de diferentes poblaciones para comprobar su hipótesis en la que establecía que la respuesta de las serpientes a las babosas

- fue moldeada por selección indirecta
- es un comportamiento instintivo
- está basada en feromonas
- es adaptativa

3. Un comportamiento está definido como adaptativo si

- varía entre los individuos de una población
- ocurre sin aprendizaje previo
- aumenta el éxito reproductivo del individuo
- se extiende a toda una especie

4. La danza de la abeja transmite información acerca de la distancia al alimento por medio de señales

- táctiles
- químicas
- acústicas
- visuales

Ejercicio de análisis de datos

Las abejas se dispersan formando nuevas colonias. Una reina vieja abandona la colmena con un grupo de obreras. Éstas vuelan hasta encontrar otro sitio donde establecer un nuevo hogar. Mientras, en la vieja colmena, surge una nueva reina, se aparea y toma el control. Un nuevo enjambre puede situarse a varios kilómetros del que emigraron.

Las abejas africanizadas forman nuevos nidos con mayor frecuencia que las europeas, una característica que contribuye a su expansión. También porque se apoderan de colmenas ya existentes de colonias europeas, en las que sus reinas tienden más a aparearse con machos recién llegados, introduciendo así sus características a la colonia. La figura 44.21 muestra los condados de Estados Unidos en donde las africanizadas se establecieron de 1990 a 2006.

1. ¿En qué parte de Estados Unidos se establecieron las abejas africanizadas por primera vez?
2. ¿En qué estados aparecieron primero las abejas africanizadas en 2005?
3. ¿Por qué es probable que el transporte humano de abejas contribuyó a la expansión de las abejas africanizadas en Florida?
4. Basado en este mapa, ¿esperarías que las abejas africanizadas colonicen otros estados en los próximos cinco años?

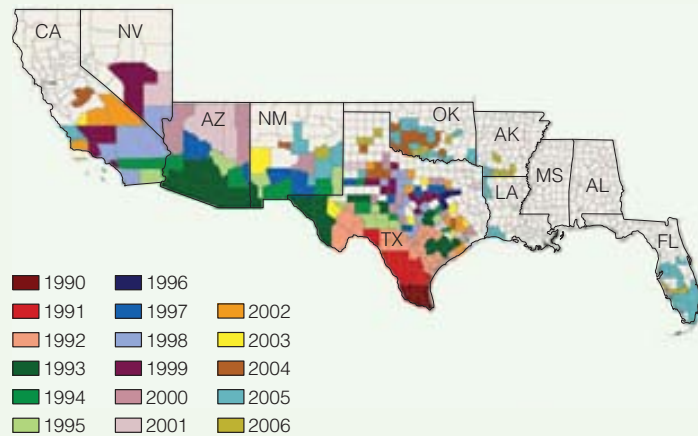


Figura 44.21 La propagación de abejas africanizadas en Estados Unidos desde el año 1960 hasta 2006. La USDA agrega un condado a este mapa sólo cuando el estado declara oficialmente que los insectos que allí habitan tienen las características morfológicas y ya se han realizado análisis de su ADN.

5. Es un químico que transmite información entre individuos de la misma especie _____.

- a. feromona
- b. neurotransmisor
- c. hormona
- d. todas las anteriores

6. En este grupo, machos y hembras cooperan para cuidar de las crías _____.

- a. mamíferos
- b. aves
- c. anfibios
- d. todas las anteriores

7. Generalmente, vivir en un grupo social tiene costos para los individuos en términos de _____.

- a. competencia por el alimento y otros recursos
- b. vulnerabilidad a enfermedades contagiosas
- c. competencia por las parejas
- d. todas las anteriores

8. El comportamiento social surge porque _____.

- a. los animales sociales son más avanzados que los solitarios
- b. en ciertas circunstancias, los costos de la vida social para los individuos son sobrepasados por los beneficios a la especie
- c. en ciertas circunstancias, los beneficios de la vida social para los individuos sobrepasan los costos del individuo
- d. en muchas circunstancias, la vida social no tiene costos para un individuo

9. Los insectos eusociales _____.

- a. viven en grupos familiares extensos
- b. incluyen termitas, abejas y hormigas
- c. muestran una división reproductiva de labores
- d. a y c
- e. todas las anteriores

10. Ayudar a otros individuos a un costo reproductivo para uno mismo podría ser adaptativo si aquellos que reciben la ayuda son _____.

- a. miembros de otras especies
- b. competidores por la pareja
- c. parientes cercanos
- d. emisores de señales ilegítimos

11. Cierto o falso. Algunos mamíferos viven en colonias y actúan como obreros estériles que sirve a los parientes cercanos

12. Relacione los siguientes términos con la descripción más apropiada.

- | | |
|---|--|
| _____ patrón de acción fijo | a. forma de aprendizaje dependiente del tiempo que requiere de la exposición a un estímulo clave |
| _____ altruismo | b. genes más experiencia verdadera |
| _____ bases del comportamiento instintivo y aprendido | c. serie de respuestas que se completan independientemente de la retroalimentación del ambiente |
| _____ impronta | d. ayuda a otro individuo a expensa propia |
| _____ feromona | e. una señal de comunicación |

■ Visita [CengageNOW](#) para encontrar preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Por miles de millones de años, los únicos objetos que brillaban en la noche eran las estrellas y la luna. Las polillas nocturnas las utilizaban para navegar en línea recta. Actualmente, el instinto de volar hacia objetos brillantes hace que las polillas queden exhaustas de tanto volar, aletear alrededor de los faroles de la calle y de estrellarse contra las ventanas iluminadas. Este comportamiento no es adaptativo, entonces ¿por qué persiste?

2. Los topos de Damaraland, Namibia, son parientes de los topos desnudos (figura 44.19). En sus clanes, también los individuos que no se reproducen y ayudan a las parejas en apareamiento. Aun así, los individuos que se reproducen generalmente no están emparentados, y son pocos los subordinados que escalan jerarquías al estatus reproductivo. Los investigadores sospechan que factores ecológicos, no genéticos, fue la fuerza selectiva más importante en su respuesta altruista. Explica por qué.

Ecología poblacional

IMPACTOS Y PROBLEMAS

El juego de números

Una mañana de Pascuas, en 1722, un explorador europeo arribó a una pequeña isla volcánica en el Pacífico Sur y descubrió viviendo en cuevas a cientos de personas hambrientas y asustadizas. Notó que el pasto estaba marchito, los arbustos estaban chamuscados y no había árboles. También le intrigaron los centenares de estatuas de piedra enormes que se encontraban cerca de la costa y otras 500 que se hallaban abandonadas e incompletas tierra adentro (figura 45.1). Algunas pesaban 100 toneladas y medían cerca de 10 metros (33 pies) de alto.

La Isla de Pascua, como se le llamó, no tiene una extensión mayor de 165 kilómetros cuadrados (64 millas cuadradas). Los arqueólogos revelaron que los viajeros de las Marquesas descubrieron esta región de la Polinesia hace más de 1,650 años. Este lugar era un paraíso. Su suelo volcánico mantenía los bosques y los pastizales. Los colonizadores usaban palmas largas para construir canoas y las fortalecían con cuerdas hechas de la fibra de los árboles hauhau. Usaban madera como combustible para cocinar pescado y delfines. Despejaron los bosques para cultivar el campo y tuvieron muchos hijos.

Para 1440 había cerca de 15,000 personas viviendo en la isla. Los campos de cultivo disminuyeron; las cosechas continuas y la erosión acabaron con los nutrientes del suelo. Los peces desaparecieron de las aguas cercanas a la isla, incluso los pescadores tenían que navegar cada vez más lejos hacia el mar abierto.

Quienes tenían el poder construyeron estatuas para honrar a los dioses y ordenaron a otros que esculpieran figuras de un tamaño sin precedentes y que movieran las nuevas estatuas hasta la costa. Para 1550 se desataron las guerras y nadie se atrevía a salir a pescar a altamar. No podían construir más canoas porque ya no había más árboles.

Cuando la autoridad central se desmoronó, los isleños se fueron a vivir a las cuevas y se atacaron unos a otros. Los vencedores se comieron a los perdedores y tumbaron las estatuas. Aunque los sobrevivientes hubieran querido, no había manera de salir de la isla. Esta civilización, alguna vez próspera, colapsó.

Cualquier población natural tiene la capacidad de incrementar su número, si hay las condiciones adecuadas. En América del Norte los venados de cola blanca se están comportando como los primeros pobladores de la Isla de Pascua. Con mucha comida y pocos depredadores, la cantidad de venados está aumentando. La sobrepoblación de venados daña los bosques y los cultivos e incrementa la incidencia de accidentes en las carreteras.

Con este capítulo empezamos un análisis de los principios que gobiernan el crecimiento y la sustentabilidad de todas las poblaciones. Los principios son la piedra angular de la ecología, el estudio sistemático de cómo los organismos interactúan uno con otro y con su ambiente. Esas interacciones comienzan dentro y entre poblaciones y se extienden a las comunidades, los ecosistemas y la biosfera.

¡Mira el video! Figura 45.1

Hileras de estatuas enormes en la Isla de Pascua. Los isleños las colocaron hace mucho tiempo, aparentemente como una plegaria para pedir ayuda después de que su gran población propició la desolación total en su paraíso tropical. Su plegaria no sirvió para revertir la pérdida de la biodiversidad de la isla y en el mar que la rodea. La población humana tampoco se recuperó.



Conceptos básicos



Las estadísticas vitales

Los ecólogos explican el crecimiento poblacional en términos del tamaño de la población, la densidad, la distribución y el número de individuos en diferentes categorías de edad. Los estudios de campo permiten a los ecólogos estimar el tamaño y la densidad de la población. [Secciones 45.1, 45.2](#)



Tasas exponenciales de crecimiento

El tamaño de una población y su base reproductiva influyen en su tasa de crecimiento. Cuando la población está aumentando a una tasa proporcional a su tamaño, está teniendo un crecimiento exponencial. [Sección 45.3](#)



Límites en el aumento de número

Con el tiempo, una población que crece exponencialmente por lo general sobrepasa la capacidad de carga, que es la cantidad máxima de individuos de una especie que los recursos ambientales pueden sostener. Algunas poblaciones se estabilizan después de una gran caída. Otras nunca se recuperan. [Sección 45.4](#)



Patrones de supervivencia y reproducción

La disponibilidad de recursos, las enfermedades y la depredación son los principales factores que pueden restringir el crecimiento poblacional. Estos factores limitantes difieren entre una y otra especie y moldean sus patrones de historias de vida. [Secciones 45.5, 45.6](#)



La población humana

Las poblaciones humanas sobrepasaron los límites de crecimiento por medio de la expansión global a nuevos hábitats, intervenciones culturales y tecnología innovadora. Aun así, ninguna población puede seguir expandiéndose indefinidamente. [Secciones 45.7-45.10](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- Los primeros capítulos definieron y exploraron la historia evolutiva y la naturaleza genética de las poblaciones, incluyendo la de los humanos (secciones 18.1 y 26.15). Ahora estudiarás los factores que limitan el crecimiento de la población, incluyendo los anticonceptivos (42.9).
- Te recordaremos los efectos de las enfermedades infecciosas (introducción al capítulo 21, 21.8), y la asombrosa capacidad reproductiva de los procariontes (21.5).
- En el contexto de las poblaciones emergentes se analiza el flujo génico (18.8) y la selección direccional (18.4). También veremos cómo un error de muestreo (1.8) afecta los estudios de población.

¿Por qué opción votarías? El aumento en el número de venados cola blanca amenaza a las plantas y a los animales del bosque que dependen de ellas. ¿Se debe apoyar como posible solución la caza de venado en regiones donde la sobrepoblación amenaza otras especies? Ve más detalles en CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

45.1 Demografía poblacional

■ El tamaño de una población, su densidad, distribución y estructura de edad son moldeados por factores ecológicos y con el tiempo pueden cambiar.

■ Conexión con Genética de poblaciones 8.1.

Los ecólogos por lo general usan el término “población” para referirse a todos los miembros de una especie dentro de un área determinada por el investigador. Los estudios de ecología poblacional inician con la **demografía**: estadísticas que describen el tamaño de la población, su estructura de edad, densidad, distribución y otros factores.

El **tamaño de la población** es la cantidad de individuos que hay en una población. La **estructura de edades** es el número de individuos en cada una de las categorías o gru-

pos de edad. Los individuos a menudo se agrupan en pre-reproductivos, reproductivos o posreproductivos. Aquéllos en la categoría prerreproductiva tienen la capacidad de producir descendientes cuando son maduros. Junto con los individuos del grupo reproductivo, forman la **base reproductiva** de la población.

La **densidad de población** es el número de individuos en una porción específica de un hábitat. Recuerda, un hábitat es el tipo de lugar donde vive una especie. Clasificamos un hábitat por sus características físicas y químicas, así como por su contenido de especies.

La densidad se refiere a la cantidad de individuos que hay en un área pero no a la forma en que están dispersos en ella. Incluso un hábitat que parece uniforme, como una playa arenosa, tiene diferente luz, humedad y muchas otras variables. Una población puede vivir sólo en una pequeña porción del hábitat y puede hacerlo todo el tiempo o sólo parte de él.

El patrón con que los individuos se dispersan en su hábitat es la **distribución poblacional**. Puede ser en grupos, casi uniforme o aleatoria (figura 45.2).

La distribución en grupo o grupal es la más común por varias razones. Primero, las condiciones y los recursos que muchas especies requieren tienden a ser desiguales. Los animales se agrupan en torno a una fuente de agua, las semillas nacen sólo en suelo húmedo, etc. Segundo, muchas semillas y algunas crías no pueden apartarse mucho de los padres. Tercero, algunos animales pasan su vida en grupos sociales que les ofrecen protección y otras ventajas.

Con una distribución casi uniforme, los individuos están incluso más espaciados que lo que esperaríamos con base en el azar. Esta distribución es relativamente rara, se presenta cuando la competencia por recursos o territorio es fuerte, como en una colonia de nidos de aves marinas.

Se observa una distribución aleatoria sólo cuando las condiciones del hábitat son casi uniformes, la disponibilidad de recursos es relativamente sostenida y cuando los individuos de una población o sus pares ni se atraen ni se rehuyen. Una araña lobo no caza lejos de su madriguera, la cual puede estar en cualquier parte del suelo del bosque (figura 45.2b).

La escala del área de estudio y el tiempo del mismo pueden influir en el patrón de distribución observado. Por ejemplo, las aves marinas a menudo se encuentran distribuidas uniformemente en el sitio de anidación, pero los nidos están agrupados en la línea costera. Además, estas aves se juntan durante la temporada de apareamiento, pero se dispersan cuando ésta termina.



Figura 45.2 Tres patrones de distribución de población: (a) en grupo, como en los bancos de arenques; (b) aleatorio, como cuando las arañas lobo cavan sus madrigueras en cualquier parte del suelo del bosque; y (c) más o menos uniforme, como en una colonia del pingüino imperial.

Para repasar en casa

¿Cómo se describe una población natural?

- Todas las poblaciones tienen una demografía característica: tamaño, densidad, patrón de distribución y estructura de edades.
- Las condiciones ambientales y las interacciones entre especies moldean estas características, que pueden cambiar con el tiempo.

45.2 Cabezas escurridizas que contar

■ Los ecólogos realizan estudios de campo para probar hipótesis y para monitorear el estatus de las poblaciones que están amenazadas o en peligro de extinción.

■ Conexión con Error de muestreo 1.8.

Muchos venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*) viven en bosques, campos y suburbios de América del Norte. ¿Cómo puedes saber cuántos venados viven en una región en particular?

Un conteo completo sería una medida cuidadosa de densidad de población absoluta. En Estados Unidos, los empadronadores hacen los conteos de población humana cada 10 años, aunque no toda la gente abre la puerta de su casa. En ocasiones los ecólogos hacen conteos de especies numerosas en áreas reducidas, como son las focas en su temporada de apareamiento y las estrellas marinas en una oleada.

Con frecuencia un conteo total no es práctico, así que sólo muestrean parte de la población y se hace un estimado de la densidad total. Por ejemplo, podrías dividir un mapa de tu condado en pequeñas zonas o cuadrantes. Los **cuadrantes** son áreas de muestreo del mismo tamaño y forma, ya sean rectangulares, cuadradas o hexagonales. Puedes contar los venados en diferentes áreas y, a partir de ahí, extrapolar el promedio para todo el condado como un todo. Los ecólogos a menudo hacen tales estimados para plantas y otras especies (figura 45.3). Tales estimados corren el riesgo de un error de muestreo (sección 1.8) si el número de áreas muestreadas no es grande.

Los ecólogos utilizan **métodos de captura y recaptura** para estimar los tamaños de población de venados y otros animales que no permanecen quietos. Primero, capturan

con trampas algunos individuos y los marcan. A los venados les ponen collares, a las ardillas tatuajes, a los salmones etiquetas, a las aves anillos en las patas, a las mariposas marcadores de alas, etc. (figura 45.4). Los animales marcados son liberados en el tiempo 1. En el tiempo 2, se vuelven a colocar las trampas. La proporción de animales marcados en la segunda muestra se considera representativa de la proporción marcada en toda una población:

$$\frac{\text{Individuos marcados en el muestreo en el tiempo 2}}{\text{captura total en el tiempo 2}} = \frac{\text{individuos marcados en el muestreo en el tiempo 1}}{\text{tamaño de la población total}}$$

Idealmente, tanto los individuos marcados como los no marcados son capturados al azar, ningún animal marcado es ignorado, y el marcaje no afecta si el animal muere o huye durante el intervalo de estudio.

En el mundo real, los individuos recapturados pueden no ser una muestra aleatoria; pueden sobrerepresentar o subrepresentar a su población. En lugar de enviarles a los ecólogos a vuelta de correo las etiquetas de los peces marcados, los pescadores pueden guardarlas como recuerdo o las aves pueden perder los anillos.

Los estimados del tamaño de una población también pueden variar dependiendo de la época del año en que se realizan. La distribución de una población puede cambiar según la temporada. Muchos tipos de animales se mueven entre diferentes áreas de su rango en respuesta a los cambios por temporada en cuanto a la abundancia de recursos.

Como con otros datos de población, la certeza de los estimados puede aumentar con los muestreos repetidos. Entre más datos se acumulen, el riesgo de error de muestreo será menor.



Figura 45.3 Arbustos de creosota fáciles de contar cerca de la base oriental de la Sierra Nevada. Son ejemplo de un patrón de distribución relativamente uniforme. Las plantas individuales compiten por el agua que escasea en este desierto de veranos extremadamente cálidos y secos, e inviernos leves.

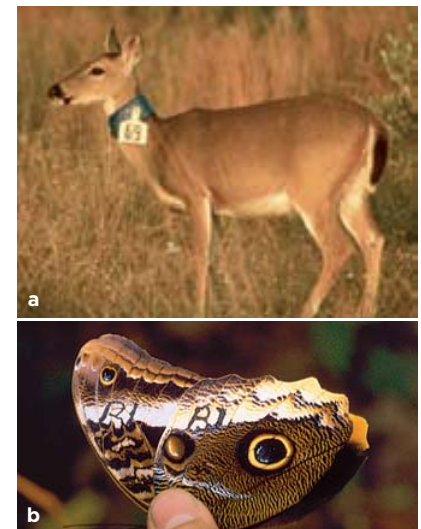


Figura 45.4 Dos individuos marcados para estudios de población. (a) Venado cola blanca de Florida y (b) Mariposa búho de Costa Rica (*Caligo*).

■ Las poblaciones son unidades dinámicas. Constantemente suman y restan individuos. Todas las poblaciones tienen la capacidad de aumentar en cantidad.

■ Conexión con Reproducción bacteriana 21.5.

Sumas y restas en el tamaño poblacional

Las poblaciones continuamente cambian de tamaño. Aumentan debido a los nacimientos y a la **inmigración**, que es la llegada de nuevos residentes de otras poblaciones. Disminuye el tamaño debido a las muertes y la **emigración**, que es la salida de los individuos que establecen su residencia permanente en otros lugares. Por ejemplo, la población de tortugas de agua dulce cambia de tamaño en la primavera, cuando las tortugas jóvenes emigran de su hogar. Las jóvenes emigrantes se convierten en inmigrantes en algún otro lugar apartado de su hogar.

¿Qué pasa con los individuos de las especies que migran diariamente o por temporadas? Una **migración** es un viaje recurrente de ida y vuelta entre regiones, por lo general en respuesta a cambios o gradientes esperados en los recursos ambientales. Algunos o todos los miembros de una población abandonan un área, pasan tiempo en otra región y luego regresan. Para nuestros propósitos, podemos ignorar estas adiciones y pérdidas, porque podemos asumir que se equilibran con el tiempo.

Desde cero a un crecimiento exponencial

El **crecimiento cero de la población** es un intervalo durante el cual el número de nacimientos es igual al número de muertes. El tamaño de la población se mantiene estable, sin aumento o disminución neta en el número de individuos.

Podemos medir los nacimientos y las muertes en términos de tasas por individuo, o per cápita. *Cápita* significa cabeza, como en el conteo de cabezas. Si a la tasa de natalidad (b) de una población le restas su tasa de mortalidad per cápita (d) tendrás la **tasa de crecimiento per cápita** o r :

$$\begin{array}{rcccl} r & & b & & d \\ \text{(tasa de} & & \text{(tasa de} & & \text{(tasa de} \\ \text{crecimiento} & = & \text{natalidad} & - & \text{mortalidad} \\ \text{per cápita)} & & \text{per cápita)} & & \text{per cápita)} \end{array}$$

Siempre y cuando r siga constante y mayor que cero el **crecimiento exponencial** continuará: el tamaño poblacional aumentará en la misma proporción en cada intervalo de tiempo sucesivo.

Imagina una población de 2,000 ratones que vive en el campo. Si nacen 1,000 ratones al mes, la tasa de natalidad es de 0.5 ratones por mes (1,000 nacimientos/2,000 ratones). Si 200 ratones mueren cada mes, la tasa de mortalidad es de $200/2,000 = 0.1$ ratones por mes. Dadas estas tasas de natalidad y de mortalidad, r es $0.5 - 0.1 = 0.4$ ratones por mes. En otras palabras, la población de ratones crece 4%



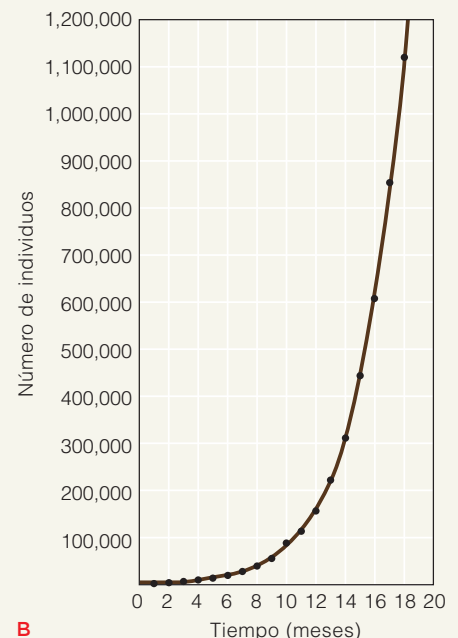
Figura 45.5 Animada

(a) Aumento mensual neto en una población hipotética de ratones cuando la tasa per cápita de crecimiento (r) es 0.4 por ratón por mes y la población inicial es de 2,000.

(b) Grafica estos datos numéricos y tendrás una curva de crecimiento en forma de J.

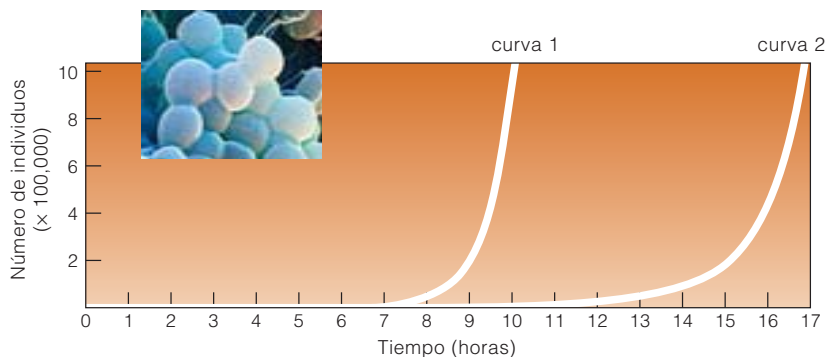
	Tamaño inicial de la población	Aumento mensual neto	Nuevo tamaño de población
$G = r \times$	2,000	= 800	2,800
$r \times$	2,800	= 1,120	3,920
$r \times$	3,920	= 1,568	5,488
$r \times$	5,488	= 2,195	7,683
$r \times$	7,683	= 3,073	10,756
$r \times$	10,756	= 4,302	15,058
$r \times$	15,058	= 6,023	21,081
$r \times$	21,081	= 8,432	29,513
$r \times$	29,513	= 11,805	41,318
$r \times$	41,318	= 16,527	57,845
$r \times$	57,845	= 23,138	80,983
$r \times$	80,983	= 32,393	113,376
$r \times$	113,376	= 45,350	158,726
$r \times$	158,726	= 63,490	222,216
$r \times$	222,216	= 88,887	311,103
$r \times$	311,103	= 124,441	435,544
$r \times$	435,544	= 174,218	609,762
$r \times$	609,762	= 243,905	853,667
$r \times$	853,667	= 341,467	1,195,134

A



B

Figura 45.6 Efectos de las muertes sobre la tasa de aumento de dos poblaciones hipotéticas de bacterias. Grafica el crecimiento de población de células bacterianas que se reproducen cada media hora y obtendrás la curva 1. Luego, grafica el crecimiento de población de las células bacterianas que se dividen cada media hora, con 25% de muertes entre divisiones, y obtendrás la curva 2. Las muertes disminuyen la tasa de aumento, pero si la tasa de nacimiento excede la tasa de muertes, y es constante, el crecimiento exponencial continuará.



mensualmente. Podemos calcular el crecimiento poblacional (G) para cada intervalo basado en la tasa de crecimiento per cápita (r) y el número de individuos (N):

$$\begin{array}{c} G \\ \text{(crecimiento} \\ \text{poblacional por} \\ \text{unidad de tiempo)} \end{array} = \begin{array}{c} r \\ \text{(tasa de} \\ \text{crecimiento} \\ \text{per cápita)} \end{array} \times \begin{array}{c} N \\ \text{(número de} \\ \text{individuos)} \end{array}$$

Después de un mes 2,800 ratones corretean por el campo (figura 45.5a). Un aumento neto de 800 ratones fértiles ha hecho crecer la base reproductiva. Todos se reproducen, así que el tamaño de la población aumenta, para un incremento neto de $0.4 \times 2,800 = 1,120$. El tamaño de la población es ahora de 3,920. Con esta tasa de crecimiento, el número de ratones aumentará de 2,000 a más un millón en dos años. Grafica los aumentos contra el tiempo y obtendrás una curva en forma de J que es característica del crecimiento exponencial (figura 45.5b).

Con crecimiento exponencial, una población aumenta cada vez más rápido, aunque la tasa de crecimiento per cápita permanezca igual. Es como los intereses de una cuenta bancaria. El interés anual permanece fijo, sin embargo todos los años la cantidad de intereses pagados aumenta. ¿Por qué? El interés anual pagado a la cuenta aumenta el saldo total de la misma, y en la siguiente ocasión será calculado basándose en el saldo mayor.

En poblaciones que crecen exponencialmente, r viene a ser como la tasa de interés. Aunque r permanece constante, el crecimiento de la población se acelera a medida que aumenta el tamaño de la población. Cuando 6,000 individuos se reproducen, el crecimiento poblacional es tres veces más alto que lo que era cuando sólo había 2,000 individuos.

Otro ejemplo, imagina una simple bacteria en un frasco de cultivo. Después de 30 minutos, la célula se divide en dos. Esas dos células se dividen y así sucesivamente cada 30 minutos. Si no muere ninguna célula, entonces el tamaño se duplicará en cada intervalo, de 1 a 2, luego a 4, 8, 16, 32, etc. El tiempo que le toma a una población duplicar su tamaño es el **tiempo de duplicación**.

Piensa en cómo trabaja el tiempo en nuestro frasco de bacterias. Después de $9\frac{1}{2}$ horas o 19 duplicaciones, hay más de 500,000 células bacterianas. Después de 10 horas, o 20 duplicaciones, hay más de un millón. La curva 1 de

la figura 45.6 es una gráfica de este cambio a lo largo del tiempo.

El tamaño de r afecta la velocidad del crecimiento exponencial. Supón que cada 30 minutos muere 25% de las bacterias de nuestro frasco hipotético. En estas condiciones, le tomaría a la población 17 horas, en lugar de 10, llegar a un millón (curva 2 en la figura 45.6). La elevada tasa de mortalidad hace que r disminuya, así que el crecimiento exponencial ocurre con más lentitud. Sin embargo, siempre que r sea constante y mayor que cero, la gráfica seguirá siendo una curva en forma de J.

¿Qué es el potencial biótico?

Ahora piensa en una población que vive en un hábitat ideal, libre de amenazas como depredadores y patógenos. Todos los individuos tienen abrigo, alimento y otros recursos vitales en abundancia. En tales circunstancias, una población alcanzaría su **potencial biótico**, que es la tasa de aumento máxima posible per cápita para su especie.

Todas las especies tienen un potencial biótico característico. Para muchas bacterias, éste es de 100% cada media hora aproximadamente. Para los humanos es de 2-5% al año.

El crecimiento real depende de muchos factores. La distribución poblacional por edades, la frecuencia con que se reproducen sus individuos y la cantidad de descendientes que puede producir cada uno, son algunos ejemplos. La población humana no ha alcanzado su potencial biótico, pero crece exponencialmente. Retomaremos el tema de la población humana más adelante en este mismo capítulo.

Para repasar en casa

¿Qué determina el tamaño de una población y su tasa de crecimiento?

- El tamaño de una población se ve influenciado por sus tasas de nacimiento, mortalidad, inmigración y emigración.
- Resta la tasa de mortalidad per cápita de la tasa de natalidad per cápita para obtener r , es decir, la tasa de crecimiento per cápita de una población. Siempre que r sea constante y mayor que cero, una población crecerá exponencialmente. Con un crecimiento exponencial, el número de individuos aumenta cada vez más rápido.
- El potencial biótico de una especie es la tasa de crecimiento poblacional máxima posible en condiciones óptimas.

45.4 Límites del crecimiento poblacional

- Las poblaciones naturales rara vez continúan creciendo sin control.
- La competencia y la sobrepoblación pueden detener el crecimiento.

Límites ambientales del crecimiento

La mayor parte del tiempo, una población no puede alcanzar su potencial biótico debido a los límites ambientales. Esa es la razón por la que las estrellas de mar, cuyas hembras podrían producir 2,500,000 huevos anualmente, no llenan los océanos.

Cualquier recurso que pueda agotarse es un **factor limitante** del crecimiento poblacional, por ejemplo el ali-

mento, los iones minerales, los refugios contra los depredadores, los nidos seguros (figura 45.7). Pero muchos factores pueden limitar potencialmente el crecimiento poblacional. El factor específico que puede ser el primero en escasear y así limitar el crecimiento varía de un ambiente a otro.

Para tener una idea de los límites del crecimiento, piensa otra vez en una célula bacteriana dentro de un frasco de cultivo, donde puedas controlar las variables. Primero, enriquece el medio de cultivo con glucosa y otros nutrientes que las bacterias requieren para su crecimiento. Después, deja que las células se reproduzcan.

Inicialmente, el crecimiento puede ser exponencial, luego disminuye y el tamaño de la población permanece relativamente estable. Después de un breve periodo de estabilidad, el tamaño de la población cae hasta que todas las bacterias mueren. ¿Qué pasó? La población mayor necesitaba más nutrientes. Con el tiempo, los niveles de alimento disminuyeron y las células ya no pudieron dividirse. Incluso después de que se detuvo la división celular, las células existentes siguieron consumiendo nutrientes. Cuando éstos se acabaron, las últimas células murieron.

Supón que hubieras seguido añadiendo nutrientes al frasco. El crecimiento poblacional seguiría siendo lento y luego se habría detenido. Como antes, las bacterias terminarían por morir. ¿Por qué? Como otros organismos, las bacterias generan desechos metabólicos. Con el tiempo, este desecho se hubiera acumulado y habría envenenado el hábitat lo que hubiera evitado el crecimiento. Ninguna población puede crecer exponencialmente para siempre. Quita un factor limitante y otro se vuelve limitante.

Capacidad de carga y crecimiento logístico

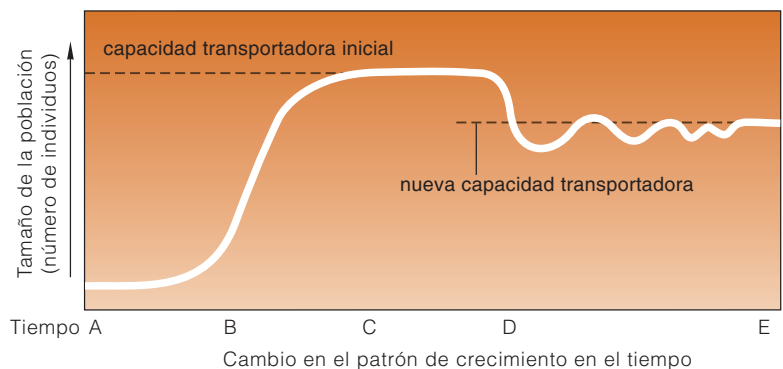
La **capacidad de carga** es el número máximo de individuos de una población que un ambiente puede mantener indefinidamente. Significa que el suministro sostenible de recursos determina el tamaño de la población. Podemos usar el patrón de **crecimiento logístico** que se muestra en la figura 45.8 para reforzar este punto. Con este patrón, una pequeña población comienza a crecer lentamente, luego más rápido y después su tamaño se nivela hasta alcanzar la capacidad de carga.

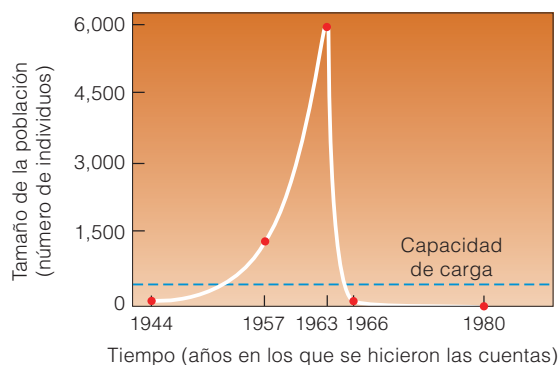


Figura 45.7 Un ejemplo de factor limitante. (a) Los patos de la Florida construyen nidos sólo dentro de cavidades de dimensiones específicas. Con la deforestación de los viejos bosques, el acceso a cavidades naturales del tamaño y posición correctos es ahora un factor limitante en el tamaño de la población de estas aves. (b) Cajas para nidos artificiales están siendo colocadas para ayudar a preservar la salud de las poblaciones de patos de la Florida.

Figura 45.8 Animada Curva ideal en forma de S característica del crecimiento logístico. Después de una fase de crecimiento rápido (tiempo B a C), el crecimiento disminuye y la curva se aplan a medida que se alcanza la capacidad de carga (tiempo C a D).

En el mundo real, el tamaño de la población disminuye cuando un cambio en el ambiente reduce la capacidad de carga (tiempo D a E). Eso le sucedió a la población humana de Irlanda a mediados de la década de 1800. En la última epidemia, una enfermedad causada por una levadura del agua, destruyó el cultivo de papas que era el principal ingrediente de la dieta de los irlandeses (sección 22.8).





La gráfica de crecimiento logístico produce una curva en forma de S o sigmoidea como se muestra en la figura 45.8 (A a C). En la siguiente ecuación:

$$\text{Crecimiento poblacional por unidad de tiempo} = \text{tasa de crecimiento poblacional máxima per cápita} \times \text{número de individuos} \times \text{proporción de recursos no utilizados}$$

Una curva en forma de S es simplemente una aproximación de lo que sucede en la naturaleza. A menudo, una población que está creciendo rápidamente sobrepasa su capacidad de carga. La figura 45.9 muestra lo que le sucedió a una pequeña población de renos. A medida que la población crecía, más y más individuos competían por recursos tales como alimento y refugio, de modo que cada reno obtenía una pequeña parte de los mismos. Más individuos murieron de hambre y nacieron pocas crías. Las muertes empezaron a sobrepasar los nacimientos. Finalmente, la tasa de mortalidad se disparó y la tasa de natalidad se desplomó.

Dos categorías de factores limitantes

Los **factores dependientes de la densidad** reducen el éxito reproductivo y aparecen o empeoran con la sobrepoblación. La competencia por recursos limitados produce efectos dependientes de la densidad, igual como sucede con las enfermedades. Patógenos y parásitos pueden diseminarse más fácilmente cuando hay mayor población. Como un ejemplo, las poblaciones humanas de las ciudades mantienen grandes cantidades de ratas que pueden transmitir peste bubónica, tifo y otras enfermedades infecciosas mortales.

Los factores dependientes de la densidad controlan el tamaño de la población a través de la retroalimentación negativa. La alta densidad hace que estos factores intervengan, y entonces sus efectos actúan para disminuir la densidad. Un patrón de crecimiento logístico resulta del efecto de retroalimentación.

Los **factores independientes de la densidad** también reducen el éxito reproductivo, pero la probabilidad de que aparezcan y la magnitud de sus efectos no se ven afectados por la sobrepoblación. Incendios, tormentas de nieve, terremotos y otros desastres naturales afectan a poblaciones con muchos o pocos individuos. Por ejemplo, en diciembre de

Figura 45.9 Gráfica de los cambios en una población de renos que excedió la capacidad de carga del hábitat (línea azul punteada) y que no se recuperó.

En 1944, durante la Segunda Guerra Mundial, una tripulación del Servicio de guardacostas de los Estados Unidos, estableció una estación en St. Matthew, una isla situada 320 kilómetros (200 millas) al oeste de Alaska, en el Mar de Bering. Llevaron 29 renos como reserva de alimento. Los renos comen líquenes. En la isla, que no mide más de 51 kilómetros de largo y 6.4 kilómetros de ancho (32 millas por 4 millas) había muchos líquenes. La guerra se terminó antes de que hubiera que matar algún reno. Los guardacostas se fueron de la isla dejando aves marinas, zorros árticos, ratas y una manada de renos saludables sin ningún depredador lo suficientemente grande para que los cazara.

En 1957, el biólogo David Klein visitó St. Matthew. En una excursión de un lado a otro de la isla, contó 1,350 renos bien alimentados y vio arbustos de líquenes maltratados y despedazados. En 1963, Klein y otros tres biólogos regresaron a la isla. Contaron 6,000 renos. Notaron la profusión de rastros y heces de renos y muchos líquenes muertos y maltratados.

Klein regresó a St. Matthew en 1966. Osamentas de renos tapizaban la isla. Aún había 42 renos vivos. Sólo uno era macho; pero tenía astas anormales que impedían su reproducción. No había cervatillos. Klein imaginó que esos miles de renos habían muerto de hambre durante el crudo invierno de 1963-1964. Para la década de 1980, no había ningún reno en la isla.

2004, un poderoso tsunami (una ola gigante causada por un terremoto) azotó Indonesia. Mató a unas 250,000 personas. El nivel de población no aumentó las probabilidades de que se presentara el tsunami o de que golpeará alguna isla en particular. La ecuación de crecimiento logístico no puede ser utilizada para predecir los efectos de los factores independientes de la densidad.

Para repasar en casa

¿Cómo afectan los factores limitantes el crecimiento poblacional?

- La capacidad de carga es el número máximo de individuos de una población que pueden ser mantenidos indefinidamente por los recursos de un ambiente dado.
- Con un crecimiento logístico, el crecimiento poblacional es más rápido cuando la densidad es menor; disminuye cuando la población se acerca a la capacidad de carga y luego se nivela.
- Los factores dependientes de la densidad, como las enfermedades, producen un patrón de crecimiento logístico. Los factores independientes de la densidad, como los desastres naturales, también afectan el tamaño de la población.

45.5 Patrones de vida

■ El tiempo de vida, la edad de madurez y el número de descendientes producidos varían ampliamente entre un organismo y otro. La selección natural influye en estas características de la vida.

Hasta ahora has visto poblaciones cuyos miembros son idénticos respecto a la edad. Sin embargo, en la mayoría de las especies, los individuos que forman un grupo se encuentran en diferentes etapas de desarrollo. A menudo esas etapas requieren distintos recursos como cuando las orugas, que

comen hojas, más adelante se convierten en mariposas que beben néctar. Además, los individuos pueden ser más o menos vulnerables al peligro en diferentes etapas.

Para ser breves, todas las especies cuentan con un **patrón de vida**. Cada especie tiene una serie de adaptaciones que afectan en el momento en que un individuo comienza a reproducirse, cuántos descendientes tiene a la vez, la frecuencia con la que se reproduce y otras características. En esta sección y en la siguiente, estudiaremos variables que son la base de estos patrones específicos de la edad.

Tablas de vida

Todas las especies tienen un periodo de vida característico, pero sólo algunos individuos sobreviven el máximo de edad posible. La muerte es más probable a diferentes edades. Los individuos tienden a reproducirse durante una edad esperada y morir durante otro intervalo.

Los patrones específicos de la edad en las poblaciones son útiles para las compañías de seguros de vida y de salud al igual que para los ecólogos. Tales investigadores se enfocan en una **cohorte**, grupo de individuos que nacieron durante el mismo intervalo, desde el momento del nacimiento hasta que el último muere.

A menudo los ecólogos dividen una población natural en clases de edad y registran las tasas de nacimiento y de mortalidad a edades específicas. Los datos resultantes se resumen en un tabla de vida (tabla 45.1). Este tipo de tablas informan resoluciones acerca de cómo los cambios, como la cosecha de una especie o la modificación de su ambiente, afectan los números de la especie. Los calendarios de nacimiento y muerte para el búho manchado del Norte son un caso ejemplar. Fueron mencionados en los mandatos de la corte federal que detuvieron la tala de árboles mecanizada en los bosques viejos del Pacífico del Noroeste, el hábitat del búho.

Las tablas de vida humana, por lo general, no se basan en una cohorte real. En su lugar, la información acerca de los condiciones reales se utiliza para predecir los nacimientos y las muertes de un grupo hipotético. La tabla 45.2 es una de esas tablas para humanos basada en las condiciones de Estados Unidos durante 2003.

Curvas de supervivencia

Una **curva de supervivencia** es una gráfica que surge cuando se grafica la supervivencia de una cohorte de una edad específica en su hábitat. Cada especie tiene una curva de supervivencia característica. En la naturaleza son comunes tres tipos de curva.

Una curva tipo I indica que la supervivencia es alta hasta muy avanzada la vida. Las poblaciones de grandes animales que en cada ocasión tienen uno o a lo mucho pocos descendientes y que brindan a sus crías extenso cuidado paternal muestran este patrón (figura 45.10b). Por ejemplo, un elefante hembra tiene una cría cada vez y la cuida por varios años. Las curvas tipo I son típicas de las poblaciones humanas cuando los individuos tienen acceso a una buena atención a la salud.

Tabla 45.1 Tabla de vida para una cohorte de planta anual

Intervalo de edad (días)	Supervivencia (número de sobrevivientes al inicio del intervalo)	Número de muertes durante el intervalo	Tasa de mortalidad (número de muertes/ número de sobrevivientes)	Tasa de nacimientos durante el intervalo (número de semillas de cada planta)
0-63	996	328	0.329	0
63-124	668	373	0.558	0
124-184	295	105	0.356	0
184-215	190	14	0.074	0
215-264	176	4	0.023	0
264-278	172	5	0.029	0
278-292	167	8	0.048	0
292-306	159	5	0.031	0.33
306-320	154	7	0.045	3.13
320-334	147	42	0.286	5.42
334-348	105	83	0.790	9.26
348-362	22	22	1.000	4.31
362-	0	0	0	0
		996		

* *Phlox drummondii*; datos de W.J. Leverich y D. A. Levin 1979.

Tabla 45.2 Tabla de vida para humanos en Estados Unidos

Intervalo de edad	Número al inicio del intervalo	Número de muertes al inicio del intervalo	Esperanza de vida (años restantes al inicio del intervalo)	Nacimientos vivos reportados
0-1	100,000	687	77.5	
1-5	99,313	124	77.0	
5-10	99,189	73	73.1	
10-15	99,116	95	68.2	6,781
15-20	99,022	328	63.2	415,262
20-25	98,693	474	58.4	1,034,454
25-30	98,219	467	53.7	1,104,485
30-35	97,752	542	48.9	965,633
35-44	97,210	767	45.2	475,606
44-45	96,444	1,157	39.5	103,679
45-50	95,287	1,702	35.0	5,748
50-55	93,585	2,441	30.6	374
55-60	91,185	3,425	26.3	
60-65	87,760	5,092	22.2	
65-70	82,668	7,133	18.4	
70-75	75,535	9,825	14.9	
75-80	65,710	12,969	11.8	
80-85	52,741	15,753	9.0	
85-90	36,988	15,648	6.8	
90-95	21,344	12,363	5.0	
95-100	8,977	6,614	3.6	
100+	2,363	2,363	2.6	

Una curva tipo II indica que las tasas de mortalidad no varían mucho con la edad (figura 45.10b). En el caso de las lagartijas, pequeños mamíferos y grandes aves, los individuos viejos tienen tantas probabilidades de morir de una enfermedad como los jóvenes.

Una curva tipo III indica que la tasa de mortalidad en una población alcanza su máximo a edad temprana. Es típica de especies que producen muchas crías pequeñas y cuidan poco de ellas. La figura 45.10c muestra cómo la curva cae en el caso de los erizos marinos, que depositan grandes cantidades de huevos. Las larvas de erizo marino son blandas y pequeñas, así que los peces, los caracoles y las babosas marinas devoran a la mayoría de ellos antes de que se desarrollen sus partes duras. Una curva tipo III es común entre invertebrados marinos, insectos, peces, hongos y plantas anuales como el polemonio (tabla 45.1).

Estrategias reproductivas

Algunos organismos como el bambú y el salmón del Pacífico se reproducen sólo una vez y luego mueren. Otros como los olmos, los ratones y los humanos se reproducen repetidamente. Se favorece la estrategia de intento único o de un solo tiro cuando un individuo tiene pocas probabilidades de tener una segunda oportunidad de reproducirse. Para el salmón del Pacífico, la reproducción requiere de un viaje que pone en riesgo su vida desde el mar hasta el río. Para el bambú, las condiciones ambientales que favorecen su reproducción sólo se presentan esporádicamente.

La densidad de población también puede influir en la estrategia reproductiva óptima. Con una densidad baja, habrá poca competencia por los recursos, así que los individuos que convierten estos recursos en descendencia, rápidamente están en ventaja. Tales individuos se reproducen mientras todavía son jóvenes, producen muchos descendientes pequeños e invierten muy poco tiempo en cuidado paterno. La selección que favorece las características que maximizan el número de descendientes se llama **selección r** . Cuando la densidad de población se acerca a la capacidad de carga, ganar la competencia por recursos se convierte en algo importante. Los individuos grandes que se reproducen tarde en su vida y producen pocos descendientes de alta calidad tienen la ventaja en este escenario. La selección de características que mejoran la calidad de los descendientes es la **selección K** . Algunos organismos tienen características asociadas principalmente con la selección r o con la selección K , pero muchos tienen una mezcla de estas características.

Para repasar en casa

¿Cómo estudian y describen los patrones de vida los investigadores?

- El seguimiento de una cohorte (un grupo de individuos) desde su nacimiento hasta que muere el último individuo revela patrones de reproducción, muerte y migraciones.
- Las curvas de supervivencia muestran diferencias en la supervivencia por grupos de edad entre especies o entre poblaciones de la misma especie.
- Distintos ambientes y densidades de población pueden favorecer diferentes estrategias reproductivas.



Figura 45.10 Tres curvas y ejemplos de supervivencia generalizada.

- La depredación puede servir como una presión natural que moldea los patrones de vida.
- Conexiones con Selección direccional 18.4, Flujo génico 18.8.

Depredación de los guppies en Trinidad Hace algunos años, dos biólogos evolutivos empapados en sudor y sosteniendo sus redes avanzaban en medio de un arroyo. John Endler y David Reznick estaban en las montañas de Trinidad, una isla ubicada al sur del mar Caribe. Querían capturar guppies (*Poecilia reticulata*), que son pequeños peces que viven en aguas poco profundas en arroyos de agua dulce (figura 45.11). Los biólogos estaban comenzando lo que sería un estudio a largo plazo de las características de los guppies, incluyendo sus patrones de vida.

Los guppies machos generalmente son más pequeños y más coloridos que las hembras de la misma edad. Los colores del macho sirven como señales visuales durante los rituales de apareamiento. Las hembras llaman menos la atención de los depredadores y, a diferencia de los machos, siguen creciendo después de alcanzar la madurez sexual.

Reznick y Endler estaban interesados en saber cómo influyen los depredadores en la historia de vida de los guppies. Para sus sitios de estudio, escogieron ríos con muchas caídas de agua pequeñas. Estas caídas son barreras que evitan que los guppies de una sección del río se vayan fácilmente a otra sección. Como resultado, cada río contiene varias poblaciones de guppies y muy poco flujo génico ocurre entre esas poblaciones (sección 18.8).

Las caídas de agua también evitan que los depredadores de guppies se vayan a diferentes partes del río. En este hábitat, los depredadores de guppies son los ciprinodontiformes

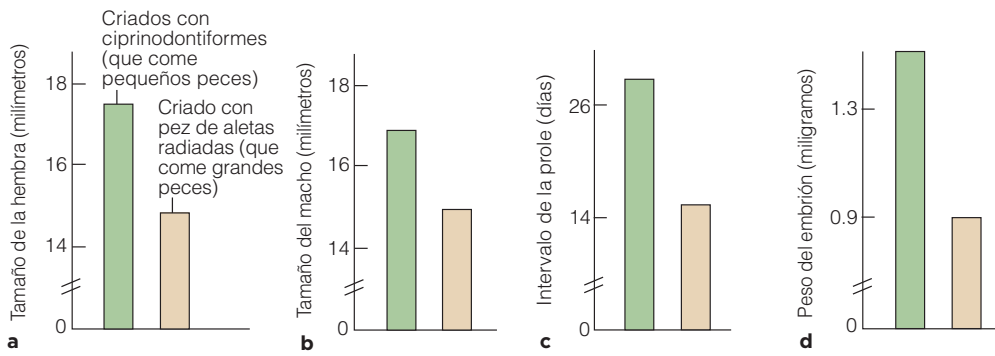
a Derecha, gupie que compartía el arroyo con ciprinodontiformes (abajo)



b Derecha, gupie que compartía el arroyo con peces de aletas radiadas (abajo)



Figura 45.11 (a,b) Guppies y dos devoradores de guppies, un ciprinodontiforme y un pez de aletas radiadas. (c) El biólogo David Reznick contemplando las interacciones entre los guppies y sus depredadores a un arroyo de agua dulce en Trinidad.



y los peces de aletas radiadas. Estos dos tipos de peces depredadores difieren en tamaño y en presa preferida. Los ciprinodontiformes son relativamente pequeños, prefieren los guppies inmaduros e ignoran a los guppies adultos. Los peces de aletas radiadas son peces grandes. Tienden a atacar a guppies maduros e ignoran a los más pequeños. Algunas partes del río contienen un tipo de depredador pero no al otro, así que diferentes poblaciones de guppies enfrentan diferentes presiones de depredación.

Como descubrieron Reznick y Endler, los guppies que viven en los ríos con peces de aletas radiadas crecen más rápido y son más pequeños en la madurez que aquellos que viven en arroyos con ciprinodontiformes (figura 45.12). Además, los guppies que son cazados por los peces de aletas radiadas se reproducen antes, tienen más descendientes al mismo tiempo y se aparean con mayor frecuencia.

¿Las diferencias en la historia de vida eran características genéticas o fueron causadas por las variaciones ambientales? Para averiguarlo, los científicos recolectaron guppies tanto de los arroyos dominados por peces de aletas radiadas como de arroyos dominados por ciprinodontiformes. Mantuvieron a los dos grupos en acuarios separados bajo las mismas condiciones, sin la presencia de los depredadores. Dos generaciones después, las características de la historia de vida de estos grupos seguían siendo diferentes, como en las poblaciones naturales. Apparently, las diferencias en las características de la historia de vida en la vida silvestre sí tienen una base genética.

Reznick y Endler afirmaron que los depredadores sirven como agentes selectivos que influyen en las características de vida de los guppies. Los científicos hicieron una predicción: si las características de la historia de vida son respuestas a la depredación, entonces estas características cambiarán cuando la población esté expuesta a un nuevo depredador.

Para probar su predicción, Reznick y Endler localizaron, arriba de las caídas de agua, una región del río que contenía ciprinodontiformes, pero no guppies ni peces de aletas radiadas y llevaron algunos guppies de la región ubicada abajo de la catarata, donde había peces de aletas radiadas, pero no ciprinodontiformes. En el lugar del experimento, los guppies que habían convivido sólo con peces de aletas radiadas estaban ahora expuestos a ciprinodontiformes. El sitio de control era la región río abajo, ubicada abajo de la caída de agua, donde los parientes de los guppies trasplantados todavía coexistían con los peces de aletas radiadas.

Reznick y Endler monitorearon el río durante 11 años y 36 generaciones de guppies. Monitorearon las características de los guppies que vivían arriba y abajo de la catarata. Sus datos mostraron que los guppies que vivían río arriba del sitio del

experimento estaban evolucionando. La exposición a un nuevo depredador había causado grandes cambios en su tasa de crecimiento, en la edad de la primera reproducción y en otras características de su historia de vida. En cambio, los guppies del sitio de control no mostraron tales cambios. Como Reznick y Endler concluyeron, las características de historia de vida de los guppies pueden evolucionar rápidamente en respuesta a la presión selectiva ejercida por la depredación.

La pesca exagerada y el bacalao del Atlántico La evolución de las características de la historia de vida en respuesta a la presión de la depredación no sólo es interesante, también tiene importancia comercial. Al igual que los guppies evolucionaron en respuesta a los depredadores, el bacalao del Atlántico Norte (*Gadus morhua*) evolucionó en respuesta a la presión de la pesca. El bacalao del Atlántico Norte puede ser grande (véase abajo). De mediados de la década de 1980 al inicio de 1990 la pesca del bacalao aumentó. Los pescadores se quedaban con los peces grandes y tiraban los pequeños. Este comportamiento humano les daba ventaja a los bacalaos que se volvían sexualmente maduros cuando aún eran pequeños, y esto hizo que el bacalao se hiciera muy común. A medida que el número de bacalaos disminuyó, cada vez fueron retenidos más peces pequeños.

Mirando hacia atrás, una caída rápida en la edad de la primera reproducción era una señal de que la población de bacalaos se encontraba bajo gran presión. En 1992, Canadá prohibió la pesca de bacalao en algunas áreas. Esa prohibición y algunas otras prohibiciones posteriores llegaron muy tarde para impedir la disminución de la población de bacalao del Atlántico Norte. La población aún no se recupera de esta caída.

Si los biólogos hubieran identificado los cambios en la historia de vida como una señal de alarma, habrían podido salvar a esta especie y proteger el modo de vida de miles de trabajadores. El monitoreo de los datos de la historia de vida en el caso de otros peces económicamente importantes puede ayudar a prevenir la sobrepesca de otras especies en el futuro.



45.7 Crecimiento de la población humana

- El tamaño de la población humana se encuentra a su máximo nivel de la historia y se espera que siga aumentando.
- Conexiones con Enfermedades infecciosas 21.8, Dispersión humana 26.15.

La población humana actual

En 2008, la tasa de aumento promedio estimada para la población humana era de 1.16% anual. Mientras las tasas de natalidad sigan excediendo las tasas de mortalidad, las adiciones anuales producirán en el futuro inmediato un gran aumento absoluto cada año.

Aunque muchas personas disfrutan de recursos abundantes, casi una quinta parte de la población humana vive en pobreza extrema y más de 800 millones de personas están desnutridas (figura 45.13). Más de mil millones de personas carecen de acceso al agua potable y más de 2 mil millones enfrentan escasez de leña, de la que dependen para calentar sus casas y cocinar sus alimentos. El aumento de las poblaciones sólo aumenta la presión sobre los recursos limitados.

Bases extraordinarias para el crecimiento

¿Cómo nos metimos en este predicamento? Durante gran parte de la historia, la población humana creció muy lentamente. La tasa de crecimiento comenzó a aumentar hace unos 10,000 años y durante los últimos dos siglos, las tasas

de crecimiento se dispararon (figura 45.14). Tres tendencias produjeron este gran aumento. Primero, los humanos fueron capaces de migrar a nuevos hábitats y extenderse a nuevas zonas climáticas. Segundo, los humanos desarrollaron nuevas tecnologías que aumentaron la capacidad de carga de los hábitats existentes. Tercero, los humanos vencieron los factores limitantes que tienden a restringir el crecimiento de otras especies.

Expansión geográfica Los primeros humanos surgieron en los bosques secos de África, luego se trasladaron a la sabana. Asumimos que se sostenían principalmente con alimentos vegetales, pero es probable que también hurgaran pedazos de carne. Grupos de cazadores salieron de África hace unos dos millones de años. Hace 44,000 años, sus descendientes ya estaban establecidos en gran parte del mundo (sección 26.15).

Pocas especies pueden extenderse a tan amplia variedad de hábitats, pero los primeros humanos tenían grandes cerebros que les permitieron desarrollar las habilidades necesarias. Aprendieron a hacer fuego, construir refugios, confeccionar ropa, fabricar herramientas y cooperar en la cacería. Con el advenimiento del lenguaje, el conocimiento de tales habilidades no murió con el individuo. En comparación con muchas especies, los humanos mostraron mayor capacidad para dispersarse rápidamente a lo largo de grandes distancias y para establecerse en nuevos ambientes físicamente desafiantes.

Aumento de la capacidad de carga Hace unos 11,000 años los grupos de cazadores voltearon hacia la agricultura. En lugar de depender de los animales migratorios, se asentaron en valles fértiles y en otras regiones que favorecían las cosechas de temporada de frutas y granos. Desarrollaron una base más dependiente para la vida. La domesticación de las plantas silvestres, incluyendo especies ancestrales y modernas de trigo y arroz fue un factor fundamental. Ahora la gente cosechaba, almacenaba y plantaba semillas en un solo lugar. Domesticaron animales como fuentes de alimento y como bestias de carga. Cavarón canales de riego y desviaron las aguas hacia las tierras de cultivo.

La productividad agrícola se convirtió en la base del aumento en las tasas de crecimiento poblacional. Se formaron pueblos y ciudades. Después, el suministro de alimentos volvió a crecer. Los agricultores empezaron a utilizar fertilizantes químicos, herbicidas y pesticidas para proteger sus cultivos. El transporte y la distribución de alimentos mejoraron. Incluso hasta en su forma más simple, el manejo del suministro de alimentos a través de prácticas agrícolas aumentó la capacidad de carga para la población humana.

Factores limitantes librados Hasta hace unos 300 años, la desnutrición y las enfermedades infecciosas mantenían las tasas de mortalidad lo suficientemente



Bancos de silos de maíz en Wisconsin

Figura 45.13 Muy lejos de los humanos bien alimentados de los países altamente desarrollados, un niño etíope muestra los efectos de la hambruna. Etiopía es uno de los países en desarrollo más pobres, con ingreso anual per cápita de \$120 dólares. El consumo de calorías promedio está más de 25% por debajo del mínimo necesario para mantener una buena salud. La desnutrición detiene el crecimiento, debilita el cuerpo y altera el desarrollo del cerebro de casi la mitad de todos los niños de Etiopía. A pesar de la escasez de alimento, la población de Etiopía tiene una de las mayores tasas anuales de crecimiento de todo el mundo. Si el crecimiento continúa a la tasa actual, la población de 75 millones se duplicará en menos de 25 años.

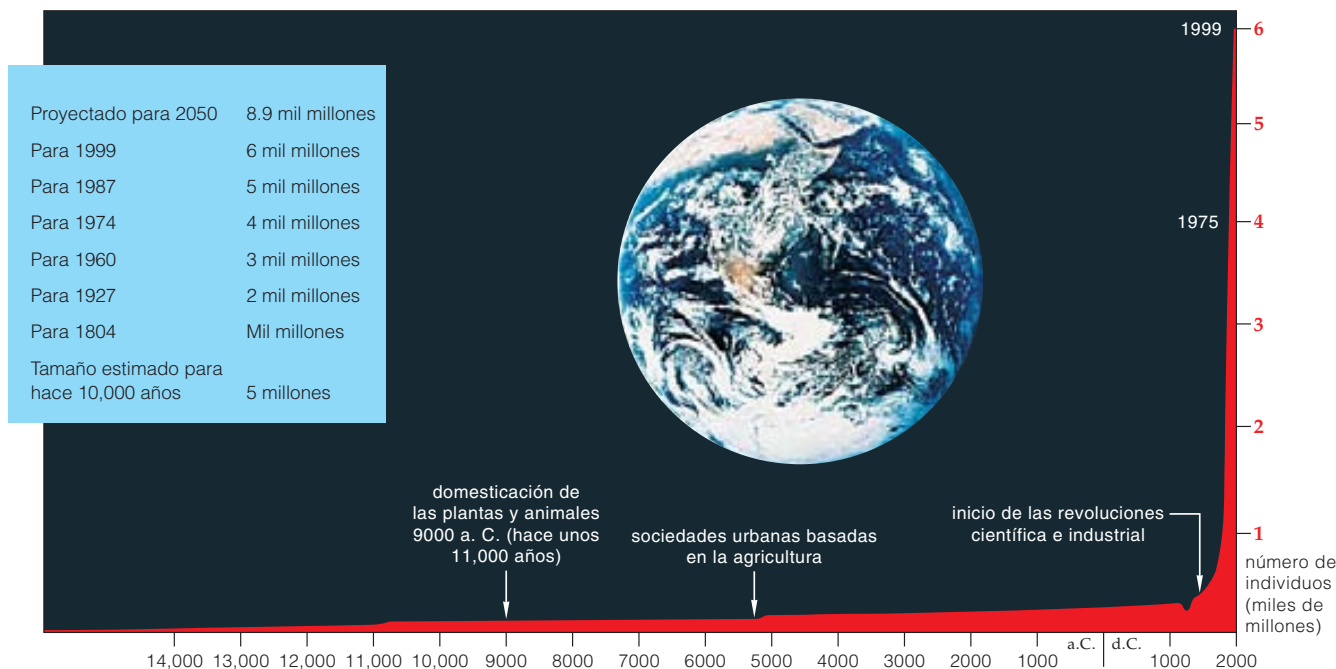


Figura 45.14 Curva de crecimiento (en rojo) de la población humana mundial. El recuadro en azul indica cuánto tiempo le tomó a la población humana aumentar de 5 millones a 6 mil millones. La caída entre 1347 y 1351 marca la época en que murieron 60 millones de personas durante una pandemia que pudo haber sido la peste bubónica.

altas para más o menos equilibrar las tasas de natalidad. Las enfermedades infecciosas son controles dependientes de la densidad. Las plagas barrían con las poblaciones de las ciudades. A mediados de la década de 1300, una tercera parte de la población de Europa se perdió debido a una pandemia conocida como la Peste Negra. Rápidamente se desarrollaban enfermedades que se originan en el agua y que están asociadas con malas condiciones de salud y pobreza como el cólera. Luego mejoró la plomería y las vacunas y los medicamentos comenzaron a disminuir la cuenta de muertes por enfermedad. Los nacimientos superaron las muertes, r se hizo mayor y el crecimiento exponencial se aceleró.

La revolución industrial se inició a mediados del siglo XVIII. La gente había descubierto cómo controlar la energía de combustibles fósiles, comenzando con el carbón. Después de algunas décadas, las ciudades de Europa Occidental y América del Norte se industrializaron. La primera Guerra Mundial desencadenó el desarrollo de más tecnologías. Después de la guerra, las fábricas iniciaron la producción en masa de autos, tractores y otros bienes a buen precio. Los avances en las prácticas agrícolas provocaron que cada vez se requirieran menos agricultores para mantener a una gran población.

En suma, con el control de los agentes de enfermedades y el uso de combustibles fósiles (una fuente concentrada de energía) la población humana venció muchos factores que previamente habían limitado su tasa de crecimiento.

¿A dónde nos han llevado los avances de la tecnología y la infraestructura? Tomó más de 100,000 años para que el tamaño de la población humana alcanzara los mil millones. Como muestra la figura 45.14, sólo tomó 123 años alcanzar los dos mil millones, 33 años más en alcanzar los tres mil millones, 14 más en alcanzar los cuatro mil millones, y luego 13 años más en llegar a los cinco mil millones. Sólo tomó 12 años más llegar a los seis mil millones. No hay duda de que la nueva tecnología seguirá aumentando la capacidad de carga humana de la Tierra, pero el crecimiento no puede ser sostenido indefinidamente.

¿Por qué no? Los aumentos constantes en el tamaño de la población harán que los controles dependientes de la densidad ejerzan sus efectos. Por ejemplo, en cuestión de semanas los viajeros que recorren el mundo pueden llevar patógenos a las áreas urbanas densamente pobladas de todo el mundo (sección 21.8). Además los recursos limitados causan problemas económicos y conflictos civiles.

Para repasar en casa

¿Por qué las poblaciones humanas crecen tanto, qué podemos esperar?

■ A través de la expansión a nuevos hábitats, de las intervenciones culturales y las innovaciones tecnológicas, la población humana ha contenido temporalmente la resistencia ambiental al crecimiento.

■ Sin avances tecnológicos, los controles dependientes de la densidad aparecerán y disminuirán el crecimiento de la población.

45.8 Tasas de fertilidad y estructura de edades

- El reconocimiento de los riesgos que representan las poblaciones crecientes ha llevado a un aumento en la planificación familiar en casi todas las regiones.
- Conexiones con SIDA. Introducción al capítulo 21, Anticonceptivos 42.9.

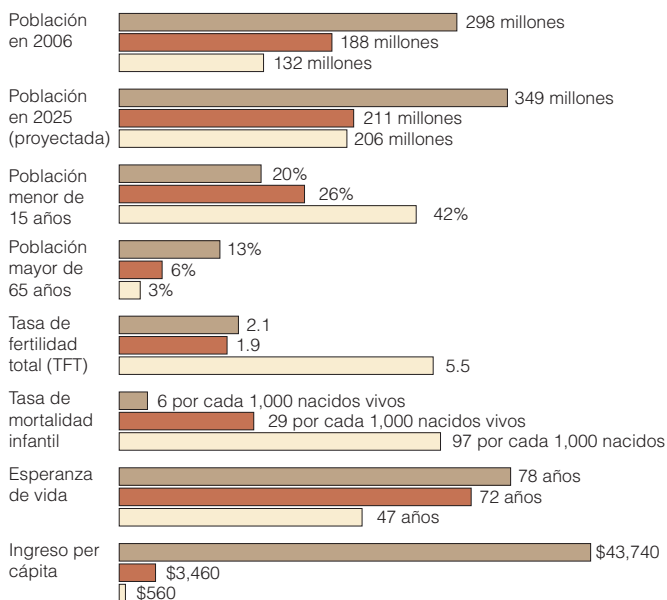
Algunas proyecciones

Muchos gobiernos reconocen que el crecimiento de la población, la escasez de recursos, la contaminación y la calidad de vida están interconectadas. Muchos ofrecen programas de planificación familiar y la División de Población de la Organización de Naciones Unidas estima que cerca de 60% de las mujeres casadas del mundo actualmente usan algún método anticonceptivo.

El aumento en el uso de anticonceptivos está contribuyendo al descenso global en la tasa de natalidad. Las tasas de mortalidad también están descendiendo en muchas regiones. Mejores dietas y servicios de salud están disminuyendo la tasa de mortalidad infantil (el número de niños por cada 1,000 que mueren durante el primer año de vida). Por otro lado, el SIDA ha hecho que la tasa de mortalidad se eleve en algunos países africanos (introducción al capítulo 21).

Se espera que la población mundial alcance su punto máximo de 8.9 mil millones para 2050, y que posiblemente caiga a finales del siglo. Piensa en todos los recursos que se necesitarán. Tendremos que aumentar la producción de alimentos y hallar más energía y agua para satisfacer hasta las necesidades más básicas de miles de millones de personas. El uso de los recursos naturales a gran escala aumentará la contaminación.

Se espera ver el mayor crecimiento en India, China, Pakistán, Nigeria, Bangladesh e Indonesia, en ese orden.



China (con 1.3 mil millones de personas) y la India (con 1.09 mil millones) sobrepasan con mucho a los demás países; juntos, tienen 38% de la población mundial. Les sigue Estados Unidos con 294 millones.

Cambio en las tasas de fertilidad

La **tasa de fertilidad total** (TFT por sus siglas en inglés) es el promedio de niños nacidos de las mujeres de una población durante sus años reproductivos. En 1950, la TFT mundial promedió 6.5 y actualmente es de 2.7, lo que sigue estando por encima del nivel de reemplazo de 2.1, o sea el promedio de niños que una pareja debe tener para mantener la población en un nivel constante, dadas las tasas de mortalidad actuales.

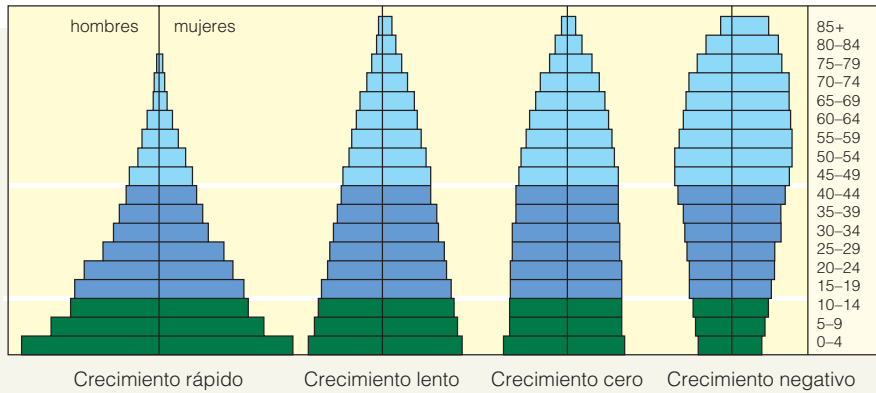
Las TFT varían de país a país. Y en muchos países desarrollados están en niveles de reemplazo o por debajo de ellos; los países en desarrollo en el oeste de Asia y África tienen las tasas más elevadas. La figura 45.15 muestra algunos ejemplos de las disparidades de los indicadores demográficos.

La comparación de los diagramas de estructura de edades es reveladora. En la figura 45.16, se enfoca la categoría de edad reproductiva para los siguientes 15 años. Las mujeres generalmente tienen hijos cuando tienen entre 15 y 35 años de edad. Se puede esperar que las poblaciones que tienen una base amplia crezcan más rápido. La población de Estados Unidos tiene una base relativamente angosta por debajo de una amplia área que representa a las 78 millones de madres (figura 45.16c). Esta cohorte comenzó a formarse en 1946 cuando los soldados estadounidenses regresaron a casa después de la Segunda Guerra Mundial y comenzaron a tener familia.

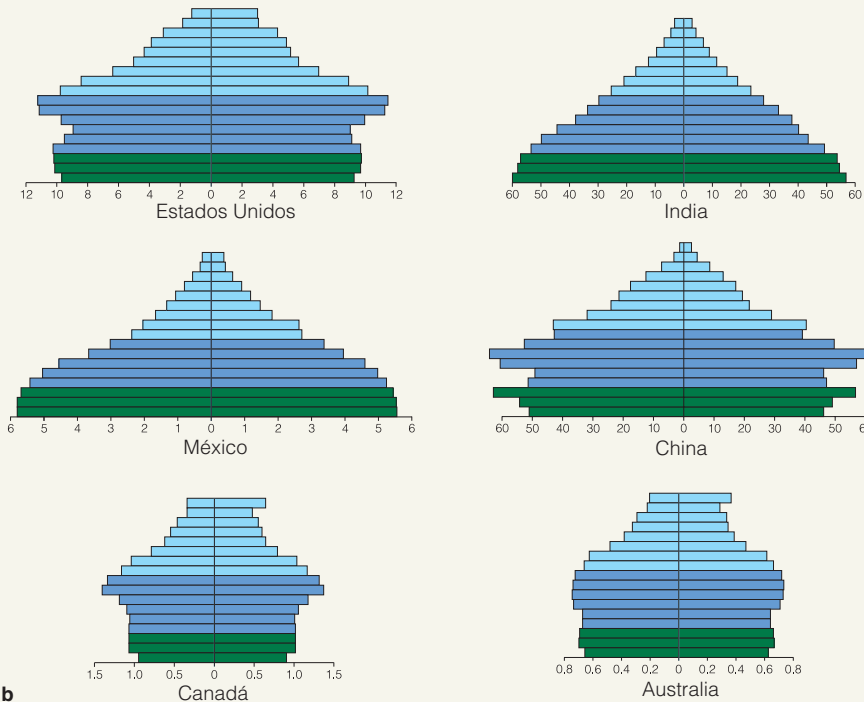
Los aumentos globales de población parecen seguros. Incluso si las parejas a partir de este momento no tuvieran más de dos hijos, el crecimiento poblacional no disminuiría en los siguientes 60 años. Cerca de 1.9 mil millones están a punto de entrar a sus años reproductivos. Más de una tercera parte de la población mundial se encuentra en la amplia base prerreproductiva.

China tiene el programa de planificación más amplio. El gobierno desanima el sexo premarital. Estimula a la gente a retrasar el matrimonio y limita a las familias a uno o dos hijos. Promueven el aborto, los anticonceptivos y la esterilización sin costo para las parejas casadas, en unidades móviles que ofrecen los servicios incluso en las áreas más remotas. Las parejas que siguen las recomendaciones obtienen más alimento, atención médica gratuita, mejores casas y bonos salariales. Sus descendientes obtienen educación gratuita y un tratamiento especial cuando ingresan al mercado laboral. Los padres que tie-

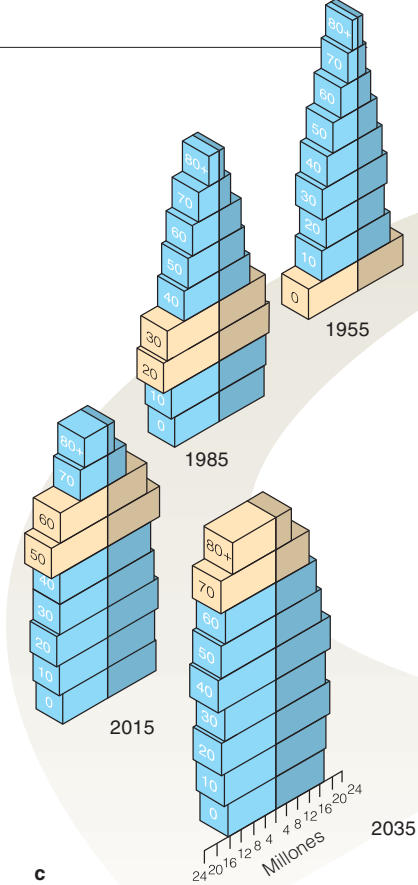
Figura 45.15 Indicadores demográficos clave para tres países, principalmente en 2006. Estados Unidos (*barra café*) está altamente desarrollado, Brasil (*barra roja*) es moderadamente desarrollado y Nigeria (*barra beige*) está menos desarrollado. **Investiga:** ¿Qué diferencia existe entre la esperanza de vida de Estados Unidos y la de Nigeria?
Respuesta: 31 años



a



b



c

Figura 45.16 Animada (a) Diagrama general de estructura de edades para países con tasa de crecimiento poblacional rápido, lento, cero y negativo. Los años prereproductivos son las barras verdes; los años reproductivos, azul claro. Un eje vertical divide cada gráfica en hombres (izquierda) y mujeres (derecha). El ancho de las bandas corresponde con las proporciones de individuos en cada grupo de edad.

(b) Diagramas de estructura de edad en 1997 para seis naciones. El tamaño de la población se mide en millones.

(c) Diagramas de estructura de edad secuenciales para la población de Estados Unidos. Las barras doradas siguen la generación de baby-boomers.

nen más de dos hijos pierden estos beneficios y pagan más impuestos.

Desde 1972, la TFT de China ha caído abruptamente, de 5.7 a 1.7. Una consecuencia no intencional ha sido el cambio de la proporción entre sexos del país. La tradicional preferencia cultural por los hijos varones, especialmente en las zonas rurales, llevó a algunos padres a abortar los fetos femeninos o a cometer infanticidio. En el mundo nacen 1.06 niños por cada niña. Sin embargo, entre los individuos de menos de 15 años en China, hay 1.134 niños por cada niña. Más de 100,000 niñas son abandonadas cada año. El gobierno está ofreciendo dinero adicional e incentivos fiscales a los padres de las niñas. Mientras tanto, la bomba de

tiempo de la población sigue siendo una amenaza en China. Unos 150 millones de sus mujeres jóvenes se encuentran ahora en la categoría de edad prereproductiva.

Para repasar en casa

¿Cómo ha cambiado la tasa de fertilidad humana y qué podemos esperar?

- La tasa de fertilidad mundial ha disminuido pero sigue por encima de su nivel de reemplazo.
- Aunque la tasa de fertilidad disminuya hasta el nivel de reemplazo mundial, la población seguirá aumentando; más de una tercera parte de la población se encuentra en amplia base prereproductiva.

■ Los países más desarrollados tienen las más bajas tasas de crecimiento y utilizan la mayor parte de los recursos. A medida que más países se industrialicen, la presión por los recursos de la Tierra aumentará.

Transiciones demográficas

El **modelo de transición demográfica** describe la forma en que la tasa de crecimiento poblacional cambia, a medida que un país se vuelve más desarrollado (figura 45.17). Las condiciones de vida son difíciles en la etapa preindustrial, antes de que lleguen los avances médicos y tecnológicos. Las tasas de natalidad y mortalidad son altas, así que la tasa de crecimiento poblacional es baja. En la etapa de transición, comienza la industrialización. La producción de alimento y la atención a la salud mejoran y la tasa de mortalidad disminuye. En las sociedades agrícolas donde se espera que las familias trabajen en los campos, la tasa de natalidad es elevada. Las tasas de crecimiento anual en esas sociedades se encuentran entre 2.5 y 3%. Cuando las condiciones de vida mejoran, la tasa de natalidad empieza a descender y el tamaño de la población se nivela.

En la etapa industrial, el crecimiento poblacional disminuye. Las ciudades con muchas oportunidades de empleo atraen a la gente, y el tamaño promedio de la familia disminuye. Ya no se requiere un gran número de hijos para trabajar en una granja y una mayor supervivencia no significa que sea necesario tener muchos descendientes para asegurar que vivan unos pocos.

En la etapa posindustrial, la tasa de crecimiento poblacional se vuelve negativa. La tasa de natalidad cae por debajo de la tasa de mortalidad, y el tamaño poblacional disminuye lentamente.

Estados Unidos, Canadá, Australia, Europa Occidental, Japón y la mayor parte de la antigua Unión Soviética han alcanzado la etapa industrial. Países en desarrollo como México se encuentran en la parte de transición con gente que emigra a las ciudades desde regiones agrícolas.

Se espera que muchos países en desarrollo entren a la etapa industrial en las siguientes décadas. Sin embargo, existe la preocupación de que el rápido crecimiento poblacional continuado de estos países sobrepase su crecimiento económico, producción de alimentos y sistemas de atención a la salud.

El modelo de transición demográfica fue desarrollado para describir lo que pasó cuando Europa Occidental y América del Norte se industrializaron. Esto puede no ser relevante para los países menos desarrollados de la actualidad, que reciben ayuda de países altamente desarrollados, y además deben competir contra estos países en un mercado global.

También existen diferencias regionales respecto a qué tan bien se da la transición en una etapa industrial. En Asia, el aumento de la afluencia produce un aumento en la esperanza de vida y un descenso en la tasa de nacimientos, como se predijo. Sin embargo, en el África Sub-Sahariana, la epidemia del SIDA está impidiendo que algunos países superen la etapa de desarrollo más baja.

Consumo de recursos

Las naciones industrializadas utilizan la mayor parte de los recursos. Por ejemplo, Estados Unidos tiene cerca del 4.6% de la población mundial, pero utiliza cerca de 25% de las reservas de minerales y energía del mundo. Miles de millones de personas que viven en la India, China y otras naciones menos desarrolladas sueñan con tener las mis-

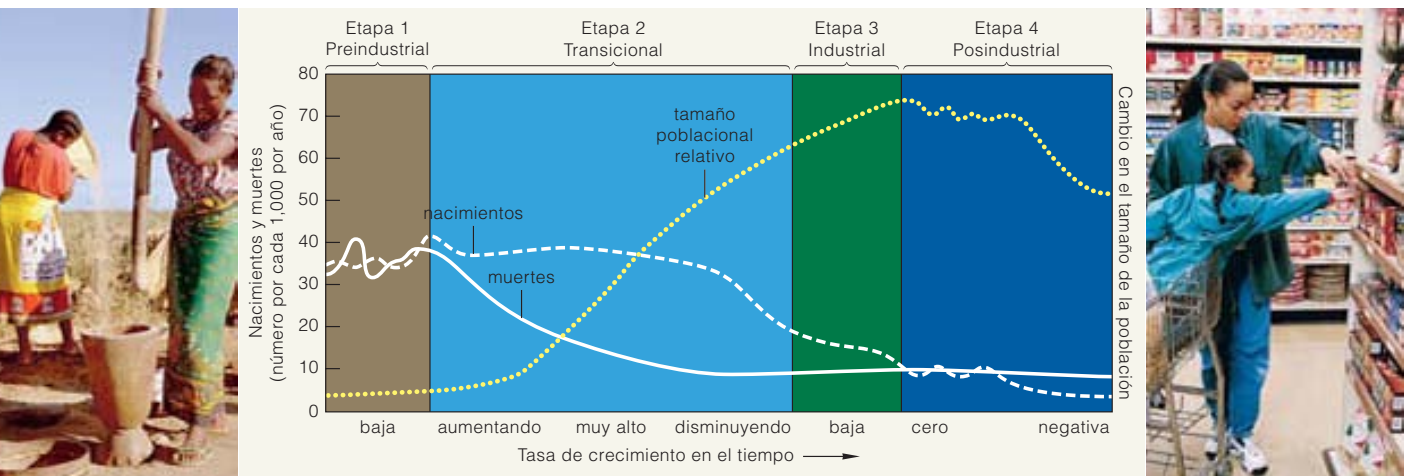


Figura 45.17 Animada Modelo de transición demográfica para cambios de población, tasas de crecimiento y tamaños, correlacionadas con cambios a largo plazo en la economía.

45.10 El aumento de ancianos

■ Mientras algunos países enfrentan la sobrepoblación, otros tienen menores tasas de natalidad y mayor edad promedio.

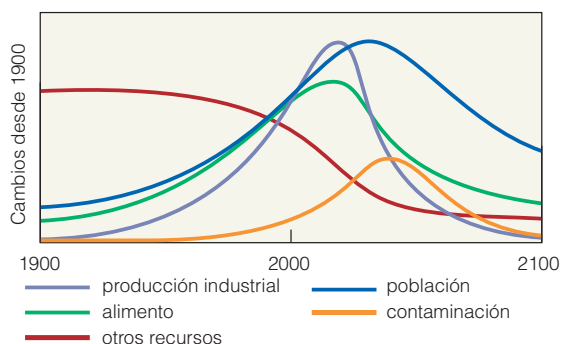


Figura 45.18 Proyección por computadora de qué puede pasar si la población humana sigue creciendo rápidamente sin cambios drásticos de políticas ni innovación tecnológica. Los supuestos fueron que la población ya ha sobrepasado la capacidad de carga y que las tendencias actuales seguirán sin cambios.

mas comodidades que la gente de países desarrollados. La Tierra no tiene suficientes recursos para que esto sea posible. En la actualidad, para que cada persona viva tenga un estilo de vida igual al del estadounidense promedio, se necesitarían cuatro veces más recursos de los que hay en la Tierra.

¿Qué pasará si la población humana sigue creciendo como se predice? ¿Cómo encontraremos comida, energía, agua, y otros recursos necesarios para mantener a tanta gente? ¿Podremos proveer la educación, las casas, los cuidados médicos y otros servicios sociales necesarios? Algunos modelos sugieren que no (figura 45.18). Otros analistas dicen que podemos adaptarnos a un mundo con más gente si los avances tecnológicos mejoran las cosechas, si la gente consume menos carne como fuente de proteína y si los recursos son compartidos más equitativamente entre regiones. Hemos dado grandes pasos para aumentar la producción agrícola, pero hemos tenido menos éxito en hacer llegar el alimento a la gente que lo necesita.

Para repasar en casa

¿Cómo afecta la industrialización al crecimiento poblacional y el consumo de recursos?

- Las diferencias en el crecimiento poblacional y en el consumo de recursos entre países puede ser correlacionado con los niveles de desarrollo económico. Por lo general, las tasas de crecimiento son mayores durante la transición a la industrialización.
- Las condiciones globales han cambiado de tal manera que el modelo de transición demográfica ya no es aplicable a las naciones modernas.
- Una persona promedio que vive en un país altamente desarrollado utiliza muchos más recursos que una persona de una nación menos desarrollada.

En algunos países desarrollados, la descendiente tasa de fertilidad total y el aumento en la esperanza de vida han dado como resultado una alta proporción de adultos mayores. En Japón, la gente de más de 65 años representa actualmente 20% de la población. En Estados Unidos, se proyecta que la proporción de gente de más de 65 años alcance este nivel para 2030 (figura 45.19). En 2050, podría haber unos 31 millones de estadounidenses mayores de 85 años.

El envejecimiento de una población tiene implicaciones sociales. Los individuos mayores por lo general han sido mantenidos por la fuerza de trabajo joven. En Estados Unidos, casi todos los adultos mayores reciben pagos de seguridad social y atención médica subsidiada por el gobierno. Como resultado de la inflación y el aumento en la esperanza de vida, los beneficios que reciben estas personas exceden las contribuciones que pagaron al programa. Cuando los baby-boomers (personas nacidas durante el baby boom, periodo de explosión natal posterior a la Segunda Guerra Mundial) empiecen a recibir estos beneficios, el déficit se disparará. Mantener funcionando el sistema, requerirá de mayores contribuciones por parte de los jóvenes que sigan trabajando. El aumento en la cantidad de ancianos debilitados también representa un desafío para el sistema de salud. Así, encontrar maneras para que los ancianos se mantengan sanos, es una prioridad social y económica.



Figura 45.19 Dos de los 37 millones de estadounidenses de más de 65 años de edad.

Para repasar en casa

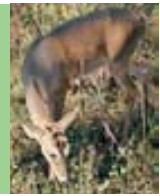
¿Cómo afecta la distribución por edad el descenso del crecimiento poblacional?

- Cuando el crecimiento poblacional disminuye, la proporción de individuos mayores aumenta.

Muchos estados están luchando para controlar el elevado número de venados cola blanca. En Ohio, el número ha aumentado de 17,000 venados en 1970 a más de 700,000. En Virginia Oeste, los venados están destruyendo las plantas que crecen en el suelo del bosque, incluyendo el ginseng silvestre, que es un cultivo de exportación. El biólogo James McGraw dice que para controlar al venado y salvar los bosques de Virginia Oeste se requerirá reintroducir grandes depredadores o incrementar la caza de venado.

¿Por qué opción votarías?

Sin depredadores naturales, el número de venados está aumentando. ¿Estimular la caza del venado es la mejor solución? Visita CengageNOW para ver los detalles y vota en línea.



Resumen

Secciones 45.1, 45.2 Cada población es un grupo de individuos de la misma especie. Su crecimiento se ve afectado por su **demografía**. Esta incluye el **tamaño poblacional** y la **estructura de edades**, al igual que la **base reproductiva**. También incluye la **densidad de población** y la **distribución de población**. La mayoría de las poblaciones tiene un patrón de distribución de grupos.

Contar el número de individuos en **cuadrante** es una manera de estimar la densidad de una población en un área específica. Los **métodos de captura y recaptura** pueden ser utilizados para estimar la densidad de población de animales en movimiento.

- Usa el ejercicio interactivo de CengageNOW para aprender cómo estimar el tamaño poblacional.

Sección 45.3 La **inmigración** y la **emigración** afectan permanentemente el tamaño de la población, pero no la **migración**. La tasa de natalidad per cápita menos la tasa de mortalidad per cápita nos da r , o **tasa de crecimiento per cápita**. Cuando el número de nacimientos iguala el número de muertes tenemos **crecimiento cero de la población**.

En casos de **crecimiento exponencial**, el crecimiento de una población es proporcional a su tamaño. El tamaño poblacional aumenta a una tasa fija en un intervalo dado. El tiempo requerido para que una población se duplique es el **tiempo de duplicación**. La tasa máxima posible de aumento es el **potencial biótico** de una especie.

- Usa la animación de CengageNOW para observar un patrón de crecimiento exponencial.

Sección 45.4 Los **factores limitantes** detienen los aumentos poblacionales. Con un **crecimiento logístico**, una población pequeña comienza a crecer lentamente, luego crece rápidamente y se nivela cuando alcanza su **capacidad de carga**. Los **factores dependientes de la densidad** son condiciones o eventos que reducen el éxito reproductivo y tienen un mayor efecto con la sobrepoblación. Los **factores independientes de la densidad** son condiciones o eventos que pueden reducir el éxito reproductivo, pero su efecto no varía con la sobrepoblación.

- Usa la animación de CengageNOW para aprender acerca del crecimiento logístico.

Secciones 45.5, 45.6 El momento de maduración, el número de eventos reproductivos, el número de descendientes por evento y el tiempo de vida son aspectos de un **patrón de historia de vida**. Una **cohorte** es un grupo de individuos que nacieron al mismo tiempo. Tres tipos de **curvas de supervivencia** son comunes: una tasa de mortalidad elevada, una tasa constante en todas las edades o una tasa elevada al inicio de la vida. Las historias de vida tienen bases genéticas y están sujetas a selección natural. Con una baja densidad de población, la **selección r** favorece la producción rápida de tantos descendientes como

sea posible. Con una densidad de población alta, la **selección K** favorece la inversión de más tiempo y energía para producir pocos descendientes de alta calidad. La mayoría de las poblaciones tiene una mezcla de características de selección r y selección K .

Sección 45.7 La población humana ha sobrepasado los 6.6 mil millones. La expansión a nuevos hábitats y la agricultura permitieron los primeros aumentos. Más tarde, los avances médicos y tecnológicos elevaron la capacidad de carga y sortearon muchos factores limitantes.

Sección 45.8 La **tasa de fertilidad total** (TFT) de una población es el número promedio de niños nacidos de mujeres en sus años reproductivos. La TFT global está disminuyendo y muchos países tienen programas de planificación familiar. Aún así, la base prerreproductiva de la población mundial es tan grande que el tamaño poblacional seguirá creciendo por lo menos otros 60 años.

- Usa el ejercicio interactivo de CengageNOW para comparar los diagramas de estructuras de edad.

Sección 45.9 El **modelo de transición demográfica** predice la forma en que las tasas de crecimiento de la población humana cambiarán con la industrialización. Por lo general, las tasas de mortalidad y de natalidad disminuyen con la industrialización, pero las condiciones de los países pueden variar de manera que afecten esta tendencia.

Las naciones desarrolladas tienen un consumo per cápita de recursos mucho más elevado que las naciones en desarrollo. La Tierra no tiene suficientes recursos para mantener a toda la población actual al estilo de las naciones desarrolladas.

- Usa el ejercicio interactivo de CengageNOW para aprender acerca del modelo de transición demográfica.

Sección 45.10 El descenso del crecimiento poblacional lleva a un aumento en la proporción de ancianos en la población.

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

- Más comúnmente, los individuos de una población muestran _____ este tipo de distribución en su hábitat.
 - en grupo
 - aleatoria
 - casi uniforme
 - ninguna de las anteriores
- La tasa a la que crece o disminuye el tamaño de una población depende de la tasa de _____.
 - natalidad
 - mortalidad
 - inmigración
 - emigración
 - a y b
 - todas las anteriores

Ejercicio de análisis de datos

En 1919, Martin Wikelski comenzó un estudio a largo plazo de las poblaciones de iguanas marinas en las islas Galápagos (sección 17.2). Marcó las iguanas de dos islas, Genovesa y Santa Fe, y recolectó los datos de los cambios en el tamaño del cuerpo, supervivencia y tasas reproductivas con el tiempo. Las iguanas comen algas y no tienen depredadores, así que las muertes, por lo general, son el resultado de la escasez de alimento, enfermedad o envejecimiento. Sus estudios mostraron que el número disminuyó durante el fenómeno del Niño, cuando se calentaron las aguas circundantes.

En enero de 2001, un barco petrolero derramó una pequeña cantidad de petróleo en aguas cercanas a Santa Fe; la figura 45.20 muestra el número de iguanas marcadas que Wikelski y su equipo contaron en su censo de población justo antes del derrame y luego un año después.

1. ¿Qué isla tenía más iguanas marcadas al momento del primer censo?
2. ¿Cuánto cambió el tamaño de la población en cada isla entre el primer y el segundo censo?
3. Wikelski concluyó que los cambios en Santa Fe fueron resultado del derrame de petróleo y no de la temperatura del mar ni de ningún otro factor climático común a ambas islas. ¿Qué tan diferentes serían las cifras del censo de aquellos observados si un efecto adverso hubiera afectado ambas islas?

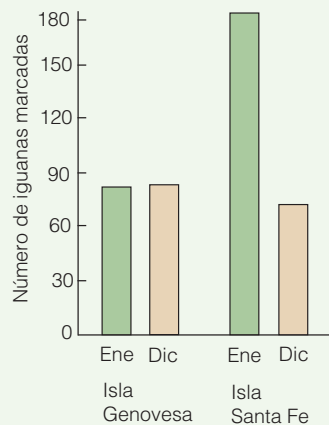


Figura 45.20 Números cambiantes de iguanas marinas marcadas en dos islas de las Galápagos. Un derrame de petróleo ocurrió cerca de Santa Fe poco antes del censo de 2001 (barras verdes). Un segundo censo se llevó a cabo en diciembre de 2001 (barras amarillas).

3. Supón que 200 peces son marcados y liberados en un estanque. A la siguiente semana 200 peces son capturados y 100 de ellos tienen marcas. Esto significa que en el estanque hay _____.
 - a. 200 peces
 - b. 300 peces
 - c. 400 peces
 - d. 2,000 peces
4. Una población de lombrices está creciendo exponencialmente en un terreno. Hace 30 días había 400 lombrices y ahora hay 800. ¿Cuántas lombrices habrá dentro de 30 días, suponiendo que las condiciones permanecen constantes? _____.
 - a. 1,200
 - b. 1,600
 - c. 3,200
 - d. 6,400
5. Para una especie dada, la máxima tasa de aumento por individuo en condiciones ideales es su _____.
 - a. potencial biótico
 - b. capacidad de carga
 - c. resistencia ambiental
 - d. control de densidad
6. Es un factor dependiente de la densidad que influye en el crecimiento poblacional _____.
 - a. competencia por recursos
 - b. enfermedad infecciosa
 - c. depredación
 - d. mal clima
7. Un patrón de historia de vida para una población es una serie de adaptaciones que influye en la _____.
 - a. longevidad del individuo
 - b. fertilidad del individuo
 - c. edad de madurez reproductiva del individuo
 - d. todas las anteriores
8. La población humana es ahora de 6.6 mil millones. Era la mitad en _____.
 - a. 2004
 - b. 1960
 - c. 1802
 - d. 1350
9. Comparados con los países menos desarrollados, los más desarrollados tienen una mayor _____.
 - a. tasa de mortalidad
 - b. tasa de natalidad
 - c. tasa de fertilidad total
 - d. tasa de consumo de recursos
10. Aumenta la proporción de individuos viejos en una población _____.
 - a. crecimiento poblacional lento
 - b. crecimiento poblacional acelerado

11. Relaciona cada término con la descripción más adecuada.

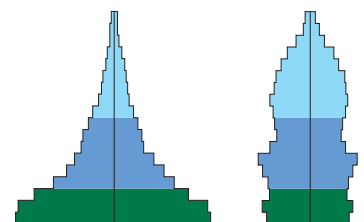
_____ capacidad de carga	a. tasa máxima de aumento por individuo en condiciones ideales
_____ crecimiento exponencial	b. crecimiento poblacional produce una curva en forma de S
_____ potencial biótico	c. número máximo de individuos sostenible por los recursos de un ambiente dado
_____ factor limitante	d. crecimiento poblacional produce una curva en forma de J
_____ crecimiento logístico	e. recurso esencial que restringe el crecimiento poblacional cuando es escaso

■ Visita [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Piensa en la sección 45.6. Cuando los científicos movieron a los guppies de las poblaciones depredadas por peces de aletas radiadas a un hábitat con ciprinodontiformes, las historias de vida de los guppies transplantados cambió. Comenzaron a parecerse a las poblaciones de guppies depredadas por ciprinodontiformes. Los machos se volvieron más llamativos, se les formaron escamas más grandes y manchas más coloridas. ¿Cómo podría un descenso en la presión por depredación sobre los peces maduros favorecer este cambio?

2. Los diagramas de estructura de edades para dos poblaciones hipotéticas se muestran a la derecha. Describe la tasa de crecimiento de cada población y analiza los problemas sociales y económicos actuales y futuros que es probable que enfrenten.



Estructura comunitaria y biodiversidad

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Hormigas de fuego en los pantalones

Párate sobre un nido de hormigas de fuego rojas, *Solenopsis invicta* (figura 46.1a), y te arrepentirás. Las hormigas son rápidas para defender su nido. Salen del suelo y propinan una serie de aguijonazos. El veneno inyectado por el aguijón produce sensación de quemazón y la formación de unas pústulas que sanan lentamente. Los múltiples aguijonazos pueden causar náuseas, mareos y, en raras ocasiones, la muerte.

S. invicta llegó a Estados Unidos de América del Sur en los años 30, probablemente por barco. Estas hormigas se han esparcido desde el sureste y se les ha encontrado en lugares tan lejanos como California al oeste, y Kansas y Delaware al norte.

Como muchas especies introducidas, las hormigas alteran las comunidades naturales. Atacan ganado, mascotas y fauna. También compiten con las hormigas nativas y podrían estar contribuyendo al descenso de la fauna nativa. Por ejemplo, la lagartija cornada de Texas desapareció de gran parte de su hábitat cuando llegó la *S. invicta* y desplazó a las hormigas locales, que eran su alimento favorito. La lagartija cornada no tolera comer hormigas de fuego.

Invicta significa "invencible" en latín y *S. invicta* hace honor a su nombre. Los pesticidas no han logrado detener la expansión de estas hormigas en el extranjero. Los químicos podrían incluso estar favoreciendo su dispersión al aniquilar las poblaciones de hormigas nativas.

Los ecologistas están analizando controles biológicos. Las moscas decapitadoras controlan a *S. invicta* en su hábitat nativo (figura 46.1b). Las moscas son parasitoides, un tipo de parásitos que mata a su huésped de manera bastante grotesca. Una mosca hembra perfora la cutícula de una hormiga adulta y pone un huevo en los tejidos blandos de la hormiga. El huevo se convierte en larva, la cual crece y come a través de los tejidos en su avance hasta la cabeza de la hormiga. Después de que la larva crece lo suficiente, provoca que la cabeza de la hormiga se desprenda (figura 46.1c). La larva se convierte en adulto dentro de la cabeza desprendida.

Varias especies de mosca decapitadora han sido introducidas a distintos estados del sur. Las moscas están sobreviviendo, reproduciéndose y expandiéndose. Probablemente nunca matarán a todas las *S. invicta* en las áreas afectadas, pero se espera reducir la densidad de las colonias.

Este ejemplo nos introduce a la estructura de comunidades: patrones en el número de especies y su abundancia relativa. Como verás, la interacción entre especies y las alteraciones al hábitat pueden cambiar la estructura de la comunidad en menor o mayor escala, algunas veces de modo predecible, otras de manera inesperada.



¡Mira el video! **Figura 46.1** (a) Montículos de hormiga roja de fuego (*S. invicta*). (b) Mosca decapitadora que pone sus huevos sobre las hormigas. (c) Hormiga que ha perdido la cabeza después de que la larva de una mosca decapitadora se estableció en ella.

Conceptos básicos



Características de la comunidad

Una comunidad consiste en todas la especies de un hábitat. Cada especie tiene un nicho, o sea la suma de sus actividades y relaciones. La historia de un hábitat, sus características biológicas y físicas, y las interacciones entre especies del hábitat afectan la estructura de la comunidad. [Sección 46.1](#)



Tipos de interacciones entre especies

Comensalismo, mutualismo, competencia, depredación y parasitismo son tipos de interacciones interespecíficas. Influyen en el tamaño de la población de las especies participantes, que a su vez influye en la estructura de la comunidad. [Secciones 46.2-46.7](#)



Estabilidad y cambio en las comunidades

Las comunidades tienen ciertos elementos de estabilidad, como cuando algunas especies persisten en un hábitat. Las comunidades también cambian, como cuando nuevas especies se mueven a un hábitat y otras desaparecen. Las características físicas del hábitat, las interacciones entre especies, las alteraciones y los eventos fortuitos afectan la forma en que una comunidad cambia con el tiempo. [Secciones 46.8-46.10](#)



Patrones globales en la estructura comunitaria

Los biogeógrafos identifican patrones regionales en la distribución de las especies. Ellos han mostrado que las regiones tropicales tienen el mayor número de especies y también que las características de las islas pueden servir para predecir cuántas especies pueden existir en una isla. [Sección 46.11](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo verás cómo la selección natural (sección 17.3) y la coevolución (18.12) determinan los rasgos de las especies dentro de las comunidades.
- Volverás a revisar ejemplos de interacciones específicas como la de las bacterias que viven dentro de los protistas (20.4), interacciones en la polinización de las plantas (23.8, 30.2), en el líquen (24.6), y en los nódulos de las raíces y las micorrizas (29.2)
- Considerarás nuevamente la evolución de los mecanismos de defensa de las presas como la ricina (capítulo 14, introducción), los nematocistos (25.5) y la forma en que la evolución afecta a los patógenos (21.8)
- Tu conocimiento de la biogeografía (17.1) te ayudará a comprender cómo las comunidades difieren en distintas regiones.

¿Por qué opción votarías? Actualmente sólo se inspecciona una fracción de los embalajes que entran a Estados Unidos para detectar especies exóticas que estén pasando de manera inadvertida o deliberada. ¿Incrementar las inspecciones para proteger a las comunidades nativas justifica los costos? Visita CengageNOW para ver los detalles, después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

■ El término estructura comunitaria se refiere al número y la abundancia relativas de las especies en un hábitat. Cambia con el tiempo.

■ Conexión con Coevolución 18.12.



El tipo de lugar donde una especie vive normalmente es su **hábitat**, y todas las especies que viven en un hábitat representan una **comunidad**. Una comunidad tiene una estructura dinámica. Muestra cambios en la diversidad de especies, es decir, en el número y en la abundancia relativa de especies.

Muchos factores influyen en la estructura comunitaria. Primero, el clima y la topografía influyen en las características del hábitat incluyendo la temperatura, el suelo y la humedad. Segundo, un hábitat sólo tiene ciertos tipos y cantidades de alimentos y otros recursos. Tercero, las especies tienen características que les permiten adaptarse a ciertas condiciones del hábitat, como en la figura 46.2. Cuarto, las especies interactúan de tal manera que provocan cambios en su número y abundancia. Finalmente, el momento y la historia de las alteraciones, tanto naturales como inducidas por el hombre, afectan la estructura comunitaria.

El nicho

Todas las especies de una comunidad comparten el mismo hábitat, la misma “dirección”, pero cada una



Figura 46.2 Tres de 12 especies de palomas comedoras de fruta de los bosques tropicales lluviosos de Papua Nueva Guinea: (a) paloma imperial bicolor, (b) paloma frutera coronada, y (c) paloma coronada Victoria, del tamaño de un pavo. Los árboles del bosque difieren en el tamaño de las frutas y las ramas. Las palomas grandes comen frutas grandes. Las más pequeñas con picos pequeños no pueden comer las frutas grandes. Se comen las pequeñas que son más suaves y que se dan en ramas más delgadas y quebradizas que son muy débiles para aguantar el peso de las aves grandes.

Los árboles alimentan a las aves, lo cual ayuda a los árboles. Las semillas contenidas en la fruta resisten la digestión en el tubo digestivo del ave. Las palomas voladoras dispersan su excremento rico en semillas a cierta distancia de los árboles maduros que tendrían que competir con las nuevas semillas por agua, minerales y luz solar. Con esta dispersión, las semillas tienen mejor oportunidad de sobrevivir.

Tabla 46.1 Interacciones directas entre dos especies

Tipo de interacción	Efecto sobre la especie 1	Efecto sobre la especie 2
Comensalismo	Benéfico	Ninguno
Mutualismo	Benéfico	Benéfico
Competencia interespecífica	Nocivo	Nocivo
Depredación	Benéfico	Nocivo
Parasitismo	Benéfico	Nocivo

de ellas tiene una “profesión” o un rol ecológico único que las identifica. Este rol es el **nicho** de la especie, que describimos en términos de las condiciones, recursos e interacciones necesarias para la supervivencia y la reproducción. Los aspectos de un nicho animal incluyen las temperaturas que puede tolerar, los tipos de alimento que puede consumir y los tipos de lugares en los que se puede aparear u ocultarse. Una descripción del nicho de una planta incluiría suelo, agua, luz y los requisitos para su polinización.

Categoría de interacciones de especies

Las especies de una comunidad interactúan de diferentes maneras (tabla 46.1). El **comensalismo** beneficia a una especie y no afecta a la otra. La mayoría de las bacterias de tu sistema digestivo son comensales. Se benefician de vivir dentro de tu cuerpo, pero ni te ayudan ni te benefician. La **competencia interespecífica** daña a ambas especies. La **depredación** y el **parasitismo** ayudan a una especie a costa de otra. Los depredadores son organismos libres que matan a su presa. Los parásitos viven sobre o dentro de un huésped y por lo general no lo matan.

Parasitismo, comensalismo y mutualismo son tipos de **simbiosis**, que significa “vivir juntos”. Las especies simbióticas o simbiontes, pasan la mayor parte de su ciclo de vida en asociación cercana uno con el otro. Un endosimbionte es una especie que vive dentro de su pareja.

Independientemente de si una especie ayuda o lastima a otra, dos especies que interactúan de manera cercana por largos periodos pueden coevolucionar. Con la **coevolución** cada una de las especies es un agente selectivo que cambia el rango de variación en el otro (sección 18.12).

Para repasar en casa

¿Qué es una comunidad biológica?

- Una comunidad está formada por todas las especies que hay en un hábitat, cada una con un nicho único o rol ecológico.
- Las especies de una comunidad interactúan y pueden beneficiar, dañar o no tener ningún efecto sobre las demás. Algunas son simbiontes, se asocian de manera cercana durante la mayor parte o todo su ciclo de vida.

46.2 Mutualismo

- Una interacción mutualista beneficia a ambos individuos.
- Conexiones con Endosimbiosis y organelos 20.4, Polinización 23.8 y 30.2, Líquenes 24.6, Mutualismo vegetal 29.2.

Los mutualistas son comunes en la naturaleza. Por ejemplo, aves, insectos, murciélagos y otros animales sirven como polinizadores de las plantas con flores (secciones 23.8 y 30.2). Los polinizadores se alimentan del néctar rico en energía y de polen. A cambio transfieren el polen entre las plantas y facilitan la polinización. De igual manera, las palomas toman alimento de los árboles de la selva pero dispersan sus semillas en otros lugares (figura 46.2).

En algunos mutualistas ninguna especie puede completar su ciclo de vida sin la otra. Las plantas de yuca y las polillas que las polinizan presentan este tipo de interdependencia (figura 46.3). En otros casos, el mutualismo es útil pero no un requerimiento de vida o muerte. Muchas plantas, por ejemplo usan más de un polinizador.

Los mutualistas ayudan a muchas plantas a tomar iones minerales (sección 29.2). Las bacterias fijadoras de nitrógeno que viven en las raíces de algunas leguminosas como los chícharos proveen a la planta de nitrógeno adicional. Los hongos de las micorrizas que viven dentro o sobre las raíces de las plantas mejoran el consumo de minerales de la planta.

Otros hongos se asocian con bacterias o algas para formar líquenes (sección 24.6). En todos los mutualistas existen conflictos entre los asociados. En un líquen, el hongo viviría mejor al obtener la mayor cantidad de azúcar posible de su compañero fotosintético. Ese compañero viviría mejor al guardar la mayor cantidad de azúcar para su propio uso.

Algunos mutualistas se defienden uno al otro. Por ejemplo, muchos peces evitan a las anémonas marinas, que tienen células urticantes llamadas nematocistos en sus tentáculos. No obstante, el pez payaso puede anidar entre esos tentáculos (figura 46.4). Una capa mucosa lo protege de los tentáculos y éstos lo mantienen a salvo de los depredadores. El pez payaso paga el favor a su compañero ahuyentando a los pocos peces que se alimentan de los tentáculos de la anémona.

Recuerda la teoría descrita en la sección 20.4, en la que ciertas bacterias se hicieron endosimbiontes mutualistas de las primeras células eucariontes. Las bacterias recibían nutrientes y refugio. Con el tiempo, se convirtieron en mitocondrias y aportaron ATP a su huésped. Las cianobacterias que vivían dentro de las células eucariontes se convirtieron en cloroplastos a través de un proceso similar.

Para repasar en casa

¿Qué es mutualismo?

- Mutualismo es la interacción entre especies en donde cada especie se beneficia de su asociación con la otra.
- En algunos casos, el mutualismo es necesario para ambas especies; con frecuencia el mutualismo no es esencial para ninguno de los dos individuos.



Figura 46.3 Mutualismo en el alto desierto del Colorado.

Todas las especies de yuca son polinizadas por una especie de polilla de la yuca, la cual no puede completar su ciclo de vida con ninguna otra planta. La polilla madura cuando la planta de yuca florece. Una polilla hembra recolecta el polen de la yuca y lo hace bolita. Vuela hacia otra flor y perfora el ovario floral y deposita sus huevos adentro. Cuando sale, coloca la bola de polen en la plataforma receptora de la flor.

Después de que germinan los granos de polen dan origen a tubos de polen, que crecen a través de los tejidos ováricos y llevan espermatozoides a los óvulos de la planta. Las semillas se desarrollan después de la fertilización.

Mientras tanto, los huevos de la polilla se convierten en larvas que comen unas cuantas semillas y que luego encuentran su camino hacia afuera del ovario. Las semillas que no son devoradas por las larvas dan origen a las nuevas plantas de yuca.



Figura 46.4 Anémona marina *Heteractis magnifica*, que sirve de refugio para cerca de una docena de peces. Tiene una asociación mutualista con el pez payaso (*Amphiprion perideraion*). Este diminuto pero agresivo pez espanta a los peces mariposa, que son depredadores que arrancarían las puntas de los tentáculos de la anémona. El pez no puede sobrevivir ni reproducirse sin la protección de una anémona. La anémona no necesita un pez para que la proteja, pero la pasa mejor con uno al lado.

46.3 Interacciones competitivas

- Los recursos son limitados y los individuos de diferentes especies a menudo compiten por el acceso a ellos.
- Conexiones con Selección natural 17.3, Factor limitante 45.4.

Como Charles Darwin pensaba, la competencia intensiva por los recursos entre individuos de la misma especie lleva a la evolución por selección natural (sección 17.3). Por lo general la interacción competitiva entre diferentes especies o competencia interespecífica, no es tan intensa. ¿Por qué no? Las necesidades de dos especies pueden ser parecidas, pero nunca tan similares como lo es entre individuos de la misma especie.

En la competencia por interferencia una especie evita de manera activa que otra tenga acceso a algún recurso. Por ejemplo, una especie de carroñero a menudo ahuyenta a otra de un cadáver (figura 46.5). Otro ejemplo, algunas

plantas usan armas químicas contra la posible competencia. Las sustancias aromáticas que despiden los tejidos de las plantas de salvia, los nogales negros y los árboles de eucalipto se filtran al suelo alrededor de la planta. Estas sustancias impiden que otros tipos de plantas germinen o crezcan.

En la competencia por explotación, las especies no interactúan directamente; al utilizar un recurso cada especie reduce la cantidad disponible para la otra. Por ejemplo, tanto los venados como la urraca azul comen bellotas en los bosques de robles. Entre más bellotas comen las urracas azules, menos bellotas hay para los venados.

Efectos de la competencia

El venado y las urracas azules comparten el gusto por las bellotas. Ambas especies difieren en sus necesidades de recursos. Las especies compiten más intensamente cuando el suministro de un recurso compartido es el principal factor limitante para ambos (sección 45.4).

En los años 30, G. Gause llevó a cabo experimentos con dos especies de protistas ciliados (*Paramecium*) que compiten por presas bacterianas. Cuando dichas especies fueron cultivadas por separado, sus curvas de crecimiento eran casi las mismas. Cuando se cultivaron juntas, el crecimiento de una de las especies superó al de la otra y la llevó a la extinción (figura 46.6).

Los experimentos de Gause y otros son la base del concepto de **exclusión competitiva**: cuando dos especies requieren del mismo recurso limitante para sobrevivir o reproducirse, el mejor competidor llevará al otro a la extinción en ese hábitat.

Los competidores pueden coexistir cuando sus necesidades de recursos no son exactamente las mismas; sin embargo, la competencia por lo general suprime el crecimiento poblacional de ambas especies. Por ejemplo, Gause también estudió dos especies de *Paramecium* con diferentes preferencias alimentarias. Cuando las cultivó juntas una se alimentó de las bacterias suspendidas en el líquido del tubo de cultivo y la otra comió células de levadura cercanas al fondo del tubo. Cuando son cultivadas juntas las tasas de crecimiento poblacional de ambas especies disminuyen, pero siguen coexistiendo.

Experimentos realizados por Nelson Hairston mostraron los efectos de la competencia entre salamandras babosas (*Plethodon glutinosus*) y salamandras de Jordan (*P. jordani*). Las salamandras coexisten en hábitats abundantes en madera (figura 46.7). Hairston sacó a todas las salamandras babosas de ciertas áreas de prueba y a las salamandras de Jordan de otras áreas y dejó un tercer grupo sin cambios, como control.

Después de cinco años, ni el número ni la abundancia de ambas especies había cambiado en el grupo de control. En las áreas en que había sólo salamandras babosas la densidad de población aumentó. También aumentó el número en las áreas donde sólo había salamandras de Jordan. Hairston concluyó que cuando estos dos tipos de salamandra coexisten, las interacciones competitivas suprimen el crecimiento poblacional de ambas.



Figura 46.5 Competencia interespecífica entre carroñeros. (a) Un águila dorada y un zorro rojo se pelean por los restos de un alce. (b) En una dramática demostración de competencia interespecífica, el águila ataca al zorro con sus garras. Después del ataque, el zorro huye y le deja los restos del alce al águila.

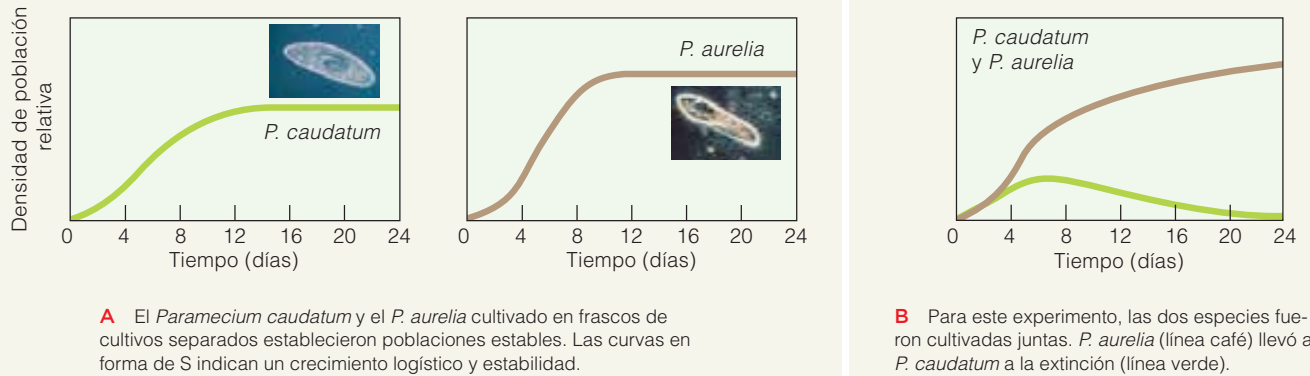


Figura 46.6 Animada Resultados de exclusión competitiva entre dos especies relacionadas que compiten por el mismo alimento. Dos especies no pueden coexistir indefinidamente en el mismo hábitat cuando requieren recursos idénticos.

Distribución de recursos

Piensa en esas especies de paloma que comen fruta. Todas requieren fruta, pero cada una come frutas de diferentes tamaños. Sus preferencias son un caso de **distribución de recursos**: la subdivisión de un recurso esencial, que reduce la competencia entre las especies que lo requieren.

De igual modo tres especies de plantas viven en la misma zona. Todas requieren minerales y agua, pero sus raíces los absorben a diferentes profundidades (figura 46.8).

Cuando especies con necesidades muy parecidas comparten un hábitat, la competencia ejerce presión selectiva sobre ellas. En cada una, los individuos que más difieren de las especies competidoras son los favorecidos. El resultado puede ser el **desplazamiento de caracteres**: a través de las generaciones, un carácter de una especie se desvía de manera que disminuye la intensidad de la competencia con otras especies. La modificación del carácter estimula la distribución de un recurso.

Por ejemplo, los investigadores Peter y Rosemary Grant demostraron un cambio en el tamaño del pico del pinzón de las Galápagos (*Geospiza fortis*). Ocurrió luego de que un



Figura 46.7 Dos especies de salamandra, *Plethodon glutinosus* (arriba) y *P. jordani* (abajo) que compiten en áreas en que sus hábitats se traslapan.



Figura 46.8 Un caso de distribución de recursos entre tres especies de plantas anuales en un campo abandonado. Las raíces de cada especie toman agua y iones minerales a una diferente profundidad del suelo. Esto reduce la competencia entre ellas y les permite coexistir.

pinzón más grande, *G. magnirostris*, llegó a la isla, donde la especie *G. fortis* había estado sola. La llegada de *G. magnirostris* puso a los *G. fortis* (de pico grande) en desventaja. Ahora tenían que competir con los *G. magnirostris* por las semillas grandes. No obstante los *G. fortis* de pico pequeño no tenían tal competencia y disfrutaban de su éxito reproductivo. Como resultado, el tamaño promedio del pico de *G. fortis* disminuyó con el tiempo.

Para repasar en casa

¿Qué pasa cuando las especies compiten por recursos?

- En algunas interacciones, una especie bloquea activamente el acceso de otra a los recursos. En otras interacciones, una especie es simplemente mejor que otra para explotar un recurso compartido.
- Cuando dos especies compiten la selección favorece a los individuos cuyas necesidades son menores que las de los individuos de la especie con la que compiten.

46.4 Interacciones depredador-presa

■ La abundancia relativa de poblaciones de depredadores y presas en una comunidad varía con el tiempo en respuesta a las interacciones entre especies y a las condiciones cambiantes del ambiente.

■ Conexión con Coevolución 18.12.

Modelos para las interacciones depredador-presa

Los **depredadores** son consumidores que obtienen energía y nutrientes de la **presa**, es decir, de organismos vivos que los depredadores capturan, matan y devoran. La cantidad y el tipo de presa afectan la diversidad y la abundancia del depredador, y el tipo y número de depredadores afectan igualmente a la presa.

La medida en que una especie de depredador afecta el número de la presa depende en parte de la forma en que los depredadores individuales responden a los cambios en la densidad de la presa. La figura 46.9a compara los modelos de tres respuestas de grandes depredadores al incremento de la densidad.

En la respuesta tipo I, la proporción de presas capturadas es constante, así que el número de muertes en cualquier intervalo dado depende solamente de la densidad de la presa. Las arañas tejedoras y otros depredadores pasivos tienden a presentar este tipo de respuesta. A medida que aumenta el número de moscas en el área, más y más quedan atrapadas en las telarañas. Los depredadores que filtran su comida también presentan una respuesta tipo I.

En la respuesta tipo II, el número de presas muertas depende de la capacidad de los depredadores para capturar, comer y digerir la presa. Cuando la densidad de la presa aumenta, la tasa de muertes aumenta al principio porque hay muchas presas que atacar. Eventualmente, la tasa de aumento disminuye, porque cada depredador está expuesto a más presas de las que puede manejar al mismo tiempo. La figura 46.9b es un ejemplo de este tipo de respuesta, que es muy común en la naturaleza. Un lobo que acaba de matar a un caribú no cazará otro sino hasta que haya comido y digerido al primero.

En una respuesta tipo III, el número de muertes aumenta con lentitud mientras la densidad de la presa excede cierto nivel, luego aumenta rápidamente y al final se estabiliza. Esta respuesta es común en la naturaleza, en tres situaciones. En algunos casos el depredador cambia de presa y concentra sus esfuerzos en la especie más abundante. En otros casos los depredadores necesitan aprender cómo capturar a cada una de las especies. Incluso en otros casos, el número de escondites para las presas es limitado. Sólo cuando la densidad de presas aumenta y alguna presa individual no tiene dónde esconderse, se incrementa el número de muertes.

Conocer el tipo de respuesta que tiene un depredador ante su presa ayuda a los ecologistas a predecir los efectos de la depredación a largo plazo sobre una población de presas.

El lince canadiense y la liebre americana

En algunos casos un retraso en el tiempo de respuesta del depredador a la densidad de la presa lleva a cambios cíclicos en la abundancia de depredadores y presas. Cuando la densidad de la presa se reduce, el número de depredadores disminuye. Como resultado, las presas están más seguras y su número aumenta. Este aumento permite que los depredadores también aumenten. Luego, la depredación provoca otra disminución en la presa y el ciclo vuelve a comenzar.

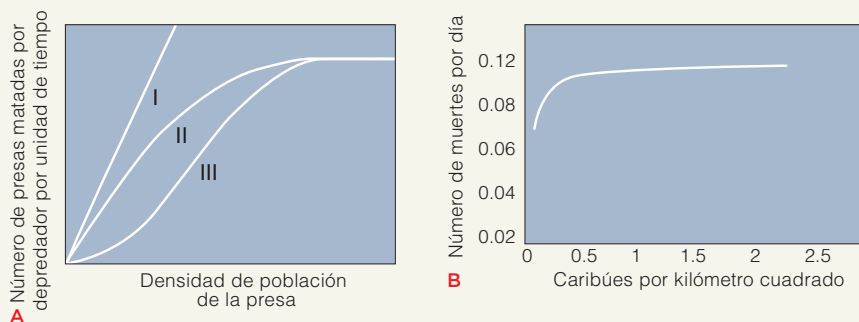


Figura 46.9 Animada (a) Tres modelos de respuesta de los depredadores a la densidad de presas. Tipo I: El consumo de presas aumenta linealmente a medida que la densidad de presas aumenta. Tipo II: El consumo de presas es alto al principio, luego se nivela cuando el estómago del depredador permanece lleno. Tipo III: Cuando la densidad de presas es baja toma más tiempo cazar una presa, así que la respuesta del depredador es baja. (b) Una respuesta tipo II en la naturaleza. Durante un mes del invierno en Alaska, B.W. Dale y sus colaboradores observaron cuatro jaurías de lobos (*Canis Lupus*) alimentándose de caribúes (*Rangifer tarandus*). La interacción cumple con el modelo tipo II para la respuesta funcional de los depredadores a la densidad de presas.

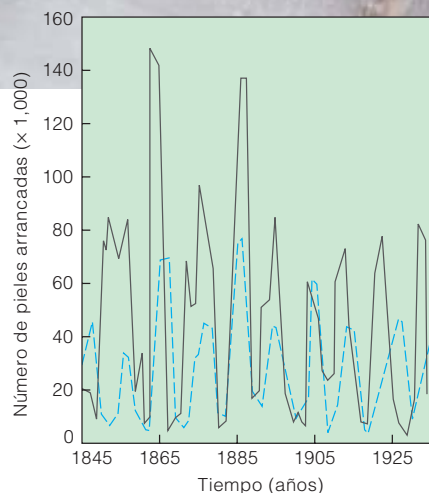
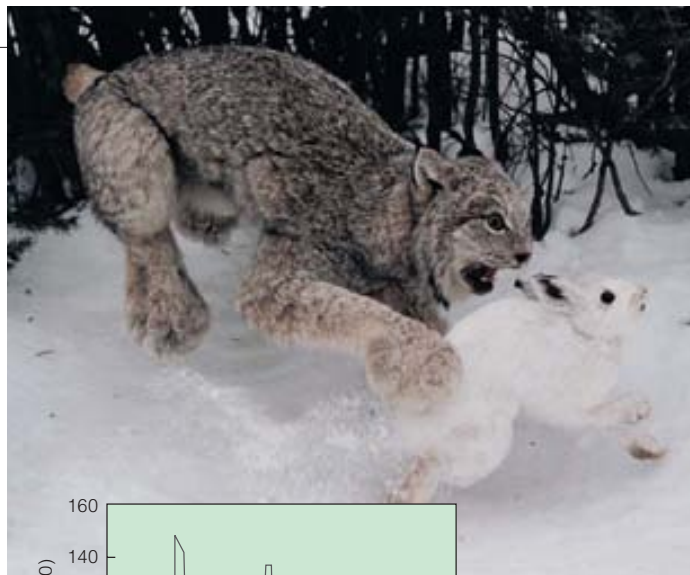


Figura 46.10 Gráfica de la abundancia del lince canadiense (línea punteada) y de la liebre americana (línea continua), basada en el número de pieles vendidas por los cazadores de la Hudson's Bay Company durante un periodo de 90 años. Charles Krebs observó que la depredación causa una mayor alerta entre las liebres americanas, que continuamente "miran sobre su hombro" durante la fase descendente de cada ciclo. La fotografía de la derecha apoya la hipótesis de Krebs de que existen tres niveles de interacción que incluye a las plantas. La gráfica puede ser una buena prueba si tiendes a aceptar las conclusiones de alguien más sin cuestionar sus bases científicas. Recuerda aquellas secciones del capítulo 1 que te introdujeron a la naturaleza de los métodos científicos. ¿Qué otros factores ejercen un impacto sobre el ciclo? ¿El clima varía con inviernos más severos imponiendo una mayor demanda de liebres (para mantener calientes a los linces) y por lo tanto con mayores tasas de mortalidad? ¿Compite el lince con otros depredadores, como los búhos? ¿Buscan los depredadores una presa alternativa durante los puntos bajos del ciclo de la liebre?

Considera una oscilación de 10 años en la población de un depredador, el lince canadiense y en la de la liebre americana que es su principal presa (figura 46.10). Para determinar las causas de este patrón, Charles Krebs y colaboradores rastrearon las densidades de población de la liebre americana durante 10 años en el valle del río Yukón en Alaska. Establecieron áreas de control de un kilómetro cuadrado y áreas experimentales. Usaron cercas para mantener alejados de ciertas áreas a los mamíferos depredadores. En otras zonas se utilizaron alimentos y fertilizantes adicionales para ayudar a que las plantas crecieran. Los investigadores capturaron y pusieron collares con radio a más de mil animales entre liebres, linces y otros y luego los liberaron.

En las áreas libres de depredadores, la densidad de liebres se duplicó. En las áreas con el doble de comida, se triplicó. En las áreas con más comida y pocos depredadores, se elevó 11 veces.

La manipulación experimental retrasó los descensos cíclicos en la densidad de población, pero no los detuvo. ¿Por qué no? Búhos y otras aves de rapiña volaban sobre las cercas. Sólo 9% de las liebres con collar murieron de hambre y los depredadores mataron a algunas otras. Krebs concluyó que un simple modelo depredador —presa o planta— herbívoro no explicaba completamente sus resultados. Otras variables intervenían, en una interacción multinivel.

Coevolución de depredadores y presas

Las interacciones entre depredadores y presas pueden influir en las características de las especies. Si una cierta característica genética de una especie la ayuda a escapar de la depredación, la frecuencia de esa característica será mayor. Si una característica de algún depredador ayuda a vencer la defensa de alguna de sus presas, también será favorecida. Cada mejora defensiva en la presa produce una mejora en los depredadores que la contrarresta, lo que a su vez provoca otra mejora defensiva y así sucesivamente en una carrera sin fin. La siguiente sección describe algunos resultados.

Para repasar en casa

¿Cómo cambian las poblaciones de depredadores y presas con el tiempo?

- Las poblaciones de depredadores muestran tres patrones generales de respuesta a los cambios en la densidad de las presas. Los niveles poblacionales de las presas pueden mostrar oscilaciones recurrentes.
- El número de poblaciones de depredadores y presas a menudo varía de maneras complejas que reflejan los múltiples niveles de interacción en una comunidad.
- Las poblaciones de depredadores y presas ejercen presiones selectivas unas sobre otras.

46.5 Carrera armada evolutiva

- Los depredadores estimulan mejores defensas de la presa y las presas generan depredadores más eficientes.
- Conexiones con Ricino, introducción al capítulo 14, Coevolución 18.12, Nematocistos 25.5.

Defensas de las presas

En capítulos anteriores, incluyendo el capítulo 25, se presentaron algunos ejemplos de defensa de las presas.



Muchas especies tienen partes duras que las hacen difíciles de comer. Picos en el cuerpo de las esponjas, las conchas de las almejas y los caracoles, los exoesqueletos de langostas y cangrejos, las espinas de erizos de mar; todas estas características ayudan a frenar a los depredadores y por lo tanto, contribuyen al éxito evolutivo.

También, muchos caracteres hereditarios contribuyen al **camuflaje**: la forma del cuerpo, los colores, el comportamiento o una combinación de factores hacen que un individuo se mezcle con su entorno. Los depredadores no se comen a las presas que no pueden encontrar. La sección 18.4 explica cómo los alelos que mejoraron el camuflaje de una presa, el ratón saltamontes, fueron adaptativos para hábitats particulares.

El camuflaje es muy utilizado. Las aves de pantano, conocidas como avetoros, viven entre cañas altas. Cuando se ve amenazado, el avetoro apunta su pico hacia el cielo y se confunde con las cañas (figura 46.11a). En un día con viento, el ave mejora el efecto bamboleándose suavemente. Una oruga con un patrón de coloración moteado parece ser excremento de pájaro (figura 46.11b). Las plantas del desierto del género *Lithops* generalmente parecen rocas (figura 46.11c) y sólo florecen durante una breve temporada de lluvia, cuando muchas otras plantas seducen a los herbívoros.

Muchas especies de presas contienen sustancias con sabor desagradable o que enferman a los depredadores. Algunas producen toxinas a través de procesos metabólicos. Otras usan armas químicas o físicas que alejan a los depredadores. Por ejemplo, después de que las babosas marinas se alimentan de una anémona de mar o de una medusa, pueden almacenar los nematocistos urticantes en sus propios tejidos (figura 25.42c).

Las hojas, los tallos y las semillas de muchas plantas contienen sustancias de sabor amargo, difíciles de digerir o tóxicos. ¿Recuerdas la introducción al capítulo 14? Ahí se explica cómo el ricino actúa para matar o enfermar a los animales. El aceite de ricino se produce en las semillas del ricino como defensa contra los herbívoros. La cafeína del café y la nicotina de las hojas de tabaco surgieron como defensa en contra de los insectos.

Muchas especies de presas anuncian su mal sabor o toxicidad con una **coloración de advertencia**. Tienen patrones de coloración brillante y colores que los depredadores aprenden a reconocer y a evitar. Por ejemplo, un sapo puede atrapar a una avispa una vez, pero el doloroso aguijonazo de este insecto le enseña al sapo que las rayas negras y amarillas significan “¡Evítame!”.

El **mimetismo** es una convergencia evolutiva en la forma del cuerpo; unas especies llegan a parecerse a otras. En algunos casos, dos o más organismos con una buena defensa terminan viéndose igual.

Figura 46.11 Camuflaje de la presa. (a) ¿Cuál pájaro? Cuando un depredador se acerca a su nido, el avetoro de lomo negro estira el cuello (que tiene el color de las cañas marchitas que lo rodean), apunta su pico hacia arriba y se mueve como una caña al viento. (b) ¿Sorpriente excremento de un ave? No. Esta coloración del cuerpo de una oruga y su capacidad para mantener su cuerpo en una posición rígida, la ayuda a camuflarse de las aves depredadoras. (c) Encuentra las plantas (*Lithops*) que se esconden de los herbívoros en el campo abierto con ayuda de su forma, patrón y coloración de piedras.



a Un modelo peligroso

b Uno de sus imitadores comestibles

c Otro imitador comestible

d Y otro imitador comestible

Figura 46.12 Ejemplos de mimetismo. Una especie de insectos comestibles tiene la apariencia de una especie tóxica o de sabor desagradable que ni siquiera está relacionada. (a) Una avispa con rayas amarillas puede dar un aguijonazo muy doloroso. Puede ser el modelo para avispas que no pican (b), escarabajos (c) y moscas (d) de apariencia muy similar.

En otras especies una presa deliciosa e inofensiva desarrolla la misma coloración de advertencia de un individuo de sabor desagradable o con una buena defensa (figura 46.12). Los depredadores evitarán las imitaciones luego de sentir el sabor desagradable, la secreción irritante o el doloroso aguijonazo de la especie a la que se parecen sus presas.

Cuando un animal se encuentra acorralado o está siendo atacado, su supervivencia depende de un último truco. Las zarigüeyas pretenden estar muertas. Otros animales asustan al depredador. La sección 1.7 describe un experimento que probó las defensas de la mariposa pavorreal, un despliegue de manchas que parecen ojos y un zumbido. Otras especies se esponjan, muestran los dientes o levantan las plumas del cuello (figura 26.19d). Cuando se sienten acorralados, animales como los zorritos, algunas serpientes, muchos sapos y algunos insectos, secretan o lanzan chorros de repelentes irritantes o apestosos (figura 46.13a).

Respuestas adaptativas de los depredadores

El éxito evolutivo de un depredador depende de que se coma la presa. La cautela, el camuflaje y las formas de evitar los repelentes son medidas de contraataque frente a las defensas de la presa. Por ejemplo, algunos escarabajos comestibles rocían sustancias venenosas a sus atacantes.

Un ratón saltamontes atrapa al escarabajo y entierra el aguijón en el suelo y luego se come la cabeza carente de protección (figura 46.13b). Algunas características evolutivas de los herbívoros son respuestas a las defensas de las plantas. El sistema digestivo de los koalas puede procesar las hojas aromáticas de eucalipto que enfermarían a otros mamíferos herbívoros.

También un depredador veloz caza más presas. Piensa en el chita, el animal más rápido del mundo. Uno fue cronometrado y corrió a 114 kilómetros (70 millas) por hora. Comparado con otros grandes felinos, el chita tiene patas más largas en relación con el tamaño del cuerpo y mandíbulas no retráctiles que actúan como cuñas que aumentan la contracción. La gacela de Thomson, su principal presa, puede correr mayores distancias pero no lo hace tan rápido (80 kilómetros por hora). Sin una ventaja al inicio, la gacela será vencida.

El camuflaje ayuda tanto a los depredadores como a las presas. Piensa en el oso polar blanco acechando a las focas en el hielo, en los tigres rayados agazapados en los pastizales y en los peces escorpión en el suelo marino (figura 46.13c). El camuflaje puede ser bastante espectacular entre insectos depredadores (figura 46.13d). Aun así, con cada nuevo carácter mejorado del camuflaje, los depredadores estimulan el desarrollo de una nueva habilidad de la presa para detectar al depredador.



Figura 46.13 Respuesta de los depredadores a las defensas de la presa. (a) Algunos escarabajos rocían sustancias irritantes a sus atacantes y los detienen por algún tiempo. (b) Los ratones saltamontes entierran la cola del escarabajo (que rocía el químico irritante) y se come la cabeza. (c) Este pez escorpión es un depredador venenoso que tiene flancos camuflados, múltiples colores y muchas espinas. (d) ¿Dónde terminan las flores rosadas y dónde empieza la mantis religiosa rosada?

46.6 Interacciones parásito-hospedero

- Los depredadores sólo tienen una breve interacción con la presa, pero los parásitos viven en sus hospederos.
- Conexión con Evolución y enfermedad 21.8.

Parásitos y parasitoides

Los **parásitos** pasan toda su vida, o parte de ella, viviendo en o sobre otros organismos de los cuales roban nutrientes. Aunque muchos parásitos son pequeños, pueden tener gran impacto sobre la población de sus hospederos. Muchos parásitos son patógenos: causan enfermedad a su hospedero. Por ejemplo, el *Myxobolus cerebralis* es un parásito de la trucha, el salmón y peces emparentados. Después de una infección, el pez hospedero desarrolla una enfermedad mortal (figura 46.14).

Aun cuando un parásito no causa síntomas tan dramáticos, la infección puede debilitar al hospedero de tal manera que lo hace más vulnerable a la depredación o menos atractivo a parejas potenciales. Algunas infecciones parasitarias causan esterilidad. Otras cambian la proporción sexual de la especie hospedera. Los parásitos afectan el número de hospederos alterando las tasas de natalidad y mortalidad. También afectan indirectamente a las especies que compiten con su hospedero. El declive de la trucha, debido a la enfermedad del remolino permite que la población de los peces competidores aumente.



Figura 46.14 (a) Una joven trucha con espina torcida y cola oscurecida causada por la enfermedad del remolino, que afecta al cartílago y nervios. Las deformidades de la mandíbula y los movimientos vertiginosos son otros síntomas. (b) Esporas del *Myxobolus cerebralis*, el parásito que causa la enfermedad. La enfermedad se presenta en muchos lagos y arroyos de los estados del norte y del noreste.



Figura 46.15 Cuscuta (*Cuscuta*) también conocida como yerba estranguladora o cabello del diablo. Esta planta parasitaria con flores casi no tiene clorofila. Sus tallos sin hojas crecen alrededor de una planta hospedera. Sus raíces modificadas penetran los tejidos vasculares del hospedero y absorben agua y nutrientes de ellos.

En ocasiones, la pérdida gradual de nutrientes durante una infección parasitaria provoca de forma indirecta la muerte. El hospedero está tan débil que no puede combatir las infecciones secundarias. Una muerte rápida es rara. Por lo general, la muerte sucede sólo después de que el parásito ataca a un nuevo hospedero, uno sin defensas coevolucionadas, o después de que el cuerpo es abrumado por una población grande de parásitos.

En términos evolutivos, matar al hospedero demasiado rápido es malo para el parásito. Idealmente, un hospedero vivirá lo suficiente para dar al parásito tiempo de producir muchos descendientes. Entre más sobrevive el hospedero, más descendientes puede producir el parásito. Es por esto que podemos predecir que la selección natural favorecerá a los parásitos que ejercen menos efectos fatales sobre el hospedero (sección 21.8).

En la unidad IV se describen muchos parásitos. Algunos pasan toda su vida en o sobre una sola especie de hospedero. Otros tienen diferentes hospederos durante diferentes etapas del ciclo de vida. Los insectos y otros artrópodos pueden actuar como **vectores**: organismos que transportan a un parásito de hospedero a hospedero.

Incluso algunas plantas son parásitas. Las especies no fotosintéticas como la cuscuta obtienen energía y nutrientes de una planta hospedera (figura 46.15). Otras especies realizan la fotosíntesis pero roban agua y nutrientes de su hospedero. Muchos muérdagos son así, sus raíces modificadas se adhieren a los tejidos vasculares de los árboles hospederos.

Muchas tenias, trematodos y algunos ascaris son parásitos invertebrados (figura 46.16). Al igual lo son las garrapatas, muchos insectos y algunos crustáceos.

Los **parasitoides** son insectos que depositan sus huevos en otros insectos. Las larvas nacen y se desarrollan en el cuerpo del hospedero, devoran sus tejidos y eventualmente lo matan. Esto es lo que hacen las moscas decapitadoras que matan a las hormigas de fuego, descritas en la introducción a este capítulo. Casi 15% de todos los insectos pueden ser parasitoides.

Los **parásitos sociales** son animales que sacan ventaja del comportamiento de un hospedero para completar su ciclo de vida. Los pájaros cucú y los tordos son parásitos sociales.



Figura 46.16 Los ascaris adultos (*Ascaris*), un endoparásito, dentro del intestino delgado de un cerdo huésped. Las secciones 25.6 y 25.11 muestran ejemplos de lombrices parásitas.

46.7 Extraños en el nido



Figura 46.17 Agente de control biológico: una avispa parasitoide criada comercialmente a punto de depositar un huevo en un pulgón. Después de que el huevo es depositado, nace una larva de avispa que devorará al pulgón desde adentro.

Agentes de control biológico

Algunos parásitos y parasitoides son criados comercialmente para ser utilizados como agentes de control biológico. El uso de tales agentes es promovido como alternativa a los pesticidas. Por ejemplo, algunas avispas parasitoides atacan a los pulgones que son plagas de las plantas (figura 46.17).

Los agentes de control biológico efectivo están adaptados a una especie específica de hospedero y a su hábitat. Son buenos en encontrar a los hospederos. Su tasa de crecimiento poblacional es alta comparada con la del hospedero. Sus descendientes son buenos para dispersarse. Además, tienen una respuesta a los cambios en la densidad de la presa de tipo III (sección 46.4), sin mucho intervalo de tiempo luego de que cambia el tamaño poblacional de la presa o del hospedero.

El control biológico no está libre de riesgos. Liberar muchas especies de agentes de control biológico en un área puede provocar la competencia entre ellas y disminuir su efectividad contra el objetivo. Además, en ocasiones, los parásitos introducidos atacan especies no objetivos aparte o en lugar de la especie para cuyo control fueron introducidos.

Por ejemplo, los parasitoides introducidos deliberadamente en las islas de Hawai atacaron el objetivo equivocado. Habían sido llevados para controlar la chinche boticario que es una plaga de los cultivos hawaianos. En su lugar, los parasitoides mataron indiscriminadamente a los escarabajos koa, que son los escarabajos nativos más abundantes de Hawai. Los parasitoides introducidos también han sido relacionados con el descenso de las poblaciones de muchas mariposas y polillas nativas de Hawai.

Para repasar en casa

¿Cuáles son los parásitos, los parasitoides y los parásitos sociales?

- Las especies de parásitos se alimentan de otras especies pero generalmente no matan al hospedero.
- Los parasitoides son insectos que se comen a otros insectos de adentro hacia afuera.
- Los parásitos sociales manipulan el comportamiento social de otras especies en su propio beneficio.

- El nombre de género del tordo (*Molothrus*) significa “intruso” en latín. Invaden los nidos de otras aves y ahí ponen sus huevos.

El tordo (*Molothrus ater*) surgió en las Grandes Planicies de América del Norte y eran comensales del bison. Las grandes manadas de estos robustos ungulados ponían en movimiento cantidades de deliciosos insectos a medida que migraban a través de los pastizales y, siendo devoradores de insectos, los tordos caminaban junto a los bisontes (figura 46.18a).

Los tordos son parásitos sociales que ponen sus huevos en los nidos construidos por otras aves, de forma que los polluelos son criados por padres sustitutos. Muchas especies se convirtieron en hospederos de los tordos, ya que no tenían la capacidad de reconocer las diferencias entre los huevos del tordo y sus propios huevos. Además, las crías del tordo fueron protegidas de manera innata contra ataques hostiles. Exigen ser alimentados por padres sustitutos casuales, a menudo más pequeños que ellos (figura 46.18b). Por miles de años, los tordos han perpetuado sus genes a expensas de los hospederos.

Cuando los pioneros americanos se trasladaron al oeste, muchos bosques fueron derribados para convertirlos en pastizales. Los tordos se movieron en otra dirección. Se adaptaron fácilmente a una vida con nuevos ungulados —vacas— en pastizales creados por el hombre. Comenzaron a penetrar en los bosques adyacentes y a explotar nuevas especies. Actualmente los tordos de cabeza café parasitan por lo menos a 15 tipos de aves de América del Norte. Algunas de esas aves se encuentran amenazadas o en peligro de extinción.

Además de ser oportunistas exitosos, los tordos son grandes reproductores. Una hembra puede poner un huevo diariamente durante 10 días, darle un descanso a sus ovarios, y hacer lo mismo una y otra vez en una sola temporada. Tanto como 30 huevos en 30 nidos representan muchos tordos.



Figura 46.18 (a) Los tordos (*Molothrus ater*) originalmente surgieron como comensales del bison de las grandes planicies de América del Norte. (b) Los tordos son parásitos sociales. El polluelo de la izquierda es un tordo. El pequeño padre adoptivo está criando al tordo en lugar de su propio descendiente.

46.8 Sucesión ecológica

- Qué especies están presentes en una comunidad que depende de factores físicos como el clima, factores bióticos tales como las especies que llegaron primero y la frecuencia de las alteraciones.
- Conexiones con Musgos 23.3, Líquenes 24.6; Bacterias fijadoras de nitrógeno 29.2.

Cambio sucesorio

La composición de especies en una comunidad puede cambiar con el tiempo. Las especies a menudo alteran su

hábitat de manera que permiten a otras especies llegar y reemplazarlas. A este tipo de cambio lo conocemos como cambio sucesorio.

El proceso de sucesión comienza con la llegada de una **especie pionera**, es decir, colonizadores oportunistas de nuevos hábitats o de hábitats nuevamente disponibles. Las especies pioneras tienen altas tasas de dispersión y crecimiento, maduran rápidamente y producen muchos descendientes. Después otras especies reemplazan a las pioneras, luego los reemplazos son a su vez reemplazados y así sucesivamente.

La **sucesión primaria** es un proceso que comienza cuando la especie pionera coloniza un hábitat desolado sin suelo, como una nueva isla volcánica o un terreno expuesto por el desprendimiento de algún glaciar (figura 46.19). Las especies pioneras más tempranas en colonizar un hábitat por lo general son los musgos y líquenes (secciones 23.3 y 24.6). Son pequeños, tienen un ciclo de vida corto y pueden tolerar la luz solar intensa, los cambios extremos de temperatura y poco o ningún suelo. Algunas especies pioneras también pueden ser plantas anuales fuertes con flores, cuyas semillas son dispersadas por el viento.

Las especies pioneras ayudan a construir y mejorar el suelo. Al hacerlo, pueden estar sentando las bases para su propio reemplazo. Muchas especies pioneras, se asocian con bacterias fijadoras de nitrógeno para poder crecer en un hábitat con poco nitrógeno. Las semillas de las especies posteriores encuentran refugio dentro de los matorrales de las pioneras. Los desechos orgánicos y los residuos se acumulan y al aumentar volumen y nutrientes al suelo, este material ayuda a otras especies a establecerse. Las especies sucesorias a menudo se esconden y más tarde desplazan a las primeras.

En la **sucesión secundaria** un área alterada dentro de una comunidad se recupera. Si todavía existe el suelo mejorado, la sucesión secundaria puede ser rápida. Comúnmente ocurre en campos abandonados, bosques quemados y áreas donde las plantas murieron por erupciones volcánicas.

Factores que afectan la sucesión

Cuando se desarrolló el concepto de sucesión ecológica al final del siglo XIX, se pensó que se trataba de un proceso predecible y direccional. Los factores físicos como el clima, la altitud y el tipo de suelo fueron considerados como los principales determinantes de cuáles especies aparecían en qué orden durante la sucesión. Además, con esta perspectiva, la sucesión culmina en una “comunidad climática”, o sea una colección de especies que persistirán a lo largo del tiempo y serán reconstituidas al ocurrir una perturbación.

Actualmente, los ecólogos saben que la composición de especies de una comunidad cambia con frecuencia de manera impredecible. Las comunidades no viajan a través de una ruta bien trazada hacia algún tipo de estado climático predeterminado.

Los eventos aleatorios pueden determinar el orden en que aparecen las especies en un hábitat y así afectar el curso



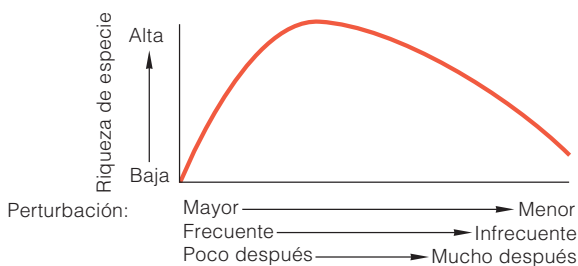
Figura 46.19 Un patrón observado de sucesión primaria en la región Glacier Bay de Alaska. (a) Cuando los glaciares se repliegan, el agua filtra minerales de las rocas y la grava que va quedando atrás. (b) Las especies pioneras incluyen líquenes, musgos y algunas plantas con flores como la driada de la montaña (*Dryas*), que se asocia con bacterias fijadoras de nitrógeno. En 20 años, los alisos, los álamos y los sauces tomarán el control. Los alisos también tienen simbiontes fijadores de nitrógeno. (c) En 50 años, los alisos formarán densos matorrales donde crecerán álamos, cicuta y abetos siempreverdes. (d) Después de 80 años, la cicuta y los abetos siempreverdes sobrepasarán a los sauces. (e) En áreas sin glaciares por más de 100 años los abetos Sitka han sido la especie predominante.

Figura 46.20 Un laboratorio natural para la sucesión después de la erupción del Monte Santa Helena en 1980. **(a)** La comunidad ubicada en la base de este volcán fue destruida. **(b)** En menos de una década aparecieron las especies pioneras. **(c)** Doce años después, los vástagos de una especie dominante tomaron el control.

de sucesión. La llegada de cierta especie puede facilitar o dificultar el establecimiento de otras. Por ejemplo, la hierba de la resaca (pasto marino) sólo puede crecer en la costa si las algas ya han colonizado esa área. Las algas actúan como un sitio de anclaje para la hierba. En cambio, cuando la artemisa se establece en un hábitat seco, las sustancias que secreta hacia el suelo mantienen alejada a la mayoría de las otras plantas.

Los ecólogos tuvieron la oportunidad de investigar estos factores después de que la erupción del Monte Santa Helena, en 1980, acabara con casi 600 kilómetros cuadrados (235 millas cuadradas) de bosque en el estado de Washington (figura 46.20). Los ecólogos registraron el patrón natural de colonización. También realizaron experimentos en áreas dentro de la zona de la erupción. Agregaron semillas de especies pioneras en algunas regiones y dejaron otras sin semillas. Los resultados mostraron que algunas pioneras ayudaban a establecer a otras plantas que llegaban después. Diferentes pioneras mantenían fuera a las especies que llegaban después.

Las perturbaciones también pueden influir en la composición de especies de una comunidad. Según la **hipótesis de perturbación intermedia**, la riqueza de especies es mayor en comunidades donde las perturbaciones son moderadas en intensidad o frecuencia. En tales hábitats hay suficiente tiempo para que nuevos colonizadores lleguen y se establezcan pero no para que la exclusión competitiva provoque extinciones:



En pocas palabras, el punto de vista moderno de la sucesión sostiene que la composición de especies de una comunidad se ve afectada por 1) factores físicos como el suelo y el clima, 2) eventos fortuitos como el orden en que llegan las especies, y 3) la dimensión de las perturbaciones en un hábitat. Como los factores segundo y tercero pueden variar incluso entre dos regiones geográficamente cercanas, por lo general, es muy difícil predecir con exactitud cómo se verá una comunidad en particular en un determinado momento del futuro.



Para repasar en casa

¿Qué es sucesión?

- Sucesión, un proceso en el que una serie de especies reemplaza a otra, en un periodo de tiempo. Puede ocurrir en un hábitat desolado (sucesión primaria) o en una región en la que anteriormente hubo una comunidad (sucesión secundaria).
- Los eventos fortuitos hacen que los cambios de sucesión sean difíciles de predecir.

- La pérdida o adición incluso de una especie puede desestabilizar el número y la abundancia de especies en una comunidad.
- Conexión con Muerte súbita del roble 22.8.

El rol de las especies clave

Como ya leíste antes, las perturbaciones físicas cortas pueden influir en la composición de especies de una comunidad. Los cambios prolongados en el clima o en alguna otra variable ambiental también tienen efecto. Además, un cambio en las interacciones entre especies puede alterar dramáticamente la comunidad favoreciendo a algunas especies y dañando a otras.

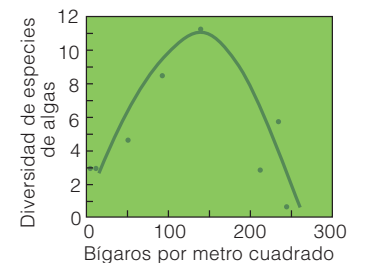
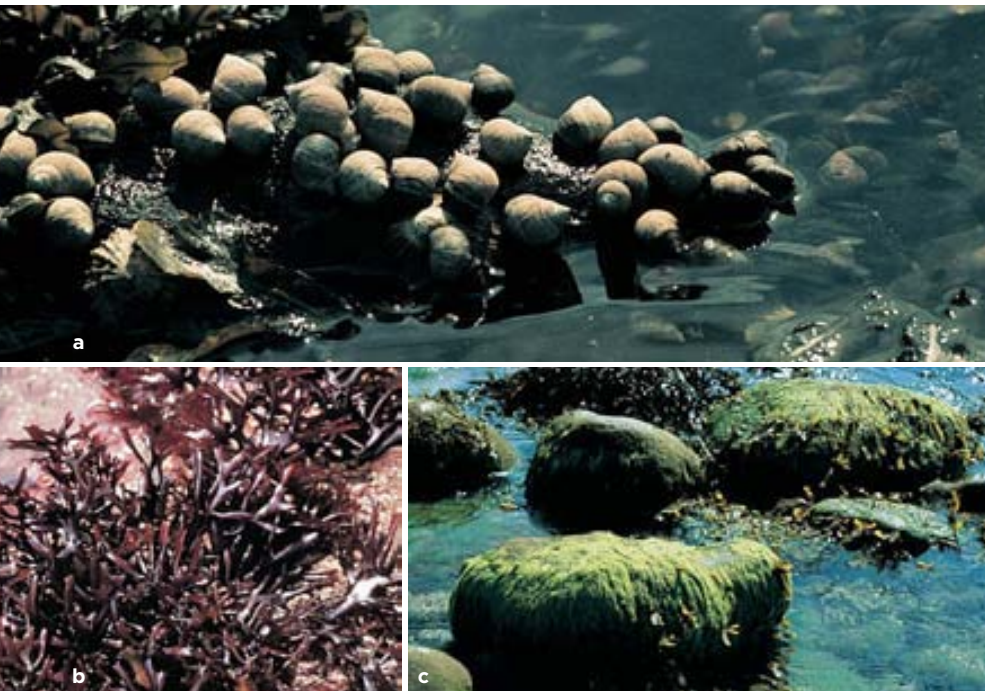
El equilibrio de fuerzas en una comunidad nos llega a la mente cuando observamos los efectos de una especie clave. Una **especie clave** tiene un efecto desproporcional sobre una comunidad en relación con su abundancia. Robert Paine fue el primero en describir el efecto de una especie clave después de sus experimentos sobre las costas rocosas de California. Las especies que vivían en la zona rocosa intermareal soportaban el golpe de las olas adhiriéndose a las rocas. Una roca a la cual adherirse es un factor limitante. Paine estableció áreas de control con la estrella de mar *Pisaster ochraceus* y sus principales presas: lapas y mejil-

lones. En las áreas experimentales, Paine retiró a todas las estrellas de mar.

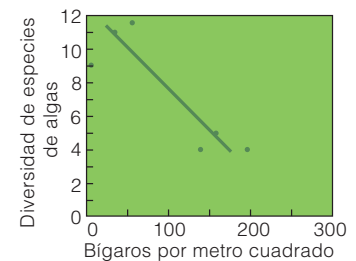
Los mejillones (*Mytilus*) son la presa preferida de las estrellas de mar y en ausencia de estrellas de mar, se apoderaron de las áreas experimentales de Paine; se convirtieron en los competidores más fuertes y superaron a otras siete especies de invertebrados. En esta zona intermareal, la depredación provocada por las estrellas de mar normalmente mantiene alto el número de especies de presa porque restringe la exclusión competitiva por parte de los mejillones. Retira todas las estrellas de mar y la comunidad se reducirá de 15 a ocho especies.

El impacto de una especie clave puede variar entre hábitats que difieren en el arreglo de especies. Los bigáros (*Littorina littorea*) son caracoles devoradores de algas que viven en la zona de mareas. Jane Lubchenco descubrió que su eliminación puede aumentar o disminuir la diversidad de las especies de algas, dependiendo del hábitat (figura 46.21).

En los estanques, los bigáros prefieren comer cierta alga (*Enteromorpha*) que puede crecer más que otras especies de algas. Manteniendo a esa alga a raya, el bigáro ayuda a otras especies de algas menos competitivas a sobrevivir. Sobre las rocas de la zona baja intermareal dominan las algas *Chondrus* y otras algas rojas y fuertes. Aquí, el bigáro se alimenta de las algas menos competitivas. Los bigáros



d Diversidad de algas en estanques



e Diversidad de algas en rocas expuestas a mareas altas

Figura 46.21 Efecto de la competencia y la depredación en una zona intermareal. (a) El bigáro (*Littorina littorea*) afecta el número de especies de algas de diferentes maneras en diferentes hábitats marinos. (b) *Chondrus* y (c) *Enteromorpha*, dos tipos de alga en sus hábitats naturales. (d) Al alimentarse del alga dominante en los estanques (*Enteromorpha*), el bigáro estimula la supervivencia de especies de algas menos competitivas que de otra manera no sobrevivirían. (e) La *Enteromorpha* no crece en las rocas. Aquí, la *Chondrus* es dominante. El bigáro encuentra dura a la *Chondrus* y en su lugar se alimenta de especies de algas menos competitivas. Al hacerlo, el bigáro disminuye la diversidad de algas en las rocas.

Tabla 46.2 Resultados de la introducción de algunas especies en Estados Unidos

Especie introducida	Origen	Modo de introducción	Resultado
Jacinto de agua	América del Sur	Introducido intencionalmente (1884)	Tuberías tapadas; otras plantas desaparecieron
Enfermedad del olmo holandés <i>Ophiostoma ulmi</i> (hongo)	Asia (a través de Europa)	Accidental; en madera infectada (1930)	Millones de olmos maduros destruidos
Escarabajo de madera (vector)		Accidental; en madera descortezada (1909)	
Chancro del castaño	Asia	Accidental; en plantas de ornato (1900)	Casi todos los castaños americanos muertos
Mejillón cebra	Rusia	Accidental; en los depósitos de agua de una barco (1985)	Tuberías y válvulas de agua de plantas de energía obstruidas; bivalvos nativos desplazados en los Grandes Lagos.
Escarabajo japonés	Japón	Accidental; en iris y azaleas (1911)	Cerca de 300 especies de plantas desfoliadas
Lamprea de mar	Atlántico del Norte	Accidental; en los cascos de los barcos (década de 1860)	La trucha y otras especies de peces destruidas en los Grandes Lagos
Estornino europeo	Europa	Liberación intencional, Cd. De Nueva York (1890)	Gana la competencia a las aves nativas que habitan en cavidades; daño a los cultivos; vector de enfermedades de los cerdos
Nutria	América del Sur	Liberación accidental de animales cautivos criados por su piel (1930)	Daño a los cultivos, destrucción de diques y de pantanos

estimulan la riqueza de especies en los estanques pero sobre las rocas la reducen.

No todas las especies clave son depredadoras. Por ejemplo, los castores pueden ser una especie clave. Estos grandes roedores derriban árboles mordisqueando los troncos. Algunos de los árboles caídos son usados para construir presas donde antes sólo existía un arroyo poco profundo. Así, la presencia de los castores repercute en el tipo de peces e invertebrados acuáticos que están presentes.

La introducción de especies puede alterar el equilibrio

La inestabilidad también ocurre cuando los residentes de una comunidad establecida se salen de su área de residencia y se reubican exitosamente en otra parte. Este tipo de movimiento direccional, llamado dispersión geográfica, sucede de tres maneras.

Primero, por varias generaciones, una población puede extenderse desde su área de residencia moviéndose lentamente hacia otras regiones hospitalarias. Segundo, una población podría ser movida de su área de residencia por un movimiento continental, a un paso lento casi imperceptible durante largos periodos de tiempo. Tercero, algunos individuos pueden ser transportados rápidamente a través de largas distancias, un evento conocido como dispersión a grandes distancias. Las aves que viajan largas distancias facilitan este tipo de dispersión transportando semillas de plantas. Durante algún tiempo, los humanos han sido la causa principal de la dispersión a grandes distancias. Han introducido especies que los benefician, por ejemplo, al llevar cultivos de América a Europa. También han transportado, sin saberlo, pasajeros clandestinos, como cuando el escarabajo longicórneo fue importado de Asia junto con productos de madera.

Cuando escuches a alguien hablar con entusiasmo de las especies exóticas, puedes estar seguro de que no se trata de un ecólogo. Una **especie exótica** es un residente de una comunidad establecida que fue dispersada de su área de residencia y se estableció en otro lugar. A diferencia de muchas especies importadas que nunca se arraigaron fuera del área de residencia, una especie exótica se introduce de manera permanente en una nueva comunidad.

En su nueva ubicación, la especie exótica no tiene competencia ni depredadores ni parásitos ni enfermedades, como sucede en su lugar de origen. Liberada de sus restricciones normales, la especie exótica puede ganar la competencia a especies similares nativas de este nuevo hábitat.

Ya sabes cómo algunas especies importadas están afectando la estructura comunitaria. La introducción al capítulo describió cómo las hormigas rojas de fuego que llegaron de América del Sur sacaron de la competencia a las especies de hormigas norteamericanas. La muerte súbita del roble, descrita en la sección 22.8, es causada por un protista de Asia. Un parásito de Europa es la causa de la enfermedad del remolino de la trucha. La lista de especies exóticas perjudiciales es tristemente larga. La tabla 46.2 contiene algunas especies importadas conocidas y la siguiente sección describe otras cuatro con cierto detalle.

Para repasar en casa

¿Cómo una sola especie puede afectar la estructura comunitaria?

- Una especie clave es aquella que ejerce un efecto importante sobre la riqueza y la abundancia relativa de especies en un hábitat.
- La eliminación de una especie clave o la introducción de una especie exótica puede afectar el tipo y la abundancia de especies en una comunidad.

46.10 Invasores exóticos

■ Las especies no nativas introducidas por la actividad humana están afectando a las comunidades nativas de todos los continentes.

■ Conexión con Algas verdes 22.9.

Algas guerreras

Las largas, verdes y frondosas ramas de la *Caulerpa taxifolia* se ven muy bien en los acuarios de agua salada, así que los investigadores del Acuario de Stuttgart, en Alemania, desarrollaron una variedad estéril de esta alga verde y la compartieron con otro instituto marino. ¿Fue del Museo Oceanográfico de Mónaco que esta variedad híbrida escapó al exterior? Algunos dicen que sí, en Mónaco dicen que no.

De cualquier modo, una pequeña porción de la variedad del acuario fue encontrada creciendo en el Mediterráneo cerca de Mónaco en 1984. Los motores de los barcos y las redes de pesca dispersaron el alga y ahora cubre decenas de miles de acres del suelo marino en los mares Mediterráneo y Adriático (figura 46.22a).

¿Qué tan nociva es la *C. taxifolia*? La especie de acuario puede sobrevivir en costas arenosas y rocosas, y en el fango. Puede vivir 10 días después de haber sido abandonada en los pantanos. A diferencia de sus parientes tropicales, también puede sobrevivir en aguas frías y contaminadas. Tiene el potencial de desplazar algas endémicas, debido en gran parte a la producción de una toxina (Caulerpenina) que envenena invertebrados y peces, incluyendo devoradores de algas que mantienen a raya a otras algas.

En el año 2000, unos buzos descubrieron *C. taxifolia* creciendo cerca de la costa del sur de California. Alguien debió haber arrojado el agua de un acuario en el drenaje o en la laguna directamente. El gobierno y grupos privados

entraron de inmediato en acción. Hasta ahora, la erradicación y los programas de vigilancia han funcionado, pero a un costo de \$3.4 millones de dólares.

Ahora la importación de *C. taxifolia* o de cualquier especie relacionada es ilegal en Estados Unidos. Para proteger a las comunidades acuáticas nativas, el agua de los acuarios nunca debe ser vaciada en los drenajes. Debe ser vaciada en el fregadero o en el inodoro para que el tratamiento de aguas residuales pueda matar a las esporas de las algas (sección 22.9).

Las plantas que invadieron Georgia

En 1876, el kudzu (*Pueraria montana*) fue introducido a Estados Unidos, desde Japón. En su hábitat nativo, esta enredadera perenne es una leguminosa bien portada con un extenso sistema de raíces. Parecía ser una buena idea utilizarla como forraje y para controlar la erosión de las pendientes. Pero el kudzu creció rápido en el sureste estadounidense. No había herbívoros nativos ni patógenos adaptados para atacarlo. Las especies de plantas competidoras no representaban una amenaza seria para él.

Sin nada que lo detenga, el kudzu puede crecer 60 metros (200 pies) al año. Actualmente cubre las riberas, los árboles, lo postes de teléfono, las casas y casi todo lo que encuentra a su paso (figura 46.22b). El kudzu soporta el fuego y vuelve a crecer a partir de sus raíces tan profundas. Las cabras que se alimentan de ella y los herbicidas ayudan; pero las cabras se comen casi cualquier otra planta que encuentran junto a ella y los herbicidas envenenan las reservas de agua dulce. La invasión de kudzu se extiende desde Connecticut hasta Florida, y ha sido registrada en Arkansas. Ha cruzado ya el río Mississippi hasta Texas. Debido a la dispersión a grandes distancias, ahora también es una especie invasora en Oregon.



Figura 46.22 (a) Cepa de acuario de *Caulerpa taxifolia* sofocando otro ecosistema marino diversamente rico.

(b) Kudzu (*Pueraria montana*) invadiendo parte de Lyman, Carolina del Sur. Esta enredadera se ha vuelto invasiva en muchos estados, de costa a costa. Ruth Duncan de Alabama (arriba), quien fabrica 200 canastas de kudzu al año, no puede igualar el paso.



Figura 46.23 ¿Cerca a prueba de conejos? No tanto. Esta foto muestra parte de una cerca construida en 1907 para detener a los conejos que estaban causando desastres en la vegetación de Australia. La cerca no resolvió el problema de los conejos, pero sí restringió los movimientos de la fauna nativa, como por ejemplo los canguros y los emús.

Por el lado positivo, los asiáticos usan un almidón extraído del kudzu en bebidas, medicamentos herbolarios y dulces. Una planta procesadora de kudzu en Alabama podría exportar este almidón a Asia, donde actualmente la demanda excede la producción. Además, el kudzu puede ayudar a salvar los bosques; puede ser una fuente alternativa para fabricar papel y otros productos de madera. Actualmente, cerca de 90% del papel asiático proviene del kudzu.

Los conejos que devoraron Australia

En Australia, durante el siglo XIX, los colonizadores británicos no pudieron establecer vínculos con los koalas ni con los canguros, así que importaron animales domésticos de su hogar. En 1859, en lo que sería el inicio de un gran desastre ecológico, un terrateniente del norte de Australia importó y liberó dos docenas de conejos europeos (*Oryctolagus cuniculus*). Gran alimento y magnífico material para la cacería, esa era la idea. Una hábitat ideal para el conejo, sin depredadores naturales, esa era la realidad.

Seis años después el terrateniente había matado 20,000 conejos y era acosado por otros 20,000. Los conejos desplazaron al ganado y provocaron la disminución de la fauna nativa. Ahora entre 200,000 y 300,000 millones de conejos saltan de un lado a otro en la porción sur del país. Se alimentan de los pastos en las temporadas buenas y comen la corteza de los arbustos y los árboles durante las sequías. Grandes hordas de conejos convierten los pastizales en desiertos erosionados. Sus madrigueras debilitan el suelo y preparan el escenario para una extendida erosión.

Los conejos han sido atacados con armas de fuego, sus madrigueras han sido fumigadas y dinamitadas. Los primeros ataques mataron a 70% de ellos, pero los conejos resurgieron en menos de un año. Cuando una cerca de 2,000 millas de largo fue construida para proteger el oeste de Australia, los conejos corrieron de un lado al otro antes de que los trabajadores pudieran terminar el trabajo (figura 46.23).

En 1951, el gobierno introdujo el virus mixoma que normalmente infecta a los conejos de América del Sur. El virus

causa mixomatosis. La enfermedad tiene efectos leves sobre un hospedero coevolucionado pero casi siempre mata al *O. cuniculus*. Las pulgas y los mosquitos transmiten el virus a nuevos huéspedes. Sin defensas coevolucionadas contra el virus importado, los conejos europeos murieron en manadas. Pero la selección natural, desde entonces, ha propiciado un aumento en las poblaciones de conejos resistentes al virus importado.

En 1991, en una isla deshabitada del Golfo de Spencer en Australia, los investigadores liberaron conejos inyectados con un calicivirus. Los conejos murieron debido a coágulos de sangre en pulmones, corazón y riñones. Pero en 1995 el virus de prueba escapó de la isla a tierra firme, quizá a través de insectos vectores.

La combinación de los dos virus importados, junto con los métodos de control tradicionales ha logrado controlar la población de conejos. Todavía hay conejos, pero la vegetación está creciendo otra vez y los herbívoros nativos están aumentando en número.

Ardillas grises contra ardillas rojas

La ardilla gris del oriente (*Sciurus carolinensis*) es nativa del este de América del Norte, donde es vista con buenos ojos en bosques, patios y parques. Se ha hecho también muy común en el Reino Unido y en partes de Italia, en donde fue introducida. Aquí, la ardilla es considerada una plaga exótica que ha sobrevivido a expensas de la ardilla roja (*Sciurus vulgaris*) nativa de Europa. En el Reino Unido, las ardillas grises importadas ahora sobrepasan a las rojas nativas en una proporción de 66 a 1.

Las ardillas grises aventajan a sus primas europeas porque son especialistas en detectar y robar las nueces que las ardillas rojas han almacenado para el invierno. Además, las ardillas grises portan y transmiten un virus que mata a las ardillas rojas británicas, pero que no las afecta a ellas.

Para proteger a las ardillas rojas que aún quedan, los británicos han comenzado a atrapar y matar a las ardillas grises. También se realizan esfuerzos para desarrollar un medicamento anticonceptivo que sería efectivo contra las ardillas grises, pero no contra las rojas nativas.

- La riqueza y la abundancia relativas de especies difieren de un hábitat o región del mundo a otro.
- Conexión con Biogeografía 17.1.

La **biogeografía** es el estudio científico de cómo se distribuyen las especies en el mundo natural (sección 17.1). Vemos patrones que se relacionan con diferencias en la luz solar, la temperatura, la lluvia y otros factores que varían con la latitud y la elevación o la profundidad del agua. Otros patrones se relacionan con la historia de un hábitat y de la especie que ahí vive. Cada especie tiene su propia fisiología, capacidad de dispersión, requerimientos de recursos e interacción con otras especies.

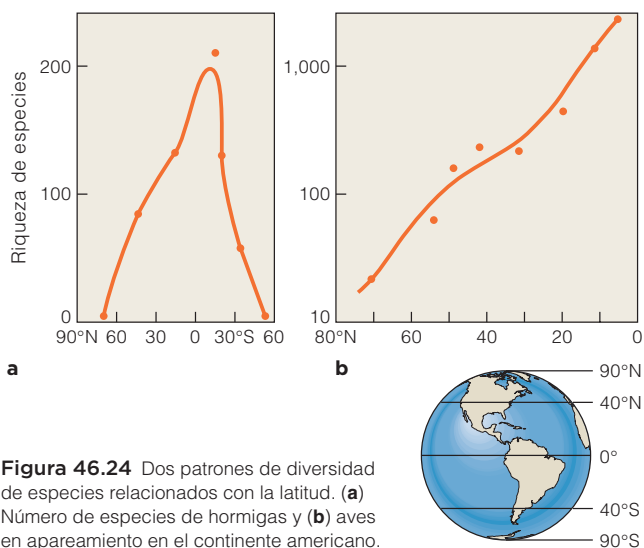


Figura 46.24 Dos patrones de diversidad de especies relacionados con la latitud. (a) Número de especies de hormigas y (b) aves en apareamiento en el continente americano.

Tierra firme y patrones marinos

Quizá el patrón de riqueza de especies más impresionante se relaciona con la distancia del ecuador. Para muchos grandes grupos de plantas y animales, el número de especies es mayor en los trópicos y disminuye del ecuador hacia los polos. La figura 46.24 ilustra dos ejemplos de este patrón. Considera sólo unos cuantos factores que ayudan al surgimiento de tal patrón y a mantenerlo.

Primero, por razones que ya se explicaron en la sección 48.1, las latitudes tropicales interceptan la luz solar más intensa y reciben más lluvia y su temporada de crecimiento es más larga; como resultado, la disponibilidad de recursos tiende a ser mayor y más confiable en los trópicos que en cualquier otra parte. Un resultado es un grado de interrelaciones especializadas que serían imposibles cuando las especies están activas por periodos más cortos.

Segundo, las comunidades tropicales han estado surgiendo por mucho tiempo. Algunas comunidades templadas no empezaron a formarse sino hasta el final de la última era de hielo.

Tercero, la riqueza de especies puede ser auto reforzante. El número de especies de árboles en los bosques tropicales es más grande que en bosques comparables a latitudes más elevadas. Donde más especies de plantas compiten y coexisten, más especies de herbívoros también coexisten, parcialmente debido a que una sola especie de herbívoro puede resistir todas las defensas químicas de todas las plantas. Además, más depredadores y parásitos pueden surgir en respuesta a más tipos de presa y hospedero. Los mismos principios se aplican a los arrecifes tropicales.

Patrones de Islas

Como viste en la sección 45.4, las islas son laboratorios para el estudio de las poblaciones. También han sido laboratorios para estudiar a las comunidades. Por ejemplo, a mediados de los años 60 las erupciones volcánicas forma-

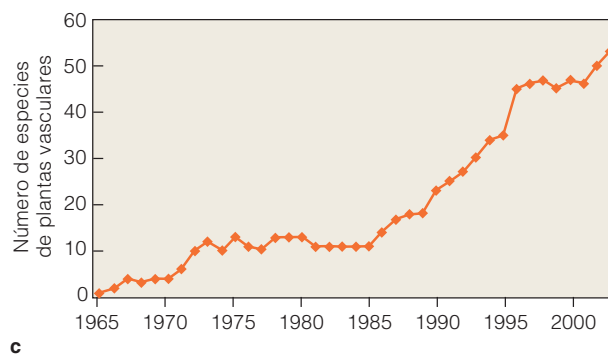


Figura 46.25 Surtsey, una isla volcánica, al momento de su formación (a) y en 1983 (b). La gráfica (c) muestra el número de especies de plantas vasculares encontradas en estudios anuales. Las gaviotas comenzaron a anidar en la isla en 1986.

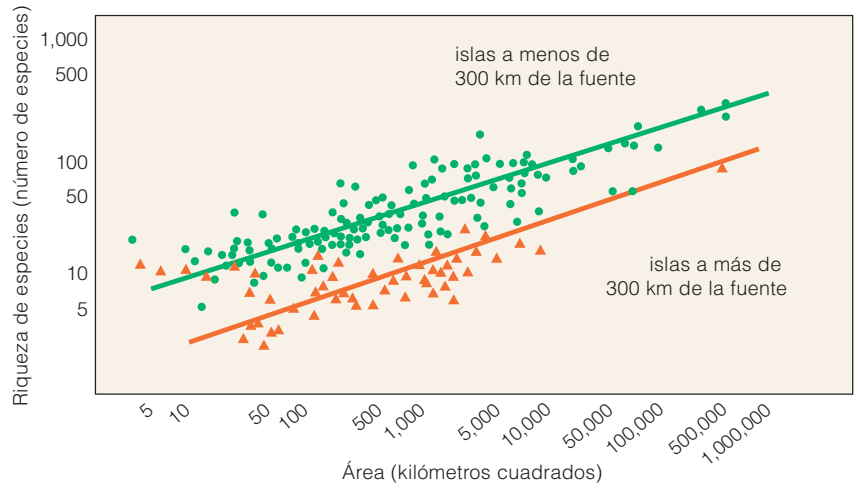
Figura 46.26 Patrones de biodiversidad de la isla.

Efecto de la distancia: la riqueza de especies en islas de un determinado tamaño disminuye a medida que aumenta la distancia de una fuente de colonizadores. Los círculos verdes son valores para las islas que están a menos de 300 km de la fuente de colonizadores. Los triángulos anaranjados son valores para las islas a más de 300 km (190 millas) de una fuente de colonizadores.

Efecto del área: Entre islas que se encuentran a la misma distancia de una fuente de colonizadores, las islas más grandes tienen a mantener más especies que las pequeñas.

Investiga: ¿Cuál es más probable que tenga más especies, una isla de 100 km² que está a más de 300 km de una fuente colonizadora o una isla de 500 km² que se encuentra a menos de 300 km de una fuente de colonizadores?

Respuesta: La isla de 500 km².



ron una nueva isla a 44 kilómetros (21 millas) de la costa de Islandia. A esta isla se le llamó Surtsey (figura 46.25). Bacterias y hongos fueron los primeros colonos. La primera planta vascular se estableció en la isla en 1965. Los musgos aparecieron dos años después y sobrevivieron (figura 46.25b). Los primeros líquenes fueron hallados cinco años después de eso. La tasa de arribo de nuevas plantas vasculares se aceleró de manera considerable después de que una colonia de gaviotas se estableciera en la isla en 1986 (figura 46.25c). Este ejemplo ilustra el importante papel que juegan las aves en la introducción de especies a una isla.

El número de especies en Surtsey no seguirá creciendo por siempre. ¿Podemos estimar cuántas especies habrá cuando los números se nivelen? La **teoría de biogeografía de islas** aborda esta cuestión. Según esta teoría, el número de especies que viven en una isla refleja un equilibrio entre las tasas de inmigración de nuevas especies y las tasas de extinción de las especies establecidas. La distancia entre una isla y la fuente de colonos en tierra firme afecta la tasa de inmigración. El tamaño de una isla afecta tanto las tasas de inmigración como las de extinción.

Considera primero el **efecto de la distancia**: las islas lejanas a una fuente de colonos reciben menos inmigrantes que las que están cerca de una fuente. Muchas especies no pueden dispersarse muy lejos, así que no aparecerán a gran distancia de tierra firme.

La riqueza de especies también está moldeada por el **efecto del área**: las islas grandes tienden a mantener más especies que las pequeñas. Más colonos aparecerán en una isla más grande en virtud únicamente de su tamaño. Además, las islas grandes tienden a ofrecer enorme variedad de hábitats como altas y bajas elevaciones. Estas opciones hacen más probable que un nuevo arribo encuentre un hábitat agradable. Finalmente, las islas grandes pueden mantener poblaciones más grandes de especies que las islas pequeñas. Entre mayor sea una población, menos probable es que se extinga por un evento azaroso.

La figura 46.26 ilustra cómo las interacciones en el efecto de la distancia y el efecto del área pueden influir en el número de especies en las islas.

Robert H. MacArthur y Edward O. Wilson fueron los primeros en desarrollar la teoría de biogeografía de islas, a finales de los años 60. Desde entonces, ha sido modificada y su uso se ha extendido para ayudar a los científicos a pensar en los hábitats isleños: escenarios naturales rodeados por un “mar” de hábitats degradados. Muchos parques y reservas de vida silvestre entran en esta descripción. Los modelos basados en islas pueden ayudar a estimar el tamaño de un área que debe ser protegida como reserva para asegurar la supervivencia de una especie.

Un comentario más acerca de las comunidades isleñas: una isla a menudo difiere de su fuente de colonos en aspectos físicos como lluvia y tipo de suelo. También difiere respecto a las series de especies; no todas las especies llegan a la isla. Como resultado de estas diferencias, una población de una isla a menudo enfrenta mayores presiones de selección que los parientes de la misma especie que viven en tierra firme y que evolucionan de diferente manera.

En un patrón opuesto al desplazamiento de individuos, una especie puede encontrarse en una isla que no albergue a un competidor importante que sí se encuentra en tierra firme. En ausencia de esta competencia, las características de la población isleña pueden parecerse más a las de los competidores que dejaron atrás.

Para repasar en casa

¿Cuáles son algunos de los patrones biogeográficos en la riqueza de especies?

- Por lo general, la riqueza de especies es mayor en los trópicos y más baja en los polos. Los hábitats tropicales tienen condiciones que muchas especies pueden tolerar, y las comunidades tropicales a menudo han estado evolucionando por más tiempo que las comunidades templadas.
- Cuando se forma una nueva isla, la riqueza de especies aumenta con el tiempo y luego se nivela. El tamaño de una isla y la distancia a la que se encuentra de una fuente de colonos influye en su riqueza de especies.

El aumento en el comercio mundial y barcos más veloces están contribuyendo al aumento en la tasa de introducción de especies en América del Norte. Los barcos más veloces significan viajes más cortos, lo que incrementa la probabilidad de que las plagas sobrevivan al viaje. Los insectos devoradores de madera de Asia aparecen con alarmante frecuencia en la madera de los cajones y los carretes usados para empacar los cables de acero. Algunos de estos insectos como el escarabajo longicórneo de Asia, hoy representan una seria amenaza para los bosques de América del Norte.

¿Por qué opción votarías?

¿Vale la pena aumentar los costos de los artículos por inspeccionar la mercancía importada para detectar especies exóticas potencialmente nocivas? Visita CengageNow para ver los detalles y vota en línea.



Resumen

Sección 46.1 Cada especie ocupa un cierto **hábitat** caracterizado por propiedades físicas y químicas y por una serie de otras especies que viven en él. Todas las poblaciones de todas las especies de un hábitat forman una **comunidad**. Cada especie en la comunidad tiene su propio **nicho** o forma de vida. Las interacciones de las especies entre miembros de una comunidad incluyen **comensalismo**, que no ayuda ni daña a ninguna de las especies; **mutualismo**, que beneficia a ambas especies; **competencia interespecífica**, que daña a ambas especies, y **parasitismo** y **depredación**, en las que una especie se beneficia a expensas de otra. El comensalismo, el mutualismo y el parasitismo pueden formar una **simbiosis**, en la que las especies viven juntas. Las especies que interactúan pueden sufrir una **coevolución**.

Sección 46.2 En un mutualismo, dos especies interactúan y ambas se benefician. Algunos mutualistas no pueden completar su ciclo de vida sin la interacción.

Sección 46.3 A través del proceso de **exclusión competitiva** una especie le gana la competencia a una rival, cuyos requerimientos de recursos son los mismos, lo que la lleva a la extinción. El **desplazamiento de caracteres** hace menos parecidas a las especies en competencia, lo que facilita la **distribución de recursos**.

■ Usa la animación de CengageNow para aprender acerca de las interacciones competitivas.

Secciones 46.4, 46.5 Los **depredadores** viven libres y por lo general matan a su **presa**. El número de depredadores y de presas fluctúa por ciclos. La capacidad de carga, el comportamiento del depredador y la disponibilidad de otra presa afectan estos ciclos. Depredadores y presas ejercen presión de selección unos sobre otros. Los resultados evolutivos de tal selección incluyen **coloración de advertencia**, **camuflaje** y **mimetismo**.

■ Usa el ejercicio interactivo de CengageNow para aprender acerca de tres modelos alternativos para la respuesta de los depredadores a la densidad de presas.

Secciones 46.6, 46.7 Los **parásitos** viven en o sobre un hospedero y toman nutrientes de los tejidos de éste. El hospedero puede o no morir como resultado. Un **vector** animal a menudo transporta al parásito de un hospedero a otro. Los **parasitoides** depositan huevos en un hospedero, luego sus larvas lo devoran. Los **parásitos sociales** intervienen en algún aspecto del comportamiento del hospedero.

Sección 46.8 La **sucesión ecológica** es el reemplazo secuencial de una serie de especies por otra a lo largo del tiempo.

La **sucesión primaria** se da en nuevos hábitats. La **sucesión secundaria** ocurre en hábitats alterados. Las primeras especies de una comunidad son **especies pioneras**. Las pioneras pueden ayudar o estorbar a los próximos colonos o no ejercer ningún efecto sobre ellos.

La vieja idea de que todas las comunidades eventualmente alcanzan un estado climático predecible ha sido reemplazada por modelos que enfatizan el rol de la casualidad y las alteraciones. La **hipótesis de perturbación intermedia** sostiene que las alteraciones de intensidad y frecuencia moderadas maximizan la diversidad de especies.

Secciones 46.9, 46.10 La estructura comunitaria refleja un equilibrio frágil de fuerzas que operan durante el tiempo. Las principales fuerzas son la competencia y la depredación. Las **especies clave** son especialmente importantes en el mantenimiento de la composición de una comunidad. La eliminación de una especie clave o la introducción de una **especie exótica** (una que haya evolucionado en una comunidad diferente) puede alterar la estructura comunitaria de modos que pueden llegar a ser permanentes.

Sección 46.11 La riqueza de especies, es decir, el número de especies en un área dada, varía con la latitud, la elevación y otros factores. Las regiones tropicales tienden a albergar más especies que las regiones de latitudes más altas. La **teoría de biogeografía de islas** ayuda a los ecólogos a estimar el número de especies que se establecerán en la isla. El **efecto del área** es la tendencia de las grandes islas a albergar más especies que las islas pequeñas. El **efecto de distancia** es la tendencia de las islas cercanas a una fuente de colonos a tener más especies que las islas distantes.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- Un hábitat _____.
 - tiene propiedades físicas y químicas características
 - es donde los individuos de una especie viven normalmente
 - está ocupado por varias especies
 - todas las anteriores
- El nicho de una especie incluye sus _____.
 - requerimientos de hábitat
 - requerimientos de alimentos
 - requerimientos reproductivos
 - todas las anteriores
- ¿Cuál opción no puede ser simbiosis?
 - mutualismo
 - parasitismo
 - comensalismo
 - competencia interespecífica

Ejercicio de análisis de datos

Las moscas decapitadoras son sólo uno de los agentes de control biológico usados para contrarrestar a las hormigas de fuego importadas. Los investigadores también han recurrido a la ayuda de *Thelohania solenopsae*, otro enemigo natural de las hormigas. Este microsporidio es un parásito que infecta a las hormigas y encoge los ovarios de la hembra productora de huevos de la colonia (la reina). Como resultado, la colonia se reduce en número y eventualmente desaparece.

¿Son estos agentes de control biológico útiles contra las hormigas de fuego importadas? Para averiguarlo, los científicos de la USDA trataron las áreas infectadas con pesticidas tradicionales y con pesticidas más agentes de control biológico (moscas y parásitos). Los científicos dejaron varias áreas sin tratamiento a manera de controles. La figura 46.27 muestra los resultados.

1. ¿Cómo cambió el tamaño poblacional durante los primeros cuatro meses del estudio?
2. ¿Cómo cambió el tamaño poblacional en las áreas de control durante el mismo intervalo de tiempo?
3. Si el estudio hubiera terminado después del primer año, ¿llegarías a la conclusión de que los controles biológicos tienen un efecto importante?
4. ¿En qué forma difieren los dos tipos de tratamiento (pesticida solo *versus* pesticida más controles biológicos) en cuanto a sus efectos largo plazo?

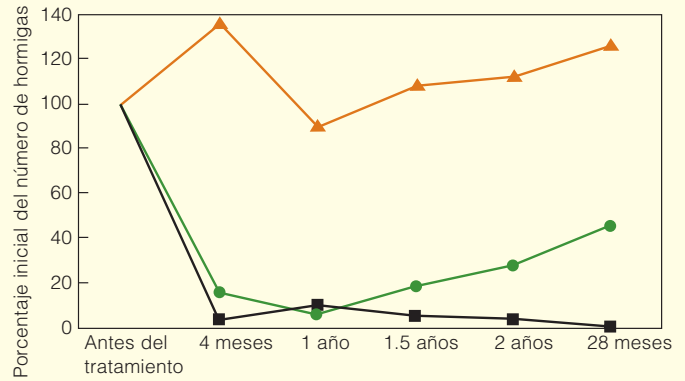


Figura 46.27 Efectos de dos métodos de control para las hormigas rojas de fuego importadas. La gráfica muestra el número de hormigas rojas de fuego importadas durante un periodo de 28 meses. Los triángulos anaranjados representan los puntos de control no tratados. Los círculos verdes son marcas realizadas sólo con pesticidas. Los cuadros negros son marcas tratadas con pesticidas y agentes de control biológico (moscas decapitadoras y un parásito microscópico).

4. Lagartijas y gorriones que comparten un hábitat y que comen moscas son un ejemplo de competencia _____.
 - a. por explotación
 - b. por interferencia
 - c. intraespecífica
 - d. interespecífica
 - e. a y d
5. Con el desplazamiento de individuos, dos especies en competencia se hacen _____.
 - a. más parecidas
 - b. menos parecidas
 - c. simbioses
 - d. extintas
6. Las poblaciones de depredadores y presas _____.
 - a. siempre coexisten en niveles relativamente estables
 - b. pueden sufrir cambios cíclicos o irregulares en densidad
 - c. no pueden coexistir indefinidamente en el mismo hábitat
 - d. b y c
7. Relaciona los términos con la descripción más adecuada

_____ depredación	a. una especie libre se alimenta de otra y por lo general la mata
_____ mutualismo	b. dos especies interactúan y ambas se benefician de la interacción
_____ comensalismo	c. dos especies interactúan y una se beneficia mientras que la otra ni se beneficia ni se ve perjudicada
_____ parasitismo	d. una especie se alimenta de otra, pero generalmente no la mata
_____ competencia interespecífica	e. dos especies intentan utilizar el mismo recurso
8. Según una hipótesis aceptada actualmente, la riqueza de especies de una comunidad es mayor entre perturbaciones físicas de intensidad o frecuencia _____.
 - a. baja
 - b. intermedia
 - c. alta
 - d. variable
9. ¿Cierto o falso? Los parasitoides por lo general viven dentro de su huésped sin matarlo.

10. Relaciona los términos con la descripción más adecuada

_____ dispersión geográfica	a. colonizador oportunista de un hábitat desolado o perturbado
_____ efecto del área	b. afecta grandemente a otras especies
_____ especies pioneras	c. los individuos dejan el área de residencia y se establecen en otro lugar
_____ comunidad climática	d. más especies en islas grandes que en pequeñas a la misma distancia de fuentes de colonos
_____ especies clave	e. arreglo de especies al final de etapas de sucesión en un hábitat
_____ especies exóticas	f. permite coexistir a los competidores
_____ distribución de recursos	g. a menudo ganan la competencia, desplazan a las especies nativas de una comunidad establecida

■ Visita [CengageNOW](https://www.cengage.com) para ver más preguntas.

Pensamiento crítico

1. Con el aumento de la resistencia a los antibióticos, los investigadores están buscando maneras de reducir el uso de estos medicamentos. El ganado que antes era alimentado con comida con antibióticos ahora es alimentado con comida probiótica que puede aumentar la población de bacterias benéficas en el tubo digestivo del animal. La idea es que si existe una gran población de bacterias benéficas, las bacterias nocivas no pueden establecerse ni sobrevivir. ¿Qué principio ecológico guía esta investigación?
2. Las aves que no pueden volar y viven en islas a menudo tienen parientes en tierra firme que sí vuelan. Las especies isleñas, supuestamente evolucionaron de las voladoras que, en ausencia de depredadores, perdieron la capacidad de volar. Muchas aves isleñas que no vuelan están desapareciendo debido a que las ratas y otros depredadores han sido introducidos a sus islas antes solitarias. A pesar del cambio en la presión selectiva, ningún ave que no puede volar ha recuperado su habilidad de volar. ¿Por qué es poco probable que esto suceda?

Ecosistemas

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Adiós pantano azul

Cada Día del Trabajo, el pueblo costero de Morgan City, en Louisiana, Estados Unidos, celebra el Festival del Camarón y el Petróleo. Este estado es el principal productor de camarón de la nación americana y el tercer mayor productor de petróleo, el cual se refina para producir gasolina y otros combustibles fósiles. No obstante, el éxito de la industria del petróleo quizá esté contribuyendo indirectamente a la declinación de la pesca en el estado. ¿Por qué? La capa más baja de la atmósfera está calentándose, y la quema de combustibles fósiles es una de las causas (sección 7.9). A medida que el clima se calienta, el agua en la superficie del océano se entibia y se expande, los glaciares se funden y el nivel del mar se eleva.

Si las tendencias actuales continúan, algunas zonas costeras quedarán bajo el agua. Con más de 40% de los pantanos de agua salada de la nación, Louisiana es el estado que tendría más que perder. Los pantanos y marisas costeras de este estado ya se encuentran en riesgo. Las represas y los diques contienen los sedimentos que normalmente se depositarían en los pantanos. Desde los años 40, Louisiana ha perdido un área de tierra pantanosa del tamaño de Rhode Island (figura 47.1).

Los pantanos de Louisiana son un tesoro ecológico. Millones de aves migratorias pasan allí el invierno. Además, los pantanos son también fuente de más de 3.5 mil millones de dólares en peces, camarones y mariscos. Si los pantanos desaparecen, también desaparecerán los ingresos que generan.

Algo igual de preocupante les ocurrirá a los pueblos y ciudades que se encuentran en el nivel del mar, a lo largo de las costas, cuando los pantanos desaparezcan. Si eso ocurre, no habrá nada que los proteja de las devastadoras tormentas y huracanes.

En 2005, Katrina, el huracán categoría 5 arrasó la costa del Golfo. Vientos muy fuertes e inundaciones arruinaron incontables edificios y provocaron la muerte de más de 1,700 personas. Los modelos de cambio climático sugieren que si las temperaturas continúan aumentando, hay más probabilidades de que una cantidad mayor de huracanes alcance el estatus de categoría 5.

Los modelos indican también que el calentamiento de los mares promoverá un desarrollo excesivo de las algas, ocasionando la muerte de los peces. Las aguas más tibias favorecen el desarrollo de muchos tipos de bacterias patógenas, de modo que es probable que más personas enfermen luego de nadar en aguas contaminadas o al consumir mariscos obtenidos de ellas.

Tierra adentro, las ondas de calor se han intensificado y conforme la temperatura global aumenta, más personas mueren por choque de calor. A causa de esta elevación de la temperatura y la prolongación de la época de sequía, los incendios se han hecho más frecuentes y devastadores. Los mosquitos portadores de enfermedades están diseminándose a regiones que anteriormente eran demasiado frías para su supervivencia.

En este capítulo describiremos el flujo de energía y de nutrientes en los ecosistemas. Te proporcionaremos las herramientas para pensar de manera crítica e independiente acerca del impacto humano en el entorno terrestre. Somos personajes clave en el flujo de energía y nutrientes del mundo, aunque aún no comprendamos a fondo cómo funcionan los ecosistemas. Las decisiones que se tomen en la actualidad sobre el cambio climático global y otros aspectos ambientales, probablemente se reflejen en la apariencia futura de la Tierra y la calidad de la vida humana en los años venideros.



¡Mira el video! Figura 47.1 *Izquierda.* Campo pesquero en Louisiana, Estados Unidos. Fue construido en un antiguo pantano muy productivo que fue inundado de agua de mar de la Bahía Barataria.

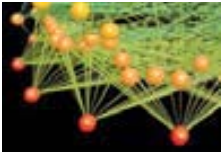
Arriba, proyecto de restauración de un pantano en el Parque Nacional Sabine de Louisiana. En la tierra pantanosa que ha quedado bajo el mar se introdujeron sedimentos con barcas para plantar sobre ellos pasto de los pantanos.

Conceptos básicos



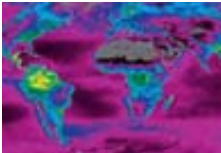
Organización de los ecosistemas

Un ecosistema consta de todos los organismos y los componentes físicos de un lugar dado. El flujo unilateral de energía y el reciclado de materia prima entre los participantes que interaccionan unos con otros lo mantienen. Es un sistema abierto, con entradas y salidas de energía y nutrientes. [Sección 47.1](#)



Redes tróficas

Las cadenas tróficas son secuencias lineales de relaciones de alimentación. Las cadenas tróficas se interconectan formando redes tróficas. La mayor parte de la energía que entra a la red trófica regresa al entorno, principalmente como calor derivado del metabolismo. Los nutrientes se reciclan dentro de estas redes. [Sección 47.2](#)



Flujo de energía y materiales

Los ecosistemas difieren en la cantidad de energía que sus productores captan y almacenan en cada nivel trófico. Algunas toxinas que penetran el ecosistema pueden concentrarse cada vez más al pasar de un nivel trófico al siguiente. [Secciones 47.3, 47.4](#)



Reciclado de agua y nutrientes

La disponibilidad de agua, carbono, nitrógeno, fósforo y otras sustancias influye en la productividad primaria. Estas sustancias se desplazan lentamente en ciclos globales, desde reservorios ambientales hasta redes tróficas, y de regreso a los reservorios. [Secciones 47.5, 47.10](#)

Conexiones a conceptos anteriores

- En el presente capítulo aplicarás tus conocimientos sobre las leyes de la termodinámica (sección 6.1). Discutiremos el papel ecológico de productores como el fitoplancton (22.7) y los descomponedores (21.6 y 24.5).
- Recordarás la importancia del agua para el mundo de los seres vivos (2.5) y cómo funciona la transpiración (29.3). Además, repasaremos los efectos de la lluvia ácida (2.6) y el papel del agua en la lixiviación de nutrientes (29.1).
- Describiremos de qué manera la fijación del nitrógeno (21.6 y 29.2) desempeña un papel fundamental en los ciclos de nutrientes y cómo contribuye el exceso de nitrógeno al florecimiento de las algas (22.5).
- También aprenderás más datos sobre el desequilibrio del carbono (7.9), y recordarás que el carbono está almacenado en las turberas (23.3) y en las conchas de protistas como los foraminíferos (22.3). También escucharás de nuevo acerca de intentos para controlar la malaria, enfermedad causada por un protista (22.6).
- La discusión de los ciclos de nutrientes también se basará en tus conocimientos sobre las placas tectónicas (17.9).

¿Por qué opción votarías? Los gases que escapan de los vehículos motorizados contienen los llamados gases invernadero. A medida que el vehículo rinde más kilometraje, emite menos gases invernadero por kilómetro. ¿Se deberían elevar las normas mínimas de economía de combustible para automóviles y camiones? Visita CengageNOW y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

47.1 Naturaleza de los ecosistemas

- En un ecosistema, la energía y los nutrientes del entorno fluyen dentro de una comunidad de especies.
- Conexiones con Leyes de la termodinámica 6.1, Lixiviación 29.1.

Generalidades sobre los participantes

En la superficie de la Tierra abundan diversos sistemas naturales. Las praderas difieren de los bosques —en clima, tipo de suelo, conjunto de especies y otras características— que a su vez son diferentes de las tundras y los desiertos. Los arrecifes difieren del mar abierto, el cual es distinto de ríos y lagos. No obstante, a pesar de estas diferencias, todos los sistemas se asemejan en muchos aspectos de estructura y funcionamiento.

Definiremos **ecosistema** como un conjunto de organismos y su entorno físico (componentes abióticos) en un lugar y en un tiempo dado. Todos interactúan a través de flujo unilateral de energía y reciclado de nutrientes. Es un sistema abierto porque requiere suministro continuo de energía y nutrientes para persistir (figura 47.2).

Todos los ecosistemas funcionan con energía capturada por **productores primarios**. Estos autótrofos que se “autoalimentan” obtienen energía de una fuente inerte (generalmente la luz solar) y la emplean para sintetizar compuestos orgánicos a partir de dióxido de carbono y agua. Las plantas y el fitoplancton son los principales productores. En el capítulo 7 explicamos cómo capturan energía solar para sintetizar azúcares a partir de dióxido de carbono y agua, a través del proceso de la fotosíntesis.

Los **consumidores** son heterótrofos que obtienen energía y carbono alimentándose de tejidos, desechos y residuos de productores y de otros de su tipo. Podemos describir a los consumidores por su dieta. Los herbívoros se alimentan de plantas y los carnívoros de la carne de animales. Los parásitos viven dentro de un huésped

vivo y se alimentan de sus tejidos. Los omnívoros devoran materiales tanto animales como vegetales. Los **detritívoros**, como las lombrices de tierra y cangrejos, se alimentan de pequeñas partículas de materia orgánica o detritos. Los **descomponedores** se alimentan de desechos orgánicos y residuos descomponiéndolos en sus bloques inorgánicos constitutivos. Los principales descomponedores son bacterias y hongos.

La energía fluye unilateralmente: entra al ecosistema, pasa por sus diversos componentes vivos y regresa al entorno físico (sección 6.1). La energía luminosa capturada por los productores se transforma en energía de enlace en las moléculas orgánicas, la cual es liberada por reacciones metabólicas donde se desprende como calor. Este es un proceso unilateral, porque la energía calorífica no puede reciclarse; los productores no pueden transformar el calor en energía de enlaces químicos.

En contraste, muchos nutrientes se reciclan dentro del ecosistema. El ciclo se inicia cuando los productores captan hidrógeno, oxígeno y carbono de fuentes inorgánicas como el aire y el agua. Además, captan nitrógeno, fósforo y otros minerales disueltos necesarios para la biosíntesis. Los nutrientes pasan de productores a los consumidores que los ingieren. Cuando un organismo muere, la descomposición devuelve los nutrientes al medio y allí los productores los captan de nuevo.

No todos los nutrientes permanecen dentro del ecosistema; de manera típica hay pérdidas y ganancias. Cuando el intemperismo rompe las rocas y los vientos traen polvo rico en minerales de otros sitios se agregan iones minerales al ecosistema. La lixiviación y la erosión del suelo retiran minerales (sección 29.1). Las ganancias y pérdidas de cada mineral tienden a equilibrarse con el transcurso del tiempo en los ecosistemas saludables.

Estructura trófica de los ecosistemas

Todos los organismos de un ecosistema participan en una jerarquía de relaciones de alimentación llamadas **niveles tróficos** (“tro” significa nutrición). Cuando un organismo se come a otro, se transfiere energía del que es consumido al consumidor. Todos los organismos que se encuentran en el mismo nivel trófico de un ecosistema coinciden con el

Figura 47.2 Animada Modelo de ecosistemas terrestres donde el flujo de energía se inicia con autótrofos que capturan la energía solar. El flujo de energía es unilateral y entra y sale del ecosistema. Los nutrientes se reciclan entre productores y heterótrofos.

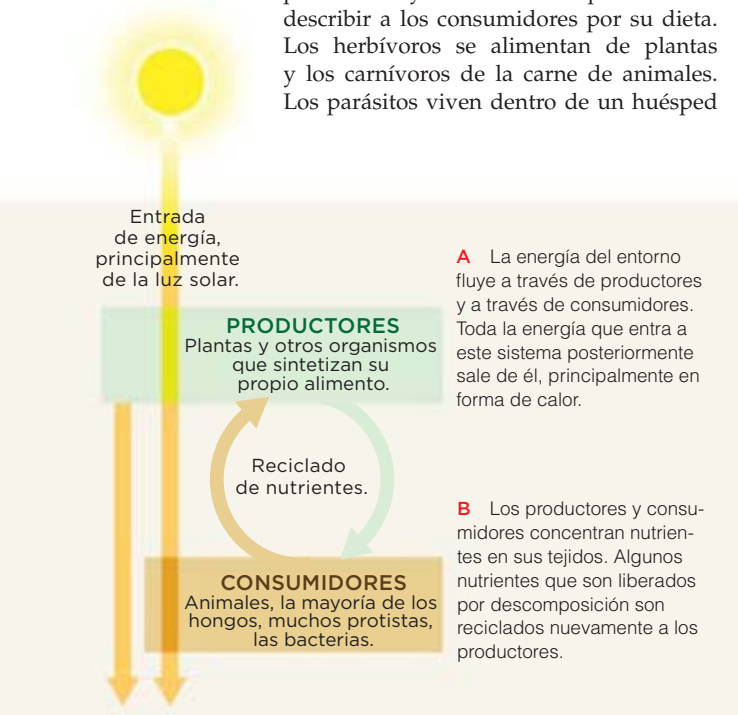




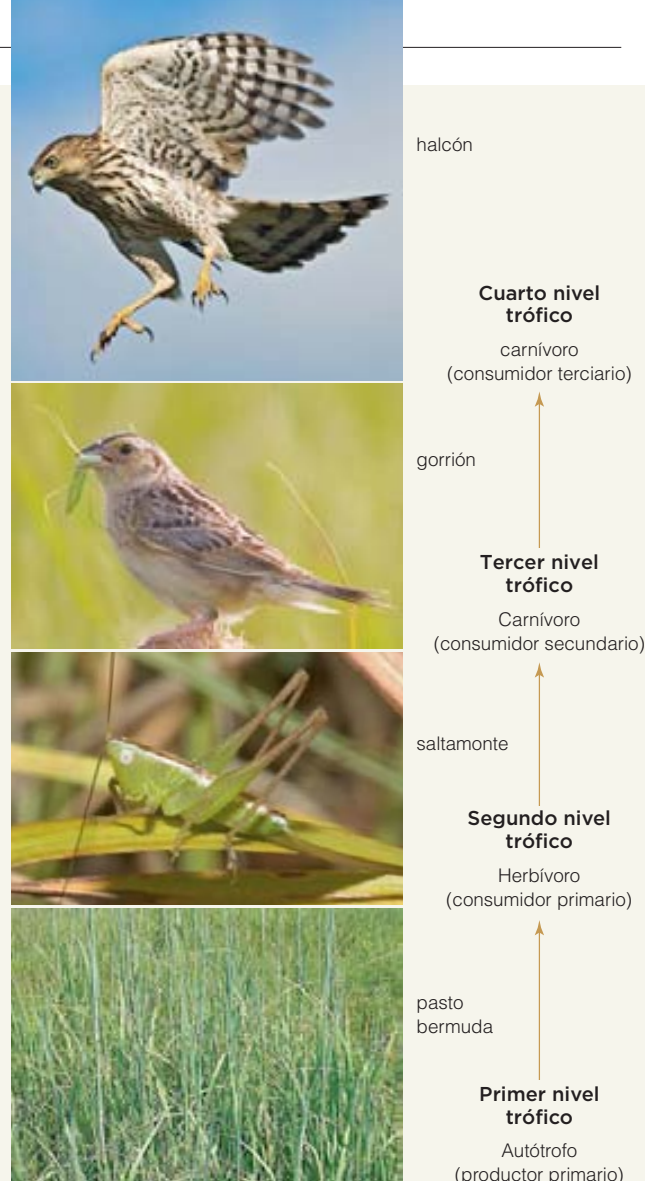
Figura 47.3 Ejemplo de una cadena trófica y niveles tróficos correspondientes en una pradera de pastos altos en Kansas.

mismo número de transferencias que ocurren cuando la energía entra en dicho sistema.

Una **cadena trófica** es una secuencia de pasos por los cuales la energía captada por los productores primarios es transferida a organismos que ocupan niveles tróficos sucesivamente más altos. Por ejemplo, el pasto bermuda y otras plantas son los principales productores primarios en una pradera de pastos altos (figura 47.3). Ocupan el primer nivel trófico de este ecosistema. En una cadena trófica la energía fluye del pasto bermuda a los saltamontes, a los gorriones y por último a los halcones. Los saltamontes son los consumidores primarios y ocupan el segundo nivel trófico. Los gorriones que se alimentan de saltamontes son consumidores secundarios y se encuentran en el tercer nivel trófico. Los halcones son los consumidores terciarios y ocupan el cuarto nivel trófico.

En cada nivel trófico los organismos interactúan con los mismos conjuntos de depredadores, presas o ambos. Los omnívoros se alimentan a distintos niveles, de modo que sería necesario colocarlos en varios niveles o asignarlos a un nivel propio.

Identificar una cadena trófica es un método simple para comenzar a pensar en quién se come a quién en los ecosistemas. Sin embargo, ten presente que muchas especies suelen competir por alimento de manera compleja. Los productores de las praderas de pastos altos (principalmente plantas con flores) sirven de alimento a los mamíferos herbívoros y a algunos insectos. Sin embargo, muchas más especies interactúan en la pradera de pasto alto y en la mayoría de los demás ecosistemas, en particular en los niveles tróficos más bajos. Varias cadenas tróficas están interconectadas (formando redes tróficas) y este es el tema de la siguiente sección.



Para repasar en casa

¿Qué es la estructura trófica de un ecosistema?

- Un ecosistema incluye una comunidad de organismos que interactúan con su entorno físico por flujo unilateral de energía y reciclado de materiales.
- Los autótrofos utilizan una fuente de energía del entorno y fabrican sus compuestos orgánicos a partir de materia prima inorgánica. Son los productores primarios del ecosistema.
- Los autótrofos ocupan el primer nivel trófico de la cadena trófica, una secuencia lineal de relaciones de alimentación y flujo de energía que procede a través de uno o más niveles de heterótrofos o consumidores.

47.2 La naturaleza de las redes tróficas

■ Todas las redes tróficas constan de cadenas tróficas múltiples interconectadas. Los ecólogos que investigaron las cadenas de diversas redes tróficas descubrieron patrones de organización que reflejan restricciones ambientales e ineficiencia de la transferencia de energía de un nivel trófico al siguiente.

Cadenas tróficas interconectadas

Un diagrama de **red trófica** ilustra las interacciones tróficas entre las especies de determinado ecosistema. En la figura 47.4 se presenta una pequeña muestra de participantes en una red trófica del Ártico. Casi todas las redes tróficas incluyen dos tipos de cadenas. En la **cadena trófica de los herbívoros**, la energía almacenada en los tejidos de plantas

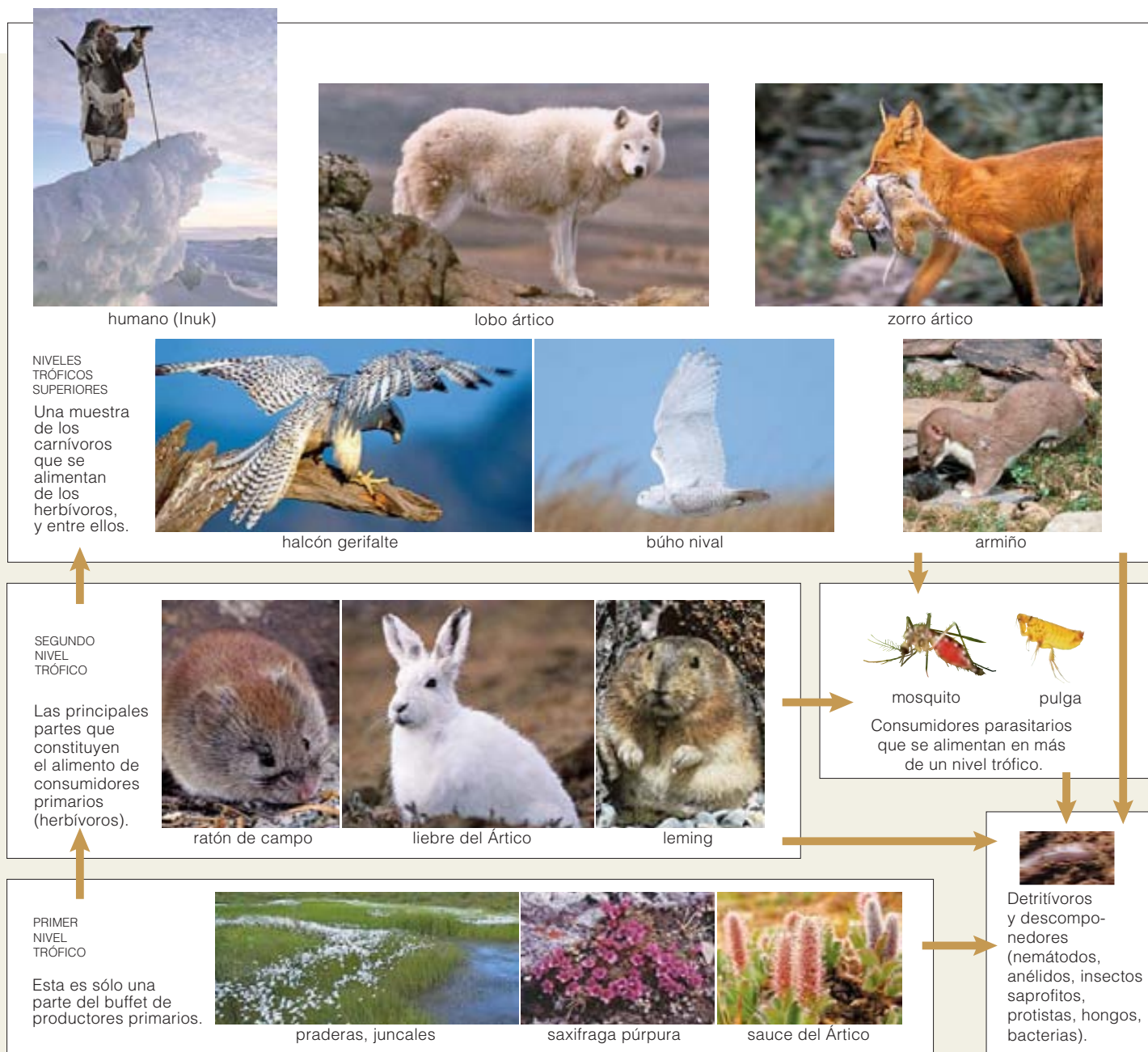
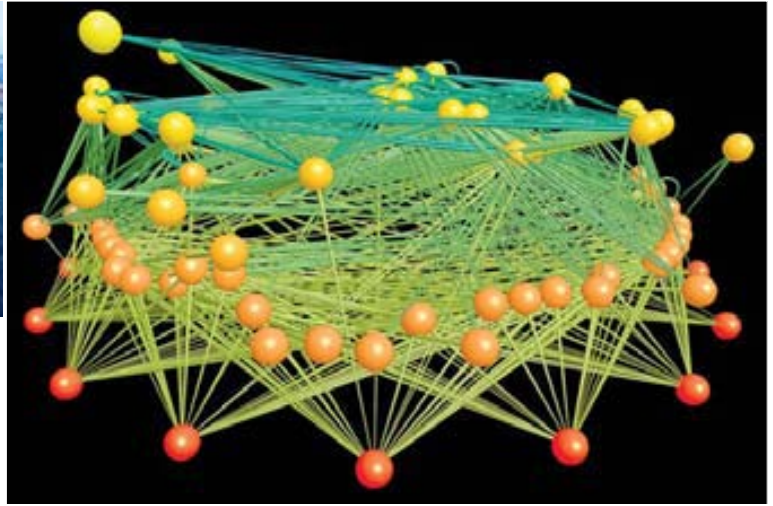


Figura 47.4 Animada Una muestra muy pequeña de organismos en una red trófica terrestre del Ártico.



Figura 47.5 Modelo de computadora de una red trófica en East River Valley, Colorado. Las bolas simbolizan especies. Sus colores identifican niveles tróficos y los productores (de color rojo) se encuentran en el fondo, mientras que los depredadores (de color amarillo) se encuentran en la parte superior. Las líneas que los interconectan van de la especie consumida hacia el consumidor.



productoras fluye a los herbívoros que tienden a ser animales relativamente grandes. En la **cadena trófica de detritívoros**, la energía de los productores fluye a los detritívoros, que tienden a ser animales más pequeños, y también a los descomponedores.

En la mayoría de los ecosistemas terrestres, el volumen de la energía que queda almacenada en los tejidos de los productores se desplaza a través de las cadenas tróficas de detritívoros. Por ejemplo, en el ecosistema del Ártico los herbívoros, como los ratones campestres, lemmings y liebres se alimentan de las partes de algunas plantas. Sin embargo, muchas más partes de las plantas se transforman en detritos. Los pedazos de material vegetal muerto sostienen a los detritívoros como nemátodos e insectos que viven en el suelo y descomponedores, como bacterias y hongos del suelo.

Las cadenas tróficas de herbívoros tienden a predominar en los ecosistemas acuáticos. El zooplancton (protistas heterótrofos y animales diminutos que flotan o nadan) consumen la mayor parte del fitoplancton. Una cantidad más pequeña del mismo acaba en el fondo del océano como detrito.

Las cadenas tróficas de detritívoros y de herbívoros se interconectan formando una red trófica general. Por ejemplo, los animales que ocupan niveles tróficos más altos, a menudo se alimentan de herbívoros y detritívoros. Además, cuando los herbívoros mueren, la energía en los tejidos fluye hacia los detritívoros y los descomponedores.

¿Cuántas transferencias?

Cuando los ecólogos buscaron redes tróficas para diversos ecosistemas, descubrieron algunos patrones comunes. Por ejemplo, la energía capturada por los productores suele pasar por no más de cuatro o cinco niveles tróficos. Aun en ecosistemas con muchas especies, el número de transferencias es limitado. Recuerda que no todas las transferencias de energía son muy eficientes (sección 6.1). Las pérdidas de energía limitan la longitud de una cadena trófica.

Los estudios de campo y simulaciones por computadora de ecosistemas acuáticos y terrestres de alimentación revelan más patrones. Las cadenas tróficas tienden a ser más cortas en hábitats donde las condiciones varían mucho con el tiempo. Las cadenas suelen ser más prolongadas en hábitats estables como la profundidad del océano. Las redes más complejas tienden a presentar variedad más amplia de herbívoros, como ocurre en las paraderas. En comparación, las redes tróficas con menos conexiones tienden a presentar más carnívoros.

Los diagramas de redes tróficas ayudan a los ecólogos a predecir cómo responderán los ecosistemas al cambio. La que se muestra en la figura 47.5 fue construida por Neo Martínez y colaboradores. Al comparar diferentes redes tróficas, comprendieron que las interacciones tróficas conectan a las especies más de lo que se pensaba. En promedio, cada especie de cualquier red trófica está a dos eslabones de distancia respecto a todas las demás especies. Inclusive en comunidades grandes con muchas especies, 95% de ellas se encontraron a tres eslabones de distancia una de otra. “Todo está relacionado con todo lo demás”, como concluyó Martínez en un artículo donde discutió sus observaciones. Advirtió que la extinción de cualquier especie en una red trófica podría ejercer un impacto sobre muchas otras especies.

Para repasar en casa

¿Cómo afecta el flujo de energía a las cadenas y redes tróficas?

- Los tejidos de las plantas vivas y otros productores son la base de las cadenas tróficas de herbívoros. Los restos de los productores son la base de las redes tróficas de detritívoros.
- Casi todos los ecosistemas incluyen cadenas tróficas de herbívoros y cadenas tróficas de detritívoros que están interconectadas formando la red trófica del sistema.
- Las pérdidas acumulativas de energía por transferencias de la misma entre niveles tróficos limitan la longitud de las cadenas tróficas.
- Aunque el ecosistema tenga muchas especies, las interacciones tróficas interconectan a cada especie con muchas otras.

47.3 Flujo de energía en un ecosistema

- Los productores primarios captan energía y absorben nutrientes, que después son transferidos a otros niveles tróficos.
- Conexiones con Fitoplancton 22.7.

Captación y almacenamiento de energía

El flujo de energía en un ecosistema se inicia con la **productividad primaria**; es decir, la tasa a la cual los productores (con mayor frecuencia plantas o protistas fotosintéticos) captan y almacenan energía. La cantidad de energía captada por todos los productores en el ecosistema se define como la producción primaria bruta del sistema. La porción de energía que los productores invierten en crecimiento y reproducción (en vez de mantenimiento), que se traduce en biomasa, es la producción primaria neta.

Factores como la temperatura y la disponibilidad de agua y nutrientes afectan el crecimiento de los productores y, por tanto, influyen en la producción primaria. Como resultado, la producción primaria varía entre hábitats y

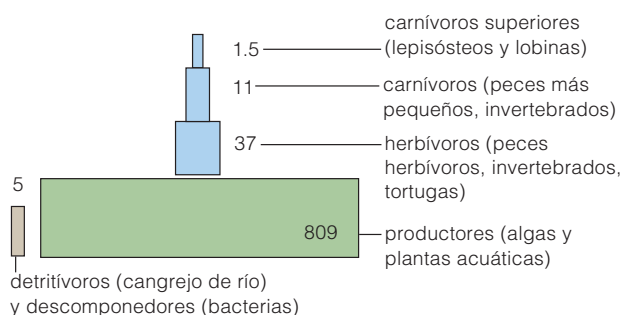
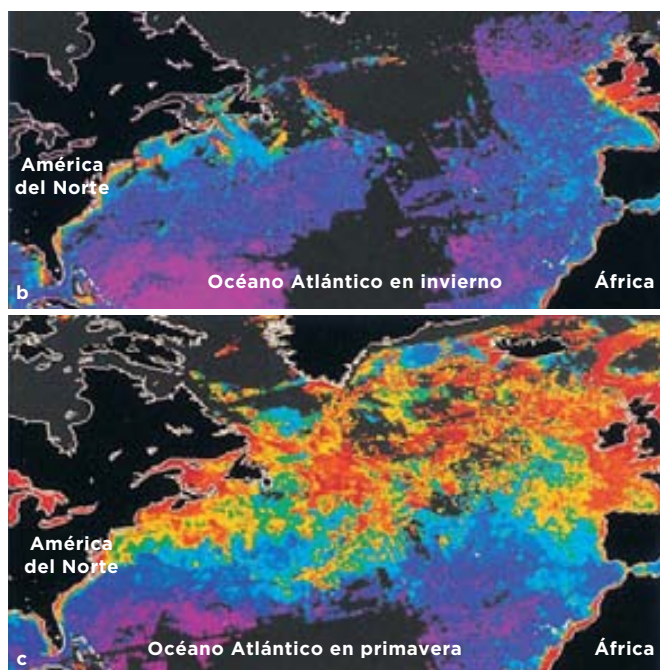
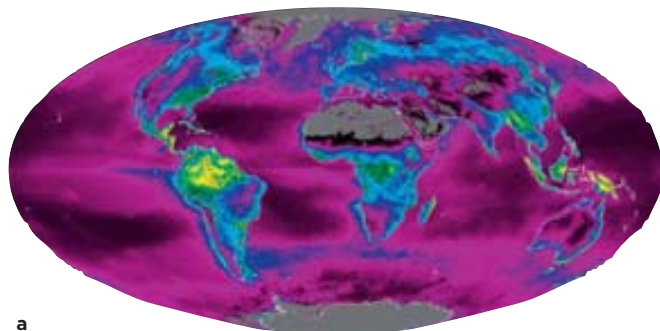


Figura 47.7 Biomasa (en gramos por metro cuadrado) en Silver Springs, un ecosistema acuático de agua dulce en Florida. En este sistema, los productores primarios constituyen el mayor volumen de biomasa.

también puede variar por estaciones (figura 47.6). Por área unitaria, la producción primaria neta en tierra firme tiende a ser más alta que en los océanos. Sin embargo, como los océanos abarcan alrededor de 70% de la superficie de la Tierra, contribuyen a casi la mitad de la productividad primaria neta global.

Pirámides tróficas

Los ecólogos suelen representar la estructura trófica de un ecosistema en forma de pirámides tróficas. En este tipo de diagramas, los productores primarios forman colectivamente la base para sucesivos niveles de consumidores por encima de ellos.

La **pirámide de biomasa** ilustra el peso seco de todos los organismos en cada nivel trófico de un ecosistema. En la figura 47.7 se muestra una pirámide de biomasa para Silver Springs, un ecosistema acuático de la Florida.

Comúnmente, los productores primarios constituyen la mayor parte de la biomasa de la pirámide y los carnívoros superiores conforman una parte muy pequeña. Si visitas Silver Springs, observarás muchas plantas acuáticas, pero muy pocos lepisosteos (los principales depredadores superiores de este ecosistema). De manera similar, al caminar por una pradera observarás más gramos de pasto que halcones.

Sin embargo, cuando los productores son pequeños y se reproducen con rapidez, la pirámide de biomasa puede tener su escalón más pequeño en la parte inferior. Por ejemplo, los productores en mar abierto son protistas unicelulares que dedican la mayor parte de la energía que captan a la reproducción rápida, más que a tener un cuerpo grande. Son consumidos con tanta rapidez como se reproducen, de modo que una biomasa pequeña de fitoplancton puede

Figura 47.6 Productividad primaria. (a) Resumen de datos de satélite sobre productividad primaria neta durante 2002. La productividad está codificada en rojo (más alta) además de anaranjado, amarillo, verde, azul y púrpura (la más baja). (b, c) Datos de satélite que muestran desplazamientos estacionales en productividad primaria neta en el Océano Atlántico del Norte.

soportar una biomasa mayor de zooplancton y especies que se alimentan en el fondo marino.

La **pirámide de energía** ilustra cómo disminuye la cantidad de energía utilizable a medida que es transferida en el ecosistema. La energía solar es captada en la base (por los productores primarios) y declina en los niveles sucesivos hasta la punta (carnívoros superiores). Las pirámides de energía siempre tienen el escalón más grande en la parte inferior y la punta en la parte superior. Dichas pirámides ilustran el flujo energético por unidad de agua (o de tierra) por unidad de tiempo. En la figura 47.8 se muestra la pirámide energética para el ecosistema de Silver Springs y el flujo de energía representado por dicha pirámide.

Eficiencia ecológica

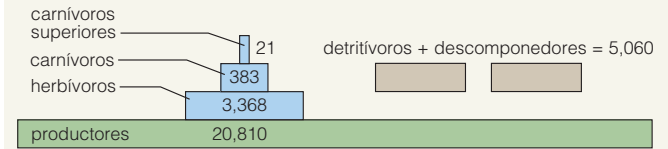
De cinco a 30% de la energía en los tejidos de los organismos que ocupan un nivel trófico acaba finalmente en los tejidos de los organismos que ocupan el siguiente nivel trófico. Diversos factores influyen en la eficiencia de las transferencias. Primero, no toda la energía que adquieren los consumidores es empleada para construir biomasa, pues parte se pierde como calor derivado del metabolismo. Segundo, no toda la biomasa puede ser digerida por la mayoría de los consumidores. Pocos herbívoros tienen la capacidad de descomponer la lignina y la celulosa que refuerzan el cuerpo de la mayoría de las plantas terrestres. De manera similar, muchos animales tienen algo de biomasa formando el esqueleto interno o externo. El pelo, las plumas y la piel forman parte de la biomasa y son difíciles de digerir.

La eficiencia ecológica de las transferencias de energía suele ser más alta en los ecosistemas acuáticos que en tierra firme. Las algas carecen de lignina, de modo que son digeridas más fácilmente que las plantas terrestres. Además, los ecosistemas acuáticos pueden tener una proporción más alta de ectotermos (animales de sangre fría), como los peces, en comparación con los ecosistemas terrestres. Los ectotermos pierden menos energía en forma de calor que los endotermos (animales de sangre caliente), de modo que transfieren más al siguiente nivel. Una mayor eficiencia de las transferencias permite que las cadenas tróficas sean más largas.

Para repasar en casa

¿Cómo fluye la energía en los ecosistemas?

- Los productores primarios captan energía y la transforman en biomasa. Este proceso se mide como productividad primaria.
- La pirámide de biomasa ilustra el peso seco de organismos en cada nivel trófico de un ecosistema. El escalón más grande suele corresponder a los productores, pero la pirámide de algunos ecosistemas acuáticos está invertida.
- La pirámide de energía ilustra la cantidad de energía que entra en cada nivel. Su escalón más grande suele estar en la parte más baja (los productores).
- La eficiencia de las transferencias tiende a ser mayor en los sistemas acuáticos, donde los productores primarios suelen carecer de lignina y los consumidores suelen ser ectotermos.



A Pirámide de energía para el ecosistema de Silver Springs. El tamaño de cada nivel de la pirámide representa la cantidad de energía que entra a ese nivel trófico anualmente, como se muestra en detalle a continuación.

B Todos los años 1,700,000 kcal de energía solar caen en cada metro cuadrado del ecosistema de Silver Springs.

Entrada de energía
1,700,000 kcal
por metro
cuadrado por año

C De esta energía que entra, 98.8% no es captada por los productores.

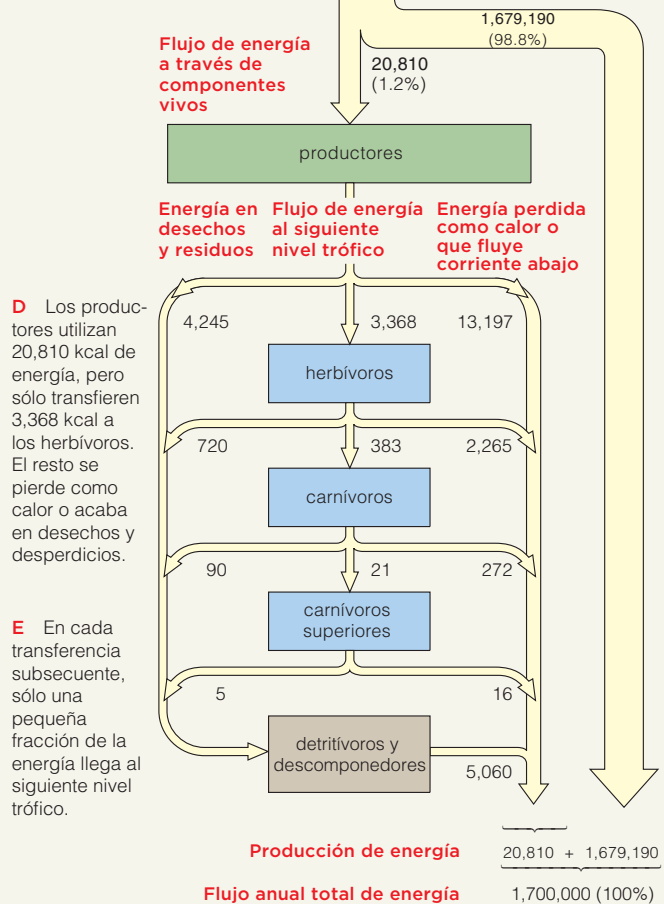


Figura 47.8 Animada Flujo anual de energía en Silver Springs medido en kilocalorías (kcal) por metro cuadrado por año. **Investiga:** ¿Qué porcentaje de la energía que los carnívoros recibieron de los herbívoros fue transferida posteriormente a los carnívoros superiores?

Respuesta: $21/383 \times 100 = 5.5\%$

47.4 Magnificación biológica

- Algunas sustancias dañinas se concentran cada vez más al pasar de un nivel trófico al siguiente.
- Conexión con Malaria 22.6.

El DDT y la Primavera silenciosa El pesticida sintético diclorodifeniltricloroetano o DDT, fue inventado a fines del siglo XIX y comenzó a emplearse de manera general en los años 40. Rociar con DDT pudo salvar muchas vidas humanas al matar a los piojos que propagan el tifo y a los mosquitos que transmiten la malaria. Los granjeros también utilizaron este nuevo pesticida que aumentaba el rendimiento de las cosechas, pues aniquilaba plagas agrícolas comunes. En los años 50, las personas de las ciudades utilizaron DDT cada vez con mayor frecuencia para mantener sus arbustos libres de insectos que consumían sus hojas.

Desafortunadamente, el DDT también afectó a especies que no constituían plagas. Al rociar DDT para controlar la enfermedad del olmo holandés, las aves cantoras murieron. En bosques rociados con DDT para matar larvas del gusano Tortix de las yemas de la picea, el pesticida llegó a los ríos y mató a los peces.

Rachel Carson, que había trabajado para el Servicio de Pesca y Especies Silvestres de Estados Unidos (U.S. Fish and Wildlife Service) comenzó a recopilar información sobre los efectos dañinos del uso de pesticidas y publicó sus observaciones en 1962, en el libro *Primavera silenciosa* (*Silent Spring*). El público aceptó las ideas de Carson, pero la industria de los pesticidas inició una campaña para desacreditarla. En esa época, Carson luchaba contra un cáncer de mama terminal, sin embargo, defendió vigorosamente su posición hasta su muerte en 1964.

Tras el fallecimiento de Carson, el estudio del impacto del DDT se incrementó. Los investigadores demostraron que el DDT, como otros productos químicos sintéticos, experimenta **magnificación biológica**. En este proceso, un producto químico que se degrada lentamente o que no se degrada se va concentrando en los tejidos de los organismos al ascender por una cadena trófica (figura 47.9). En las aves que son carnívoros superiores, como las gaviotas, los pelícanos de color marrón, las águilas calvas y los halcones peregrinos, los niveles altos de DDT ocasionan que los huevos sean frágiles, por lo cual el tamaño de la población desciende mucho.

Al reconocer los efectos ecológicos del DDT, Estados Unidos ha prohibido su empleo y exportación. Las poblaciones de aves depredadoras de este país han logrado recuperarse en gran medida. No obstante, en algunos países aún se emplea el DDT para luchar contra los mosquitos que provocan la malaria, pero su uso se limita al interior de las casas. Inclusive, esta modalidad provoca controversias, pues a algunos les gustaría que este producto se prohibiera a nivel mundial. Además de las preocupaciones por el medio ambiente, se citan estudios que indican que la exposición de mujeres embarazadas al DDT puede provocar nacimientos prematuros y afecta el desarrollo mental del niño.

La amenaza del mercurio Las aves fueron las que más resintieron los efectos del DDT, pero los peces fueron afectados por contaminación con mercurio. Las plantas productoras de energía que queman carbón y algunos procesos industriales arrojan mercurio a la atmósfera y después la lluvia lo transporta hacia los hábitats acuáticos. En algunas regiones, la lixiviación de minas abandonadas o en operación también contribuye a la presencia de mercurio en el agua.

Igual que el DDT, el mercurio se acumula al ascender por las cadenas tróficas, afectando adversamente el desarrollo del sistema nervioso humano, de modo que los niños y las mujeres embarazadas o en etapa de lactancia no deben consumir pescados que corresponden al nivel de carnívoros superiores. Los tiburones, el pez espada, la sierra y el pargo son los que presentan mayor riesgo. También es conveniente evitar el consumo de estos peces con alto contenido de mercurio cuando la mujer planea embarazarse en un futuro próximo. Una vez que el mercurio se deposita en los tejidos, el cuerpo humano tarda hasta un año en liberarse de él.

Todo el mundo debe evitar el consumo de pescado que pueda contener altos niveles de mercurio como parte de su dieta. Se pueden elegir otras especies con menor contenido de mercurio en beneficio de la salud. Por ejemplo, bagre, salmón, sardina y atún enlatado en agua son buenas opciones. Si eres aficionado a la pesca y te gusta consumir lo que atrapas, consulta las oficinas de salud de tu localidad para enterarte de los posibles contaminantes. El sitio de la EPA www.epa.gov/waterscience/fish/states.htm te puede enlazar a la agencia adecuada.



Figura 47.9 Magnificación biológica en un estuario de Long Island, Nueva York, reportada en 1967 por George Woodwell, Charles Wurster y Peter Isaacson. Los efectos del DDT varían entre las especies. Las águilas pescadoras, como la de la foto superior, son muy sensibles. Cuando hay cuatro ppm de DDT, los huevos de estas águilas se hacen quebradizos y tienen pocas probabilidades de sobrevivir. Las gaviotas toleran dosis mucho más altas de DDT sin efectos en sus huevos.

47.5 Ciclos biogeoquímicos

- Los nutrientes se desplazan de reservorios ambientales a organismos vivos, y después regresan a dichos reservorios.
- Conexiones con Placas tectónicas 17.9, Fijación del nitrógeno 21.6.

En los **ciclos biogeoquímicos**, un elemento esencial se desplaza de uno o más reservorios ambientales inertes, a través de organismos vivos, y después regresa a dichos reservorios (figura 47.10). Como explicamos en la introducción al capítulo 2, el oxígeno, el hidrógeno, el carbono, el nitrógeno y el fósforo son algunos de los elementos esenciales para todo tipo de seres vivos. Nos referimos a estos y otros elementos necesarios como nutrientes.

Dependiendo del elemento, los reservorios del entorno pueden incluir las rocas y sedimentos de la Tierra, las aguas y la atmósfera. Los procesos químicos y geológicos desplazan elementos hacia y desde estos reservorios. Por ejemplo, los elementos que forman parte de las rocas llegaron a formar parte de la atmósfera como resultado de la actividad volcánica. El afloramiento de rocas las deja expuestas a fuerzas de erosión, de viento y lluvia. Las rocas se disuelven con lentitud y los elementos que contienen llegan a ríos y posteriormente al mar.

Los elementos entran a la parte viva del ecosistema a través de los productores primarios. Los organismos fotosintéticos captan iones esenciales disueltos en el agua. Las plantas terrestres también captan dióxido de carbono de la atmósfera.

Algunas bacterias fijan nitrógeno gaseoso (sección 21.6). Esta acción hace que dicho nutriente quede disponible para los productores.

Los nutrientes se desplazan a través de redes tróficas cuando los organismos se consumen mutuamente. Los hongos y los procariontes aceleran el reciclado de nutrientes dentro del ecosistema descomponiendo los desechos y desperdicios de otros organismos, de modo que los elementos que se encuentran en esos materiales quedan disponibles de nuevo para los productores primarios.

En las siguientes secciones se describen cuatro ciclos biogeoquímicos que afectan a los elementos más abundantes en los organismos vivos. En el ciclo de agua, el oxígeno y el hidrógeno se desplazan a escala global como parte de las moléculas del agua. En los ciclos atmosféricos, una forma gaseosa de algún nutriente como el carbono o el nitrógeno se desplaza por los ecosistemas. Un nutriente que no ocurre con frecuencia en forma de gas, como el fósforo, se desplaza en ciclos sedimentarios. Dichos nutrientes se acumulan en el fondo del océano y después regresan a la tierra por medio de los movimientos lentos de la corteza terrestre (sección 17.9).

Para repasar en casa

¿Cómo afecta el flujo de energía a las cadenas y redes tróficas?

- Los ciclos biogeoquímicos describen el flujo continuo de nutrientes entre reservorios ambientales inertes y organismos vivos.
- Los procariontes desempeñan un papel de enlace en las transferencias entre porciones vivas y no vivas del ciclo.
- Los elementos que ocurren a manera de gases se desplazan a través de ciclos atmosféricos. Los elementos que no forman gases normalmente se desplazan en ciclos sedimentarios.

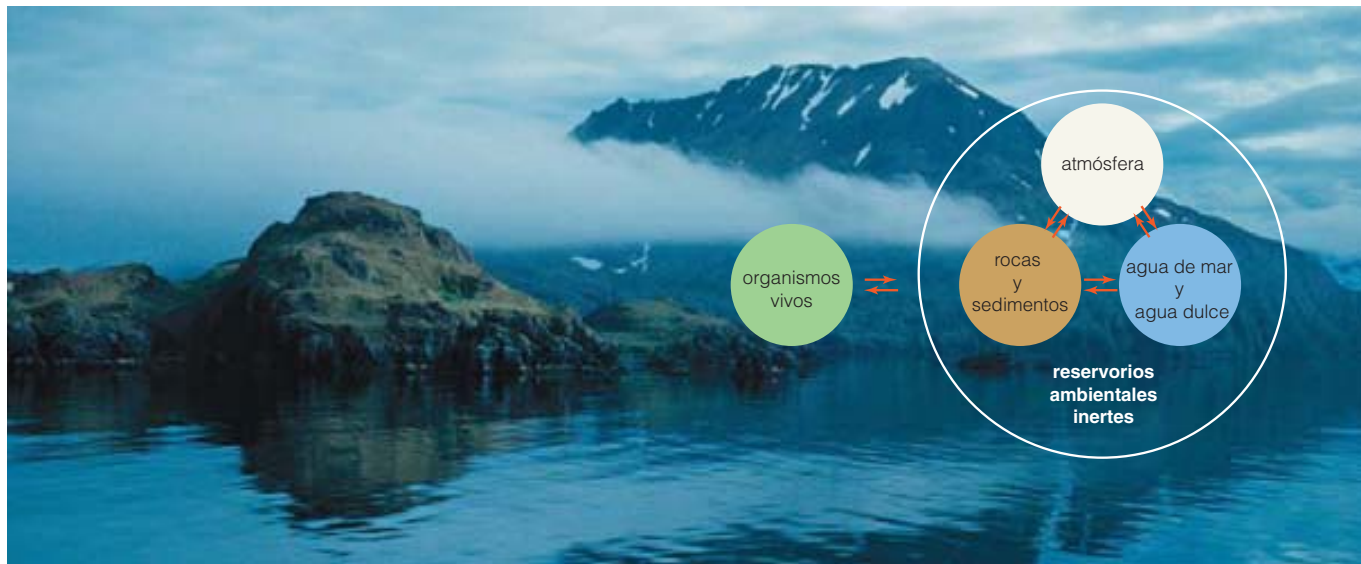


Figura 47.10 Ciclo biogeoquímico generalizado. En este tipo de ciclos, un nutriente se desplaza entre reservorios inertes del medio ambiente y entra y sale de la porción biótica del ecosistema. La porción de nutrientes que se encuentra en reservorios ambientales excede por mucho la cantidad en organismos vivos.

47.6 El ciclo del agua

- Todos los organismos están constituidos en su mayor parte por agua y el reciclado de este recurso esencial tiene implicaciones para todos los seres vivos.
- Conexiones con Propiedades del agua 2.5, Lixiviación y erosión 29.1, Transpiración 29.3.

Cómo y hacia dónde se desplaza el agua

Los océanos del mundo contienen la mayor parte del agua de la Tierra (tabla 47.1). Como se ve en la figura 47.11, el **ciclo del agua** es el desplazamiento de agua de la atmósfera a los océanos y a los reservorios ambientales de la Tierra. La luz solar impulsa la evaporación, que es la conversión de agua de su estado líquido a vapor. La transpiración, que se explicó en la sección 29.3, es la evaporación del agua de las partes de las plantas. En las capas superiores más frías de la atmósfera, la condensación del vapor de agua en forma de gotas conforma las nubes. Posteriormente, éstas liberan el agua como precipitación, es decir, lluvia, nieve o granizo.

Una **cuenca de agua** es un área en la cual se drena toda la precipitación. Puede ser tan pequeña como un valle que alimente un río, o tan grande como la cuenca del río Mississippi, que abarca alrededor de 41% de la región continental de Estados Unidos.

La mayor parte de la precipitación que cae a la cuenca, se infiltra en el suelo. Parte se colecta en **mantos acuíferos**, acumulación de agua en capas de roca permeable. El **agua subterránea** es el agua que está en el suelo y en los mantos acuíferos. Cuando el suelo se satura, se transforma en **escorentías** y fluye por el suelo hacia los arroyos.

Tabla 47.1 Reservorios ambientales de agua

Principales reservorios	Volumen (10 ³ kilómetros cúbicos)
Océano	1,370,000
Hielo polar, glaciales	29,000
Agua subterránea	4,000
Lagos, ríos	230
Humedad del suelo	67
Atmósfera (vapor de agua)	14

El agua, al fluir, desplaza los nutrientes disueltos que entran y salen de la cuenca. Los experimentos en la Cuenca Hubbard Brook de New Hampshire, Estados Unidos, ilustraron que la vegetación ayuda a hacer más lenta la pérdida de nutrientes. La deforestación experimental provocó un incremento notable en la pérdida de iones minerales (figura 47.12).

La crisis de agua a nivel mundial

Nuestro planeta cuenta con agua en abundancia, pero la mayor parte de la misma es demasiado salada como para poderla beber o emplearla en el riego. Si toda el agua de la Tierra cupiera en una tina, la cantidad de agua dulce que podría emplearse al año de manera sostenible equivaldría a una cucharadita.

Del agua dulce que empleamos, alrededor de dos terceras partes se usa para la agricultura, pero la irrigación

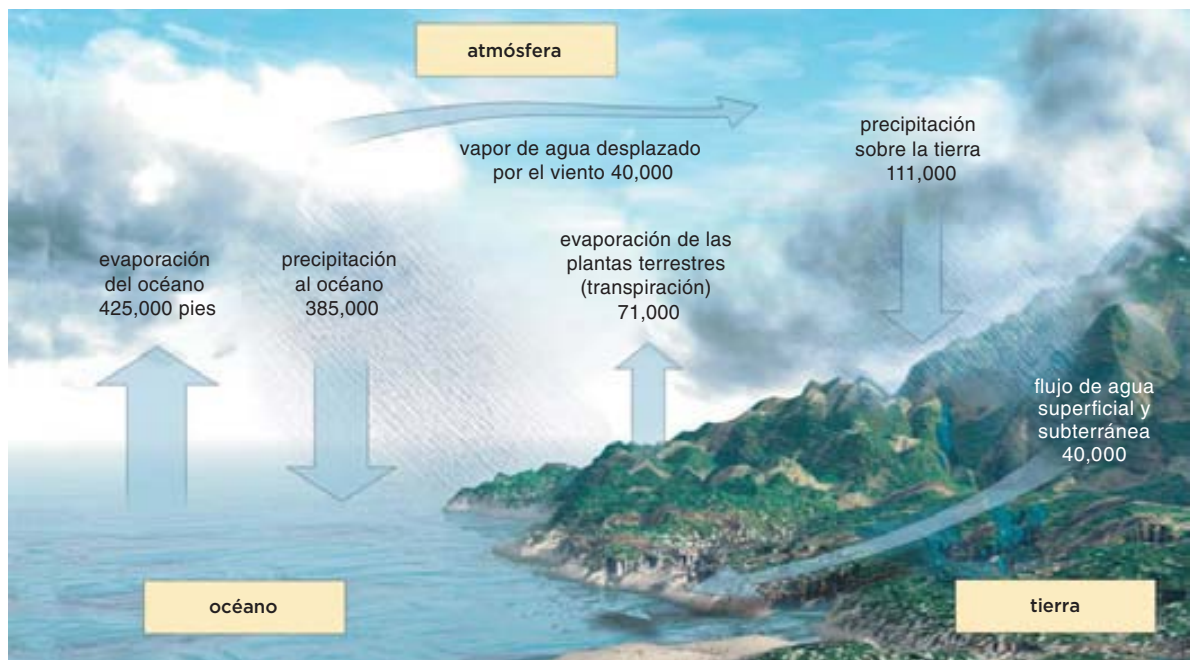


Figura 47.11 Animada El ciclo del agua. Las flechas identifican procesos de desplazamiento de agua. Los números indican las cantidades desplazadas, medidas en kilómetros cúbicos por año.

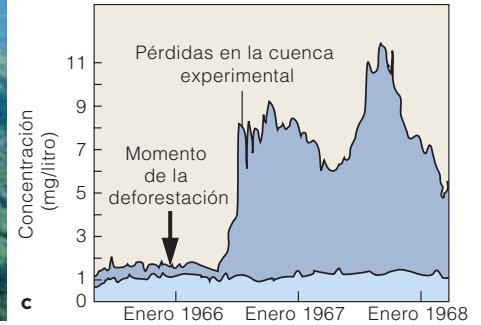


Figura 47.12 Cuenca de agua experimental de Hubbard Brook. (a) La escorrentía de esta cuenca de agua se recolecta en cuencas de concreto para monitorearla con facilidad. (b) En esta parcela se retiró toda la vegetación de manera experimental. (c) Tras la deforestación experimental, los niveles de calcio en el agua que escurrió aumentaron seis veces (azul mediano). Una gráfica de control en la misma cuenca de agua no demostró ningún incremento similar durante este tiempo (azul claro).

puede dañar el suelo. El agua entubada suele tener alta concentración de sales. La **salinización** es la acumulación de sales minerales en el suelo, provoca un lento crecimiento en las cosechas, lo que reduce su productividad.

El agua subterránea provee de agua potable aproximadamente a la mitad de Estados Unidos. Actualmente la contaminación de esta agua plantea una amenaza. Los productos químicos que se lixivian de tiraderos, de instalaciones donde se manejan residuos peligrosos y de tanques de almacenamiento subterráneo, con frecuencia la contaminan. A diferencia de los ríos y arroyos que fluyen y pueden recuperarse con rapidez, es difícil y costoso limpiar el agua subterránea que se ha contaminado.

El exceso de uso de agua también es frecuente; el agua se retira del manto acuífero mucho más rápido respecto a los procesos naturales de reposición. Cuando se retira un exceso de agua dulce de un manto acuífero cercano a la costa, el agua salada sube y reemplaza al agua dulce. En la figura 47.13 se ilustran regiones donde se ha presentado agotamiento de mantos acuíferos e intrusión de agua salada en Estados Unidos.

El exceso de uso ha agotado actualmente la mitad del manto acuífero Ogallala que abarca desde el sur de Dakota hacia Texas, Estados Unidos. Dicho manto suministra el agua para irrigar alrededor de 20% de las cosechas de la nación. En los últimos 30 años, el agua utilizada ha excedido la reposición por un factor de 10. ¿Qué ocurrirá cuando esta agua se agote?

Los contaminantes como las aguas negras, los desechos animales y productos químicos agrícolas, hacen que el agua de ríos y lagos no sea apta para el consumo humano. Además, los contaminantes alteran los ecosistemas acuáticos y en algunos casos provocan la extinción de especies vulnerables en la localidad.

La **desalinización**, la eliminación de sal del agua de mar, podría ayudar a aumentar las reservas de agua dulce. Sin embargo, para el proceso se requiere demasiado combustible fósil. La desalinización es factible principalmente en Arabia Saudita y otros sitios con poca población y grandes reservas de combustible. Además, en el proceso se producen montañas de sal de desperdicio que deben eliminarse.

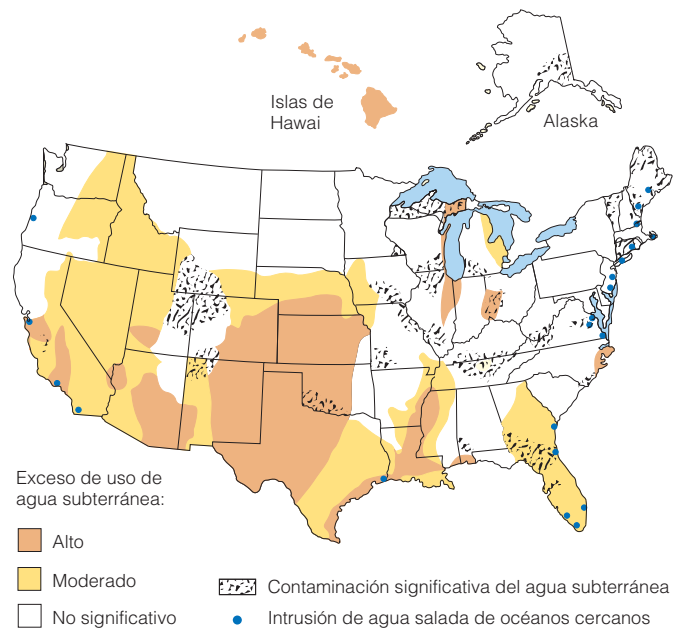


Figura 47.13 Problemas de agua subterránea en Estados Unidos.

Para repasar en casa

¿Qué es el ciclo del agua y cómo lo afecta la actividad humana?

- En el ciclo del agua, ésta se desplaza a escala global. Lo hace lentamente de los océanos del mundo (su principal reserva), pasa a la atmósfera y a la tierra y de nuevo regresa al océano.
- Del agua dulce que utiliza la población humana, alrededor de dos tercios se emplean para actividades agrícolas.
- Los mantos acuíferos que proveen gran parte del agua potable a nivel mundial se están contaminando y agotando.

■ El dióxido de carbono de la atmósfera hace que el ciclo del carbono sea atmosférico, pero la mayor parte del carbono se encuentra en sedimentos y rocas.

■ Conexiones con Fijación del carbono 7.6, Foraminíferos 22.3, Turberas 23.3.

En el **ciclo del carbono**, este elemento se desplaza por la zona más baja de la atmósfera y por todas las redes tróficas hacia y desde sus mayores reservorios (figura 47.14). La corteza de la Tierra contiene la mayor parte del carbono, de 66 millones a 100 millones de gigatoneladas. Una gigatonelada son mil millones de toneladas. Hay 4,000 gigatoneladas de carbono en las reservas conocidas de combustibles fósiles.

Los organismos contribuyen a los depósitos de carbono de la Tierra. Los protistas unicelulares, como los foraminíferos (sección 22.3) producen conchas ricas en carbonato de calcio. Durante cientos de millones de años, un número incalculable de estas células murió, se hundió y quedó enterrado en los sedimentos del fondo marino. El carbono de estos residuos se recicló lentamente a medida que los movimientos de la corteza terrestre levantaban porciones del mar que entraron a formar parte de un ecosistema terrestre.

La mayor parte del desplazamiento anual de carbono tiene lugar entre el océano y la atmósfera. El océano contiene alrededor de 38,000-40,000 gigatoneladas de carbono disuelto, principalmente en forma de iones de bicarbonato y carbonato. La atmósfera contiene alrededor de 766 gigatoneladas de carbono, combinado principalmente con oxígeno en forma de dióxido de carbono (CO_2).

En tierra firme, el detrito del suelo contiene 1,500-1,600 gigatoneladas de carbono. Las turberas y el permafrost, una capa de tierra perpetuamente congelada en las regiones árticas son los principales reservorios. Hay otras 540-610 gigatoneladas presentes en la biomasa o en los tejidos de los organismos.

Las corrientes del océano desplazan el carbono del agua superficial del océano a los reservorios profundos en el fondo del mar. El dióxido de carbono entra a las aguas tibias superficiales y se transforma en bicarbonato. Allí, los vientos prevalentes y las diferencias de densidad regionales impulsan el flujo de agua de mar rica en bicarbonato en un ciclo gigantesco que desciende desde la superficie de los océanos Pacífico y Atlántico hasta el fondo del Atlántico y la Antártida. Aquí, el bicarbonato pasa a reservorios fríos de almacenamiento profundo antes de que el agua vuelva a ascender (figura 47.15). El almacenamiento de carbono

Figura 47.14 Animada A la derecha, circulación de carbono en (a) ecosistemas marinos y (b) ecosistemas terrestres. Los recuadros color *amarillo* ilustran los reservorios más importantes de carbono. La gran mayoría de átomos de carbono se encuentra en sedimentos y rocas, seguidos por menor cantidad en el agua de mar, la tierra, la atmósfera y la biomasa (en ese orden). Flujos anuales típicos de distribución global de carbono en gigatoneladas:

De la atmósfera a las plantas por fijación de carbono	120
De la atmósfera al océano	107
Del océano a la atmósfera	105
De las plantas a la atmósfera	60
Del suelo a la atmósfera	60
De la combustión fósil a la atmósfera	5
De la destrucción neta de plantas a la atmósfera	2
De la escorrentía al océano	0.4
Enterrada en sedimentos del océano	0.1

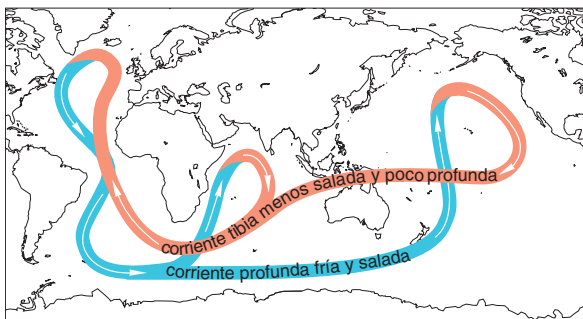
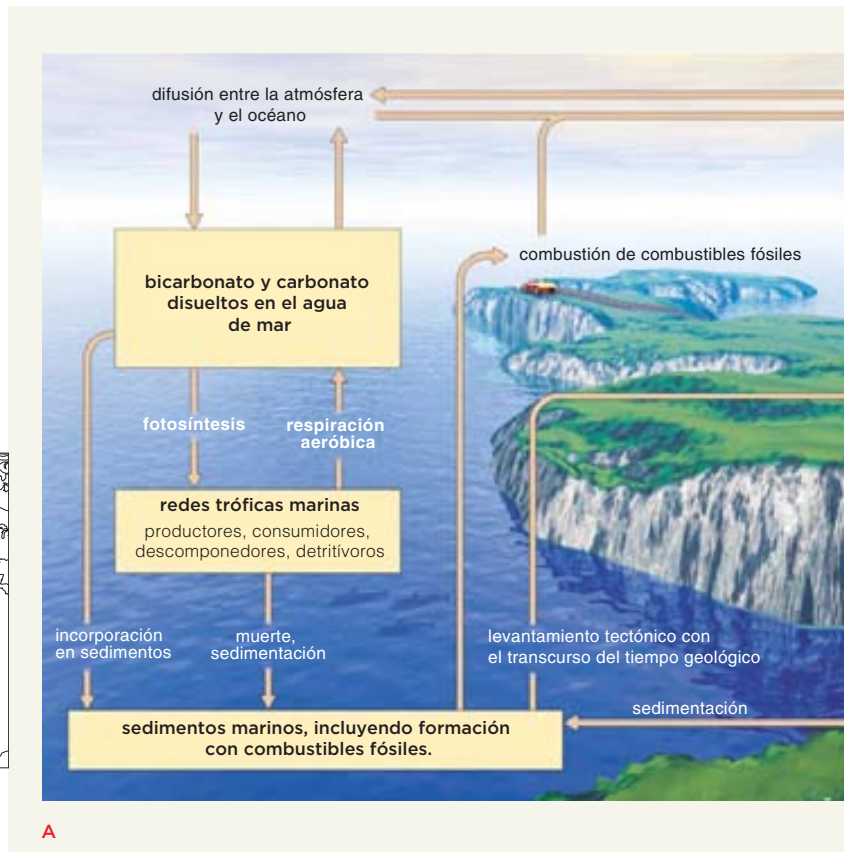


Figura 47.15 Ciclo de desplazamiento de dióxido de carbono a los reservorios de carbono en las profundidades del océano. El ciclo baja en las aguas frías y saladas del Atlántico Norte y se eleva en las aguas tibias del Pacífico.



en las profundidades del mar ayuda a amortiguar cualquier efecto a corto plazo del aumento de carbono en la atmósfera.

Los biólogos en ocasiones se refieren al ciclo global del carbono en forma de dióxido de carbono y bicarbonato como ciclo del carbono-oxígeno. Las plantas, el fitoplancton y algunas bacterias fijan el carbono al realizar la fotosíntesis (sección 7.6). Cada año captan miles de millones de toneladas métricas de carbono para sintetizar azúcares y otros compuestos orgánicos. La descomposición de estos compuestos por respiración aeróbica libera dióxido de carbono en la atmósfera. Escapa más dióxido de carbono a la atmósfera al quemar combustibles fósiles o debido a los incendios forestales y cuando hay erupciones volcánicas.

El tiempo que el ecosistema retiene un átomo de carbono dado es variable. La materia orgánica se descompone con rapidez en los bosques tropicales, de modo que el carbono no se acumula en la superficie del suelo. En contraste, los pantanos y otros hábitats anaeróbicos no favorecen la descomposición, de modo que el material se acumula en ellos, como ocurre en las turberas (sección 23.3).

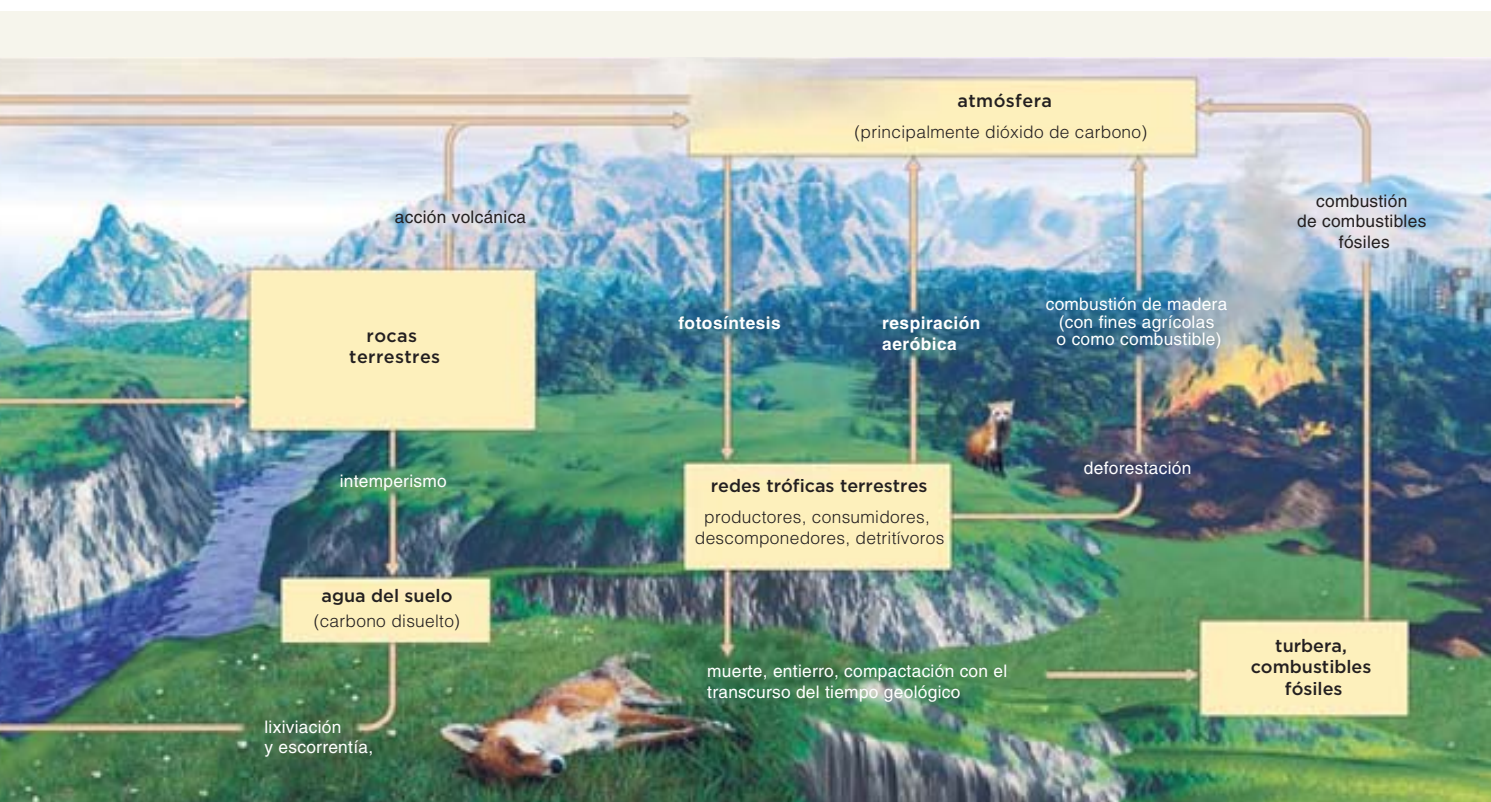
Los humanos están modificando el ciclo del carbono. Cada año retiran de cuatro a cinco gigatoneladas de com-

bustible fósil de las reservas del entorno. La actividad humana arroja a la atmósfera aproximadamente seis gigatoneladas más de carbono de lo que es posible desplazar a las reservas del océano por procesos naturales. Sólo alrededor de 2% del exceso de carbono que entra a la atmósfera queda disuelto en el agua de mar. El dióxido de carbono de la atmósfera atrapa calor, de modo que el aumento de producción del mismo podría ser un factor para el cambio global del clima. En la siguiente sección examinaremos esta posibilidad y algunas de sus implicaciones ambientales.

Para repasar en casa

¿Qué es el ciclo del carbono?

- En el ciclo del carbono-oxígeno, el carbono entra y sale de los ecosistemas combinado principalmente con oxígeno. Por ejemplo, dióxido de carbono, bicarbonato y carbonato.
- La corteza de la Tierra es la mayor reserva de carbono, seguida por los océanos del mundo. La mayor parte del reciclado anual de carbono ocurre entre el océano y la atmósfera.



B

47.8 Gases invernadero y cambio climático

■ Las concentraciones de gases en la atmósfera de la Tierra ayudan a determinar la temperatura cerca de su superficie. Las actividades humanas están modificando las concentraciones de gas y provocando cambios climáticos.

■ Conexión con Desequilibrio del carbono 7.9.

La concentración de diversas moléculas gaseosas influye considerablemente en la temperatura promedio de la atmósfera cerca de la superficie de la Tierra. Esta temperatura a su vez tiene efectos poderosos sobre el clima global y regional.

Las moléculas de dióxido de carbono, agua, óxido nítrico, metano y clorofluorocarbonos (CFC) en la atmósfera son de las principales sustancias que desempeñan interacciones que provocan el cambio de la temperatura a nivel mundial. Colectivamente, estos gases atrapan el calor como ocurre en un invernadero, de ahí el nombre común que se les da de “gases invernadero”.

La radiación solar atraviesa la atmósfera y es absorbida por la superficie de la Tierra. Esta energía calienta la superficie, lo cual significa que dicha superficie emite radiación infrarroja (calor). La energía infrarroja se irradia de nuevo hacia el espacio, pero los gases invernadero de la atmósfera interfieren con su escape. ¿Qué es lo que ocurre? Los gases absorben parte de la energía infrarroja y emiten una porción de la misma hacia la superficie de la Tierra (figura 47.16). Sin este proceso, llamado **efecto invernadero**, la superficie de la Tierra estaría tan fría que muy pocos seres sobrevivirían en ella.

En la década de 1950, los investigadores de un laboratorio ubicado en el volcán más alto de Hawai comenzaron a medir las concentraciones atmosféricas de gases invernadero. Este sitio remoto está casi libre de contaminación atmosférica local. También representa las condiciones atmosféricas del Hemisferio Norte. ¿Qué fue lo que encontraron? Brevemente, que las concentraciones de CO_2 siguen ciclos anuales de productividad primaria. Declinan en el verano cuando las tasas de fotosíntesis son más altas y aumentan en invierno, cuando la fotosíntesis es menor, pero la respiración aeróbica y la fermentación continúan.



Figura 47.17 *Página opuesta*, gráficas de recientes aumentos en cuatro tipos de gases invernadero en la atmósfera. Un factor clave es el simple número de vehículos de gasolina en las grandes ciudades. Arriba, la ciudad de México en una mañana brumosa. Con 10 millones de residentes, es la ciudad más grande del mundo.

La alternancia de máximos y mínimos a lo largo de la línea de la gráfica de la figura 47.17a corresponde a las concentraciones globales máximas y mínimas de CO_2 . Por primera vez, los investigadores observaron el efecto de las fluctuaciones de dióxido de carbono en todo el hemisferio. Observa la línea media que pasa por los máximos y mínimos del ciclo. Muestra que la concentración de dióxido de carbono aumenta en forma constante, igual que en las concentraciones de otros de los principales gases invernadero.

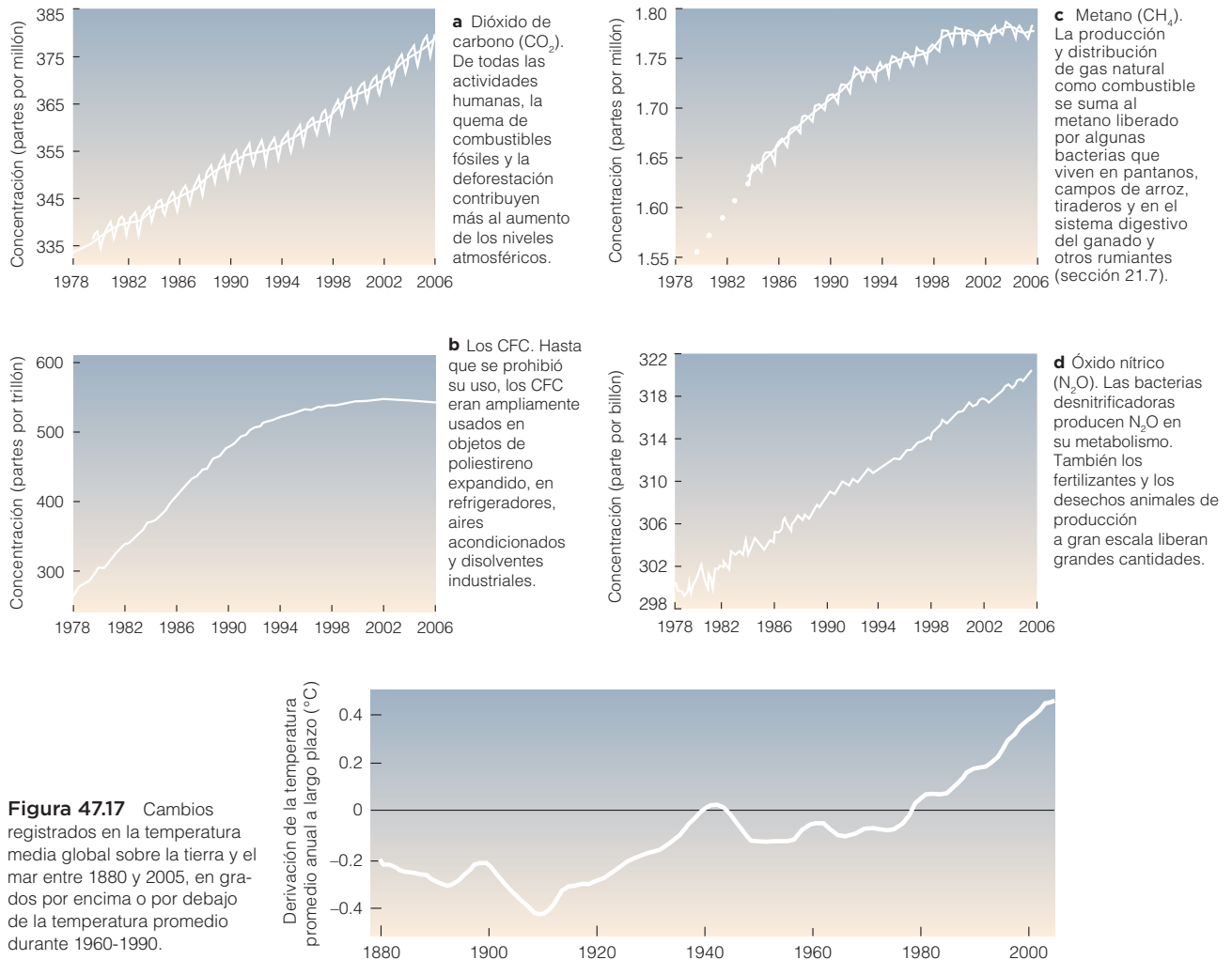


A La radiación solar penetra la atmósfera inferior y calienta la superficie de la Tierra.

B La superficie caliente irradia calor (radiación infrarroja) de nuevo hacia el espacio. Los gases invernadero absorben parte de la energía infrarroja y después emiten parte de ella de regreso hacia la Tierra.

C El aumento de concentración de gases invernadero provoca que se atrape más calor cerca de la superficie de la Tierra. La temperatura de la superficie del mar aumenta, de modo que se evapora más agua hacia la atmósfera. La temperatura de la superficie de la Tierra se eleva.

Figura 47.16 Animada El efecto invernadero.



Los niveles atmosféricos de gases invernadero son mucho más elevados ahora de lo que eran en el pasado. El nivel actual de dióxido de carbono quizá haya alcanzado su más alto nivel desde hace 470,000 años. Existe un consenso científico de que las actividades humanas (principalmente el uso de combustibles fósiles) contribuyen significativamente al incremento actual de gases invernadero. La gran preocupación es que este aumento pueda tener consecuencias ambientales muy graves.

El aumento de gases invernadero podría ser un factor en el **calentamiento global**, el incremento a largo plazo de la temperatura cerca de la superficie de la Tierra. En los últimos 30 años, la temperatura de la superficie de la Tierra se incrementó a una tasa más rápida, 1.8°C por siglo. El calentamiento es más dramático en las latitudes superiores del Hemisferio Norte.

Los datos de satélites, estaciones de clima y globos aerostáticos, naves de investigación y programas de computadoras sugieren que ya se están efectuando algunos

cambios irreversibles en el clima. El agua se expande al calentarse y su calentamiento funde los glaciares y las masas de hielo. En conjunto, la expansión térmica y la adición del agua de estas fuentes provocarán que el nivel del mar se eleve. En el siglo pasado, el nivel del mar se elevó hasta 20 centímetros y la tasa de elevación parece ser más acelerada en la actualidad.

Los científicos esperan que el incremento continuo de temperatura produzca efectos notables sobre el clima. El aumento en la tasa de evaporación alterará los patrones de lluvia a nivel global. Las lluvias intensas y las inundaciones probablemente se hagan más frecuentes en algunas regiones y la sequía en otras. Los huracanes quizá sean más intensos.

Amerita repetir esto: a medida que las investigaciones continúan, una meta clave de las mismas es determinar todas las variables que están en juego. La variable crucial respecto a sus consecuencias en el cambio climático, es quizá la única que aún desconocemos.

47.9

- El nitrógeno gaseoso constituye alrededor de 80% de la capa inferior de la atmósfera, pero la mayoría de los organismos no puede utilizarlo en su forma gaseosa.

■ Conexiones con Lluvia ácida 2.6, Fijación del nitrógeno 21.6 y 29.2, Florecimiento de algas 22.5, Descomponedores 21.6, 24.5, Lixiviación 29.1.

Entrada a ecosistemas

El nitrógeno sigue un ciclo atmosférico conocido como **ciclo del nitrógeno** (figura 47.19). El nitrógeno gaseoso constituye alrededor de 80% de la atmósfera. Un enlace covalente triple mantiene unidos los dos átomos de nitrógeno en la molécula de N_2 o $N \equiv N$. Las plantas no pueden usar nitrógeno gaseoso, porque no sintetizan la enzima que puede romper su triple enlace. Las erupciones volcánicas y los rayos pueden transformar parte del N_2 en formas susceptibles de entrar en las redes tróficas. Otro tanto es transfor-

mado a través de **fijación del nitrógeno**, proceso en el cual las bacterias rompen los tres enlaces del N_2 e incorporan los átomos de N al amoníaco (NH_3), el cual es convertido en iones amonio (NH_4^+) y nitrato (NO_3^-). Estas dos sales nitrogenadas se disuelven fácilmente en agua y son captadas por las raíces de las plantas.

Muchas especies de bacterias fijan nitrógeno (sección 21.6). Las cianobacterias fijadoras de nitrógeno viven en hábitats acuáticos, en el suelo y como componentes de los líquenes. Otro grupo fijador de nitrógeno, el género llamado *Rhizobium*, forma nódulos en las raíces de guisantes y otras leguminosas. Cada año, las bacterias fijadoras de nitrógeno colectivamente captan alrededor de 270 millones de toneladas métricas de nitrógeno de la atmósfera.

El nitrógeno incorporado a los tejidos vegetales se desplaza por los niveles tróficos de los ecosistemas y termina en desechos y desperdicios nitrogenados que son descompuestos por bacterias y hongos (secciones 21.6 y 24.5). Por el pro-

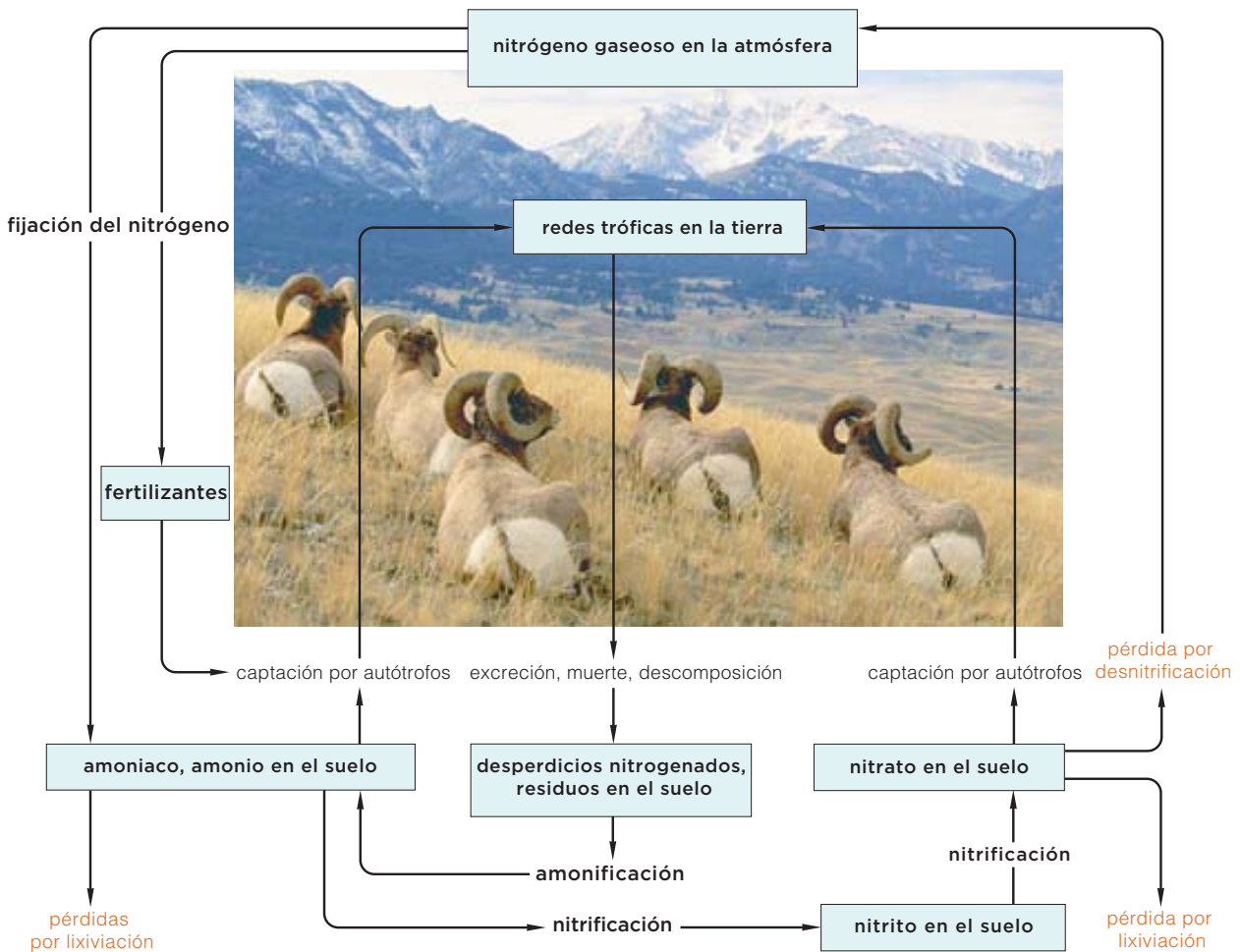


Figura 47.19 Animada Ciclo del nitrógeno en un ecosistema terrestre. El nitrógeno queda disponible para las plantas por las actividades de las bacterias fijadoras de nitrógeno. Otras especies de bacterias reciclan el nitrógeno en las plantas. Descomponen desperdicios orgánicos liberando amonio y nitratos.

ceso de **amonificación**, estos organismos descomponen las proteínas y otras moléculas nitrogenadas y producen amonio. Parte del amonio producido se libera a la tierra, donde las plantas y las bacterias nitrificadoras lo captan. La **nitrificación** se inicia cuando las bacterias convierten el amonio en nitrito (NO_2^-). Otras bacterias nitrificadoras emplean nitrito en reacciones que terminan formando nitrato que, igual que el amonio, puede ser captado por las raíces de las plantas.

Pérdidas naturales en los ecosistemas

Los ecosistemas pierden nitrógeno por **desnitrificación**. En este proceso, las bacterias desnitrificadoras transforman el nitrato o el nitrito en nitrógeno gaseoso u óxido de nitrógeno (NO_2). Las bacterias desnitrificadoras son anaeróbicas típicas que viven en tierras pantanosas y sedimentos acuáticos.

También se pierde amonio, nitrito y nitrato de los ecosistemas terrestres a través de la lixiviación, que consiste en la eliminación de algunos nutrientes por el agua que escurre por el suelo (sección 29.1). La lixiviación rica en compuestos nitrogenados entra a los ríos y otros ecosistemas acuáticos.

Alteración a causa de actividades humanas

La deforestación y la conversión de pastiales a tierras de cultivo también provocan pérdidas de nitrógeno en los ecosistemas. Cada vez que se limpia la tierra y se cosechan plantas, el nitrógeno almacenado en los tejidos vegetales es retirado. La eliminación de plantas hace que el suelo sea más vulnerable a la erosión y a la lixiviación.

Los granjeros contrarrestan el agotamiento de nitrógeno rotando los cultivos. Por ejemplo, plantan maíz y frijol en un mismo campo en años alternos. Las bacterias fijadoras de nitrógeno que se asocian con las leguminosas como el frijol agregan nitrógeno al suelo (sección 29.2).

En los países desarrollados, la mayoría de los granjeros también utiliza fertilizantes sintéticos ricos en nitrógeno. La temperatura alta y la presión transforman el nitrógeno y el hidrógeno gaseosos en amoniaco, que se emplea como fertilizante. Aunque el fertilizante sintético mejora el rendimiento de las cosechas, también modifica la química del suelo. Al agregar amonio al suelo, se eleva la concentración de iones hidrógeno y la de nitrógeno. La alta acidez alienta el intercambio de iones. Los iones de los nutrientes que están enlazados con las partículas del suelo son reemplazados por iones hidrógeno y, como resultado, los iones calcio y magnesio que se requieren para el crecimiento de las plantas se escapan en el agua del suelo.

La quema de combustibles fósiles en plantas eléctricas y a través de los vehículos libera óxidos de nitrógeno a la atmósfera. Estos gases contribuyen al calentamiento global y a la presencia de lluvia ácida (sección 2.6). Los vientos a menudo acarrean contaminantes gaseosos lejos de donde se produjeron. Según ciertas estimaciones, los contaminantes que llegan al Parque Nacional Great Smoky Mountains han aumentado hasta seis veces la cantidad de nitrógeno en el suelo (figura 47.20).



Figura 47.20 Árboles muertos y moribundos en el Parque Nacional Great Smoky Mountains. Algunos bosques son víctimas de los óxidos de nitrógeno y otras formas de contaminación ambiental.

El nitrógeno de la lluvia ácida puede producir el mismo efecto que el uso de fertilizantes sintéticos. Diferentes especies de plantas responden de distinto modo al aumento de nivel del nitrógeno. Los cambios de nitrógeno en la tierra modifican el equilibrio entre especies competitivas de la comunidad, provocando que la diversidad se reduzca. El impacto puede ser particularmente notable en bosques a gran altitud o latitud donde la tierra, de manera natural, tiende a ser pobre en nitrógeno.

Algunas actividades humanas alteran los ecosistemas acuáticos por enriquecimiento con nitrógeno. Por ejemplo, alrededor de la mitad del nitrógeno en los fertilizantes que se aplican al campo es lixiviado hacia ríos, lagos y estuarios. Más nitrógeno entra al agua procedente de las aguas negras de ciudades y de los desechos animales. Como resultado, el aumento de nitrógeno favorece el florecimiento de algas (sección 22.5). El fósforo en los fertilizantes ejerce el mismo efecto negativo, como se explica en la siguiente sección.

Para repasar en casa

¿Qué es el ciclo del nitrógeno?

- El ciclo del nitrógeno dentro del ecosistema se inicia con la fijación del nitrógeno. Las bacterias transforman el nitrógeno gaseoso de la atmósfera en amoniaco y después en ion amonio, forma en la que es captado fácilmente por las plantas.
- En el proceso de amonificación, bacterias y hongos fabrican amonio adicional, el cual queda disponible para las plantas cuando dichas bacterias y hongos descomponen los desechos y residuos orgánicos ricos en nitrógeno.
- Por la nitrificación, las bacterias transforman los nitritos del suelo en nitrato, que también es otra forma que las plantas captan fácilmente.
- El ecosistema pierde nitrógeno cuando las bacterias desnitrificadoras transforman de nuevo nitritos y nitratos en nitrógeno gaseoso y cuando el nitrógeno se lixivia del suelo.

47.10 El ciclo del fósforo

■ A diferencia del carbono y el nitrógeno, el fósforo casi nunca se presenta como gas. Igual que el nitrógeno, puede ser captado por las plantas únicamente en forma ionizada, y también, con frecuencia es un factor limitante para el crecimiento de las plantas.

En el **ciclo del fósforo**, éste pasa con rapidez por las redes tróficas al desplazarse de la tierra a los sedimentos del océano y después lentamente de regreso a tierra firme. La corteza terrestre es el reservorio más grande de fósforo.

El fósforo de las rocas se encuentra principalmente en forma de fosfato (PO_4^{3-}). El intemperismo y la erosión hacen que iones fosfato de las rocas lleguen a ríos y arroyos y de ahí al océano (figura 47.21). En este sitio, los fosfatos se acumulan formando depósitos bajo el agua, a lo largo de los bordes continentales. Tras millones de años, el desplazamiento de la corteza terrestre provoca levantamiento del fondo marino. Una vez levantados, estos depósitos de fosfato rocoso que salen a la superficie quedan expuestos al intemperismo y erosión, la cual libera fosfatos de las rocas para iniciar de nuevo el ciclo del fósforo.

Los fosfatos se requieren como bloques constitutivos para el ATP, los fosfolípidos, los ácidos nucleicos y otros compuestos. Las plantas captan fosfatos disueltos del agua del suelo. Los herbívoros los captan al consumir plantas y los carnívoros, a su vez, al consumir herbívoros. Los ani-

males pierden fosfato en orina y heces. Los descomponedores bacterianos y fúngicos liberan fosfato de desechos y residuos orgánicos, y éstos son de nuevo captados por las plantas.

El ciclo del agua ayuda a desplazar fósforo y otros minerales a través de los ecosistemas. El agua se evapora del océano y cae sobre la tierra. Al fluir de nuevo al océano, transporta aluvión y fosfatos en él disueltos que son requeridos por los productores primarios para su crecimiento.

De todos los minerales, el fósforo es el que con mayor frecuencia actúa como factor limitante del crecimiento de las plantas. Sólo la tierra recién intemperizada y joven tiene fósforo en abundancia. Muchos ecosistemas tropicales y subtropicales que ya tienen bajo contenido de fósforo es probable que experimenten mayor agotamiento debido a la actividad humana. En un bosque tropical no perturbado, la descomposición libera el fósforo almacenado en la biomasa. Cuando el bosque se transforma en tierra agrícola, el ecosistema pierde el fósforo almacenado en los árboles. El rendimiento de las cosechas declina pronto, y posteriormente, cuando los campos son abandonados, se vuelven a poblar con algo de vegetación. Rociar sobre el suelo roca fosfatada bien molida ayuda a restaurar la fertilidad, pero muchos países en desarrollo carecen de este recurso.

Muchos países desarrollados tienen un problema distinto. El fósforo lixiviado de campos fuertemente fertilizados contamina el agua. Las aguas negras de las ciudades

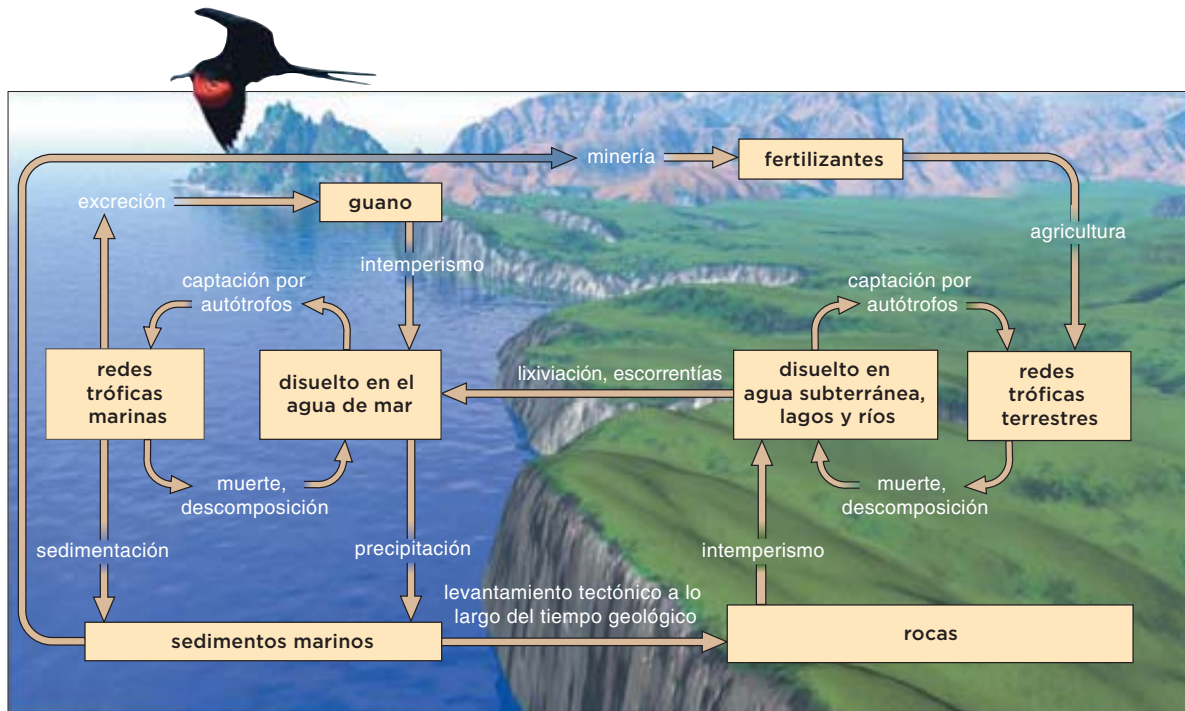


Figura 47.21 Animada Ciclo del fósforo. En este ciclo sedimentario, el fósforo se desplaza al océano principalmente en forma de iones fosfato (PO_4^{3-}). Se desplaza a través del fitoplancton de las redes tróficas marinas y después a los peces que se alimentan de plantas. Las aves marinas se comen estos peces y sus desechos (guano) se acumulan en las islas. Los humanos recolectan y emplean el guano como fertilizante rico en fosfato.

Resumen

Sección 47.1 Un **ecosistema** es un conjunto de organismos y los componentes físicos (abióticos) de su entorno. Existe flujo unilateral de energía que entra y sale del ecosistema, y un reciclado de materiales entre las especies que residen en él. Todos los ecosistemas presentan entrada y salida de nutrientes.

La luz solar suministra energía a la mayoría de los ecosistemas. Los **productores primarios** transforman la energía solar en energía de enlaces químicos. También captan los nutrientes que ellos y todos los demás consumidores requieren. Los herbívoros, carnívoros, omnívoros, **descomponedores** y **detritívoros** son **consumidores**.

La energía se desplaza de los organismos en un **nivel trófico** a los organismos de otro nivel. Se dice que los organismos ocupan un mismo nivel trófico cuando se encuentran a la misma distancia respecto de la entrada de energía al ecosistema. Una **cadena trófica** muestra una trayectoria lineal de flujo de energía y nutrientes a través de los organismos. En ella se percibe quién consume a quién.

■ Usa la animación de CengageNOW para aprender acerca del flujo de energía y el reciclado de nutrientes.

Sección 47.2 Las cadenas tróficas se interconectan formando **redes tróficas**. La eficiencia de la transferencia de energía siempre es baja, de modo que la mayoría de los ecosistemas no tienen más de cuatro o cinco niveles tróficos. En la **cadena trófica de los herbívoros**, la mayor parte de la energía capturada por los productores fluye a los herbívoros. En las **cadena trófica de detritívoros**, la mayor parte de la energía fluye de los productores directamente a los detritívoros y descomponedores. Ambos tipos de cadenas tróficas están interconectados en casi todos los ecosistemas.

■ Usa la animación de CengageNOW para explorar una red trófica.

Sección 47.3 La **productividad primaria** de un sistema es la tasa a la cual los productores captan y almacenan energía en sus tejidos. Varía con el clima, los cambios estacionales, la disponibilidad de nutrientes y otros factores.

Las **pirámides de energía** y las **pirámides de biomasa** ilustran cómo están distribuidos la energía y los compuestos orgánicos entre organismos de un ecosistema. Todas las pirámides de energía son más grandes en su base. Cuando los productores son consumidos tan rápido como se reproducen, la biomasa de consumidores puede exceder la de productores, de modo que la pirámide de biomasa de invierte.

■ Usa la animación de CengageNOW para ver cómo fluye la energía en un ecosistema.

Sección 47.4 En la **magnificación biológica**, una sustancia química es transmitida de organismos de cada nivel trófico a los que se encuentran por encima de ellos y se concentra cada vez más en los tejidos corporales.

Sección 47.5 En un **ciclo biogeoquímico**, el agua o algún otro nutriente se desplaza de un reservorio del medio ambiente a través de los organismos y después regresa al medio ambiente.

Sección 47.6 En el **ciclo del agua**, la evaporación, la condensación y la precipitación desplazan el agua de su principal reservorio (los océanos) a la atmósfera, a la tierra y después de regreso al océano. La **escorrentía** es el agua que fluye del suelo hacia los arroyos. Una **cuenca de agua** es el área donde se drena toda la precipitación hacia una vía de agua específica. El agua del **manto acuífero** y en el suelo es el **agua subterránea**. El uso de irrigación puede provocar **salinización** (acumulación de sal) en el suelo. La **desalinización** es un método que

y ranchos agrícolas también contienen fósforo. El fósforo disuelto que llega a los ecosistemas acuáticos puede promover florecimiento destructivo de algas. Igual que las plantas, las algas requieren nitrógeno, fósforo y otros iones para continuar creciendo. En muchos ecosistemas de agua dulce, las bacterias fijadoras de nitrógeno mantienen elevados los niveles de este elemento, de modo que el fósforo se transforma en el factor limitante. Cuando los contaminantes ricos en fosfato llegan al agua, las poblaciones de algas crecen mucho y provocan problemas. A medida que los descomponedores aeróbicos destruyen los residuos de algas muertas, el oxígeno del agua se agota y los peces y otros organismos quedan carentes de él.

La **eutroficación** se refiere al enriquecimiento de nutrientes de cualquier ecosistema. Puede ocurrir de manera natural, pero las actividades humanas con frecuencia aceleran este proceso, como lo demuestra el experimento de la figura 47.22. La eutroficación de un lago es difícil de revertir. Puede requerir varios años para que se agote el exceso de nutrientes que alientan el florecimiento de las algas.

Para repasar en casa

¿Qué es el ciclo del fósforo?

■ El ciclo del fósforo es un ciclo sedimentario en el cual este elemento se desplaza de su principal reservorio (la corteza de la Tierra), pasando por los suelos y los sedimentos, los hábitats acuáticos y los cuerpos de organismos vivos.



Figura 47.22 Un experimento de eutroficación. Los investigadores colocaron una cortina de plástico a lo largo de un canal que divide dos cuencas de un lago natural. Agregaron al agua, a un lado de la cortina (aquí, la parte inferior del lago), nitrógeno, carbono y fósforo y al otro lado de la cortina, nitrógeno y carbono. A los pocos meses, la cuenca con fósforo demostró eutroficación con un denso florecimiento de algas (verde) que cubrió la superficie.

En 2006, China sobrepasó a Estados Unidos como mayor emisor de dióxido de carbono. No obstante, el estilo de vida del estadounidense promedio es causante de la emisión de alrededor de 20 toneladas de carbono al año. Esto es más de cuatro veces lo que corresponde a una persona promedio en China y más del doble de lo que corresponde a una persona en Europa occidental. Las emisiones automotrices son un factor, las normas de eficiencia de combustible en China y en Europa son más estrictas que en Estados Unidos.

¿Por qué opción votarías?

¿Crees que Estados Unidos debería elevar las normas de eficiencia de combustible para automóviles y camiones con el fin de reducir las emisiones de dióxido de carbono? Visita CengageNOW y después vota en línea.



requiere mucha energía para obtener agua dulce a partir de agua salada.

- Usa la animación de CengageNOW para entender el ciclo del agua.

Sección 47.7 El **ciclo de carbono** desplaza carbono de los reservorios en las rocas y en el agua del mar, pasando por sus formas gaseosas (metano y CO_2) a la atmósfera, y a través de los ecosistemas. La deforestación y la quema de madera y combustibles fósiles agregan más dióxido de carbono a la atmósfera del que puede ser absorbido por los océanos.

- Usa la animación de CengageNOW para observar el flujo de carbono a través de su ciclo global.

Sección 47.8 El **efecto de invernadero** se refiere a la capacidad de ciertos gases para atrapar calor en la región atmosférica inferior. Calienta la superficie de la Tierra. Las actividades humanas colocan en la atmósfera cantidades mayores de lo normal de gases invernadero, incluyendo dióxido de carbono. El aumento de estos gases se correlaciona con el incremento global de la temperatura (**calentamiento global**) y otros cambios climáticos.

- Usa la animación de CengageNOW para explorar el efecto de invernadero y el calentamiento global.

Sección 47.9 El **ciclo del nitrógeno** es un ciclo atmosférico. El aire es el principal reservorio de N_2 , una forma gaseosa de nitrógeno que las plantas no pueden emplear. En la **fijación de nitrógeno**, ciertas bacterias captan el N_2 y forman amoníaco. La **amonificación** libera el amonio de residuos orgánicos. La **nitrificación** incluye la conversión de amonio en nitrito y después en nitrato, que las plantas pueden captar. Parte del nitrógeno se pierde en la atmósfera por la **desnitrificación** que efectúan las bacterias. Las actividades humanas suman nitrógeno en los ecosistemas, por ejemplo, a través del uso de combustibles fósiles (que liberan óxidos de nitrógeno) y de la aplicación de fertilizantes. El nitrógeno adicional puede alterar los procesos del ecosistema.

- Usa la animación de CengageNOW para aprender cómo se recicla nitrógeno en un ecosistema.

Sección 47.10 El **ciclo del fósforo** es un ciclo sedimentario. La corteza terrestre es el mayor reservorio y no hay forma gaseosa principal de este elemento. El fósforo es con frecuencia el factor que limita el crecimiento de la población de plantas y algas productoras. El suministro excesivo de fósforo a un ecosistema acuático puede acelerar la **eutroficación**.

- Usa la animación de CengageNOW para observar el ciclo de fósforo en un ecosistema.

Autoevaluación Respuestas en el apéndice III

- En la mayoría de los ecosistemas, los productores primarios emplean energía de _____ para sintetizar compuestos orgánicos.
 - la luz solar
 - el calor
 - la descomposición de desechos y residuos
 - la descomposición de sustancias inorgánicas en los hábitats
- Los organismos en el nivel trófico más bajo en una pradera de pasto alto están todos _____.
 - en el primer paso de distancia del suministro original de energía
 - autótrofos
 - heterótrofos
 - tanto a como b
 - tanto a como c
- Los descomponedores son comúnmente _____.
 - hongos
 - plantas
 - bacterias
 - a y c
- Todos los organismos del primer nivel trófico _____.
 - captan energía de una fuente inerte
 - obtienen carbono de una fuente inerte
 - se encuentran en la parte inferior de la pirámide de energía
 - todos los anteriores
- La productividad primaria en tierra firme se ve afectada por _____.
 - disponibilidad de nutrientes
 - cantidad de luz solar
 - temperatura
 - todos los anteriores
- Cuando ocurre magnificación biológica _____ tendrán niveles más altos de toxinas en sus sistemas.
 - los productores
 - los herbívoros
 - los carnívoros primarios
 - los carnívoros superiores
- La mayor parte del agua dulce de la Tierra se encuentra en _____.
 - lagos y ríos
 - mantos acuíferos y el suelo
 - congelada como hielo
 - los cuerpos de los organismos
- El reservorio más grande de carbono de la Tierra es _____.
 - la atmósfera
 - los sedimentos y las rocas
 - el agua de mar
 - los organismos vivos
- El carbono es liberado en la atmósfera por _____.
 - la fotosíntesis
 - la respiración aeróbica
 - el uso de combustibles fósiles
 - b y c
- Los gases invernadero _____.
 - hacen más lento el escape de energía calorífica de la Tierra hacia el espacio
 - son producidos por actividades naturales y humanas
 - se encuentran a niveles más altos que hace 100 años
 - todos los anteriores
- El ciclo de _____ es un ciclo sedimentario.
 - el agua
 - el carbono
 - el nitrógeno
 - el fósforo
- El reservorio más grande de fósforo en la Tierra es _____.
 - la atmósfera
 - el guano
 - los sedimentos y las rocas
 - los organismos vivos

Ejercicio de análisis de datos

Para evaluar el impacto de la actividad humana sobre el nivel de dióxido de carbono en la atmósfera terrestre, es conveniente remontarnos en el tiempo. Un conjunto útil de datos proviene de muestras de hielo tomadas de las profundidades de la Antártida. La capa más antigua de hielo que ha sido analizada data de aproximadamente 400 mil años. Las burbujas de aire atrapadas en el hielo suministran información sobre el contenido de gas en la atmósfera de la Tierra en el momento en que el hielo se formó. Combinando los datos de esa capa de hielo con medidas directas más recientes del dióxido de carbono en la atmósfera (como se ve en la figura 47.23) los científicos pueden colocar los cambios actuales de dióxido de carbono atmosférico dentro de una perspectiva histórica.

1. ¿Cuál fue el nivel más alto de dióxido de carbono entre el año 400,000 a.C. y el 0 d.C.?
2. Durante este periodo, ¿cuántas veces el dióxido de carbono alcanzó un nivel comparable al que se midió en 1980?
3. La Revolución Industrial ocurrió alrededor del año 1800. ¿Cuál era la tendencia en el nivel de dióxido de carbono en los 800 años anteriores a este acontecimiento? ¿Y qué podemos decir acerca de los 175 años posteriores a él?
4. Indica si el aumento en el dióxido de carbono entre 1800 y 1975 fue mayor o menor que el aumento entre 1980 y 2007.

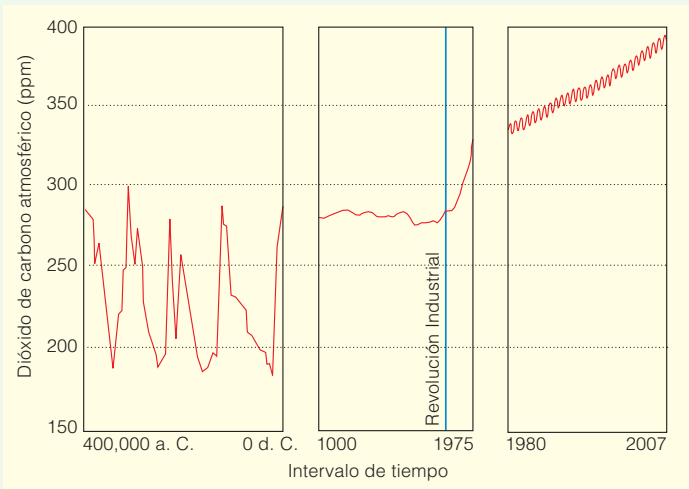


Figura 47.23 Cambios en los niveles de dióxido de carbono atmosférico (en partes por millón). Las mediciones directas se inician en 1980. Los datos anteriores se basan en el estudio de muestras de hielo procedentes de capas profundas.

13. Para su crecimiento se requiere que las plantas capten del suelo _____.
 - a. nitrógeno
 - b. carbono
 - c. fósforo
 - d. tanto a como c
 - e. todos los anteriores
14. En la fijación del nitrógeno _____ se convierte en _____.
 - a. el nitrógeno gaseoso; amoníaco
 - b. los nitratos; nitritos
 - c. el amoníaco; nitrógeno gaseoso
 - d. el amoníaco; nitratos
 - e. el nitrógeno; óxidos de nitrógeno
15. Relaciona cada término de la columna izquierda con la descripción más adecuada.

_____ productores	a. pasos que los separan de la fuente de energía
_____ herbívoros	b. se alimentan de pequeños pedazos de materia orgánica
_____ descomponedores	c. degradan desechos y residuos orgánicos o formas inorgánicas
_____ detritívoros	d. captan la energía solar
_____ nivel trófico	e. se alimentan de plantas
_____ magnificación biológica	f. acumulación de toxinas

■ Visita [CengageNOW](#) para encontrar preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Margarita cultiva vegetales en Maine y Eduardo los cultiva en la Florida. ¿Cuáles son algunas de las variables que influyen en la producción primaria de cada sitio?
2. ¿De dónde proviene el agua que utilizas? ¿De un pozo, de un reservorio? Investiga además en qué área está incluida tu cuenca de agua y cómo son los flujos de corrientes. Visita el sitio *Science in Your Watershed*, water.usgs.gov/wsc, para resolver estas preguntas.
3. Mira a tu alrededor y di el nombre de todos los objetos naturales o fabricados que quizá estén contribuyendo a amplificar el efecto de invernadero.

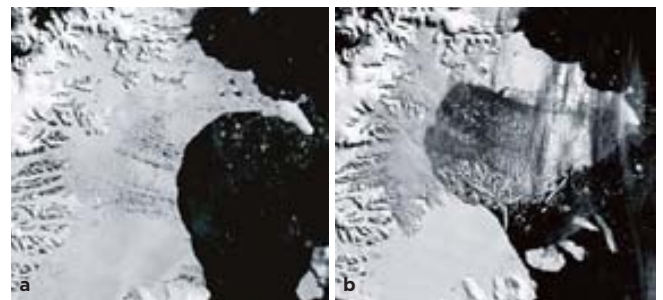


Figura 47.24 Capa de hielo Larsen B de la Antártida en (a) enero y (b) marzo del 2002. Alrededor de 720 mil millones de toneladas de hielo se desprendieron de esta repisa formando miles de icebergs. Algunos de ellos se proyectaban a una altura superior a 25 metros sobre la superficie del océano. Alrededor del 90% del volumen de un iceberg se encuentra oculto bajo el agua.

4. Los casquetes de hielo polar son amplias y gruesas capas de hielo que flotan en el mar. En marzo de 2002, 3,200 kilómetros cuadrados de la capa más grande de la Antártida se separaron del continente y se rompieron en miles de icebergs (figura 47.24). Los científicos comprendieron que esta capa de hielo se estaba encogiendo y rompiendo, pero este evento es el desprendimiento más grande que se ha observado en nuestra época. ¿Por qué debería resultar preocupante para las personas que viven en climas más templados?
5. Las bacterias fijadoras de nitrógeno viven en todo el océano, ya sea en las aguas iluminadas por el sol o hasta a 200 metros de profundidad. Recuerda que el nitrógeno es un factor limitante en muchos hábitats. ¿Qué efecto produciría un incremento de la población de fijadores marinos de nitrógeno sobre la productividad primaria de las aguas? ¿Qué efecto produciría ese cambio sobre la captación de carbono en esas aguas?

La biosfera

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Los surfistas, las focas y el mar

El surfista profesional Ken Bradshaw ha surfado muchísimas olas, pero una de ellas en particular fue muy especial. En enero de 1998, se encontraba en el mar de Hawai cuando tuvo oportunidad de surfear la ola más grande que había visto en su vida (figura 48.1). Se elevó más de 12 metros (39 pies) de altura y fue lo más emocionante que él haya experimentado.

Esta ola fue una manifestación de un fenómeno climático que ocurre aproximadamente cada tres a siete años. Durante dicho fenómeno las aguas del Pacífico a lo largo de la costa oeste de América del Sur y hacia el oeste, se hacen más cálidas de lo normal. Esta modificación de la temperatura del agua ocasiona un desplazamiento de las corrientes marinas y los patrones de viento, lo que provoca tormentas invernales que generan olas.

El aumento de la temperatura del agua también altera las corrientes que normalmente llevan nutrientes desde las profundidades del océano hacia la costa occidental de América del Sur. Esta escasez resultante de nutrientes hace más lento el crecimiento de los productores primarios marinos, lo que provoca efectos en cascada en todas las redes alimenticias marinas. Un efecto que con frecuencia se inicia cerca de Navidad, es la escasez de peces en aguas cercanas a las costas del Perú. Los pescadores peruanos han observado este patrón y le han dado el nombre de "El Niño", que significa "el pequeño", haciendo referencia al nacimiento de Jesús.

El descenso de poblaciones de peces durante El Niño puede producir efectos devastadores sobre los mamíferos marinos que normalmente se alimentan de ellos. Durante el periodo de 1997-1998, cuando se produjo El Niño, cerca de la mitad de las morsas de las islas Galápagos murieron de inanición. La población de focas del norte de California también disminuyó.

El cambio de temperatura en las aguas del Pacífico durante El Niño de 1997-1998 fue el más grande que se haya registrado y afectó el clima a nivel mundial. Olas gigantes, incluyendo la surfada por Bradshaw, chocaron contra las costas del Pacífico este. Fuertes lluvias provocaron inundaciones masivas y lodazales en California y Perú. De manera simultánea, una cantidad de lluvia menor a la normal cayó en Australia e Indonesia lo que impidió que crecieran las cosechas y que se produjeran incendios forestales.

Como veremos en este capítulo, el patrón de circulación del agua en los océanos de la Tierra es sólo uno de los factores físicos que afecta la distribución de peces de toda la biosfera. Definimos la biosfera como el sitio donde encontramos vida sobre la Tierra. Incluye la hidrosfera (el océano, los casquetes de hielo y otros cuerpos de agua líquida o congelada), la litosfera (las rocas, suelos y sedimentos en la Tierra) y las porciones más bajas de la atmósfera (los gases y partículas que se encuentran alrededor de la Tierra).



¡Mira el video! **Figura 48.1** El poderoso fenómeno llamado El Niño provocó esta enorme ola en el Pacífico. También afectó a las poblaciones de peces y fue causa de que las focas bebé (foto de la *izquierda*) y sus padres murieran de hambre.

Conceptos básicos



Patrones de circulación atmosférica

Los patrones de circulación atmosférica se inician con las diferencias regionales en suministro de energía solar, la rotación y órbita de la Tierra y la distribución de los continentes y los mares. Estos factores dan lugar a los grandes sistemas climáticos y a los climas regionales.

Secciones 48.1, 48.2



Patrones de circulación oceánica

Las interacciones entre las corrientes del océano, los patrones de circulación atmosférica y las masas continentales, producen climas regionales que afectan a los sitios donde los diversos organismos pueden vivir. **Sección 48.3**



Provincias terrestres

Las regiones biogeográficas son amplias áreas caracterizadas por especies que evolucionaron precisamente en ese sitio. Se dividen en biomas caracterizados principalmente por la vegetación predominante. La intensidad de la luz solar, la humedad, el suelo y la historia evolutiva varían de uno a otro bioma. **Secciones 48.4-48.11**



Provincias acuáticas

Las provincias acuáticas abarcan más de 71% de la superficie terrestre. Todos los ecosistemas de agua dulce y salada tienen gradientes de disponibilidad de luz, temperatura y gases disueltos que varían a diario y por estaciones. Estas variaciones influyen en la productividad primaria. **Secciones 48.12-48.16**



Aplicación de conceptos

Comprender las interacciones entre la atmósfera, el océano y la tierra, puede conducir a descubrir eventos específicos: en este caso, las epidemias recurrentes de cólera que impactan sobre la vida humana. **Sección 48.17**

Conexiones a conceptos anteriores

- En este capítulo estudiaremos el nivel más alto de organización de la naturaleza (sección 1.1).
- Aprenderás más acerca de los suelos (29.1), la distribución de productividad primaria (47.3), las vías para fijación de carbono (7.7) y los efectos de la deforestación (introducción al capítulo 23).
- La discusión de las provincias acuáticas se basará en las propiedades del agua (2.5), la lluvia ácida (2.6, 47.9), el ciclo de agua (47.6) y la eutroficación (47.10). Aprenderás más acerca de los arrecifes de coral (25.5) y la vida en las ventilas hidrotermales (20.2).
- Te recordaremos los efectos del uso de combustibles fósiles (23.5), incluyendo el calentamiento global (47.8). Aprenderás sobre las amenazas a la capa de ozono (20.3).
- El capítulo termina con un ejemplo de un método científico para resolver problemas (1.6, 1.7).

¿Por qué opción votarías? No podemos impedir que ocurra El Niño, pero quizá podríamos minimizar su severidad. ¿Estarías a favor de que se usara el dinero de los impuestos en Estados Unidos como fondos para investigar las causas y los efectos de El Niño? Visita CengageNOW para ver los detalles, y después vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- La cantidad de energía solar que llega a la superficie de la Tierra varía de un sitio a otro y según la estación.
- Conexión con Combustibles fósiles 23.5.

La circulación atmosférica y el clima regional

La palabra **clima** se refiere a las condiciones climáticas promedio, como la cobertura de las nubes, la temperatura, la humedad y la velocidad del viento a lo largo del tiempo. Los climas regionales difieren, pues los factores que influyen en los vientos y las corrientes oceánicas (intensidad de la luz solar, distribución de masas continentales y mares, y elevación) varían de un sitio a otro.

Todos los años, la Tierra gira alrededor del Sol siguiendo una trayectoria elíptica (figura 48.2). Los cambios estacio-

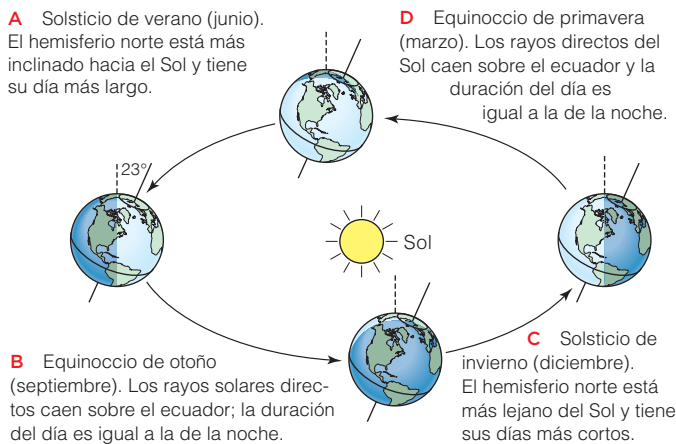


Figura 48.2 Animada La inclinación de la Tierra y su rotación anual en torno al Sol provocan efectos de temporada. La inclinación de 23° del eje de la Tierra provoca que el hemisferio norte reciba luz solar más intensa y tenga días más largos en verano que en invierno.

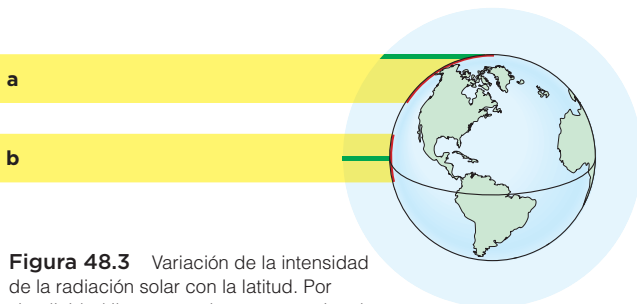


Figura 48.3 Variación de la intensidad de la radiación solar con la latitud. Por simplicidad ilustramos dos paquetes iguales de radiación de entrada en el equinoccio, día en que los rayos solares son perpendiculares al eje de la Tierra.

Los rayos que caen sobre grandes latitudes (**a**) atraviesan más atmósfera (**azul**) que los que caen cerca del ecuador (**b**). Compara la longitud de las líneas verdes. La atmósfera no está a escala.

Además, la energía de los rayos que caen sobre grandes latitudes se esparce en un área mayor que la energía que cae sobre el ecuador. Compara la longitud de las líneas **rojas**.

nales surgen porque el eje de la Tierra no es perpendicular al plano de esta elipse, sino que está inclinado aproximadamente 23 grados. En junio, cuando el hemisferio norte se encuentra inclinado hacia el Sol, recibe luz solar más intensa y tiene días más largos que el hemisferio sur (figura 48.2a). En diciembre ocurre lo opuesto (figura 48.2c). Dos veces al año (en los equinoccios de primavera y otoño) el eje de la Tierra queda perpendicular a la luz solar entrante. En estos días, todos los sitios sobre la Tierra reciben 12 horas de luz solar y 12 horas de oscuridad (figura 48.2b,d).

En cualquier día dado, las regiones ecuatoriales reciben más energía solar que las latitudes más altas por dos motivos (figura 48.3). En primer lugar, las partículas fijas de polvo, vapor de agua y gases de invernadero absorben parte de la radiación solar o la reflejan de regreso al espacio. Como la luz solar que viaja a grandes latitudes tiene que atravesar más atmósfera para llegar a la superficie de la Tierra que la luz que llega al ecuador, menos energía llega a la Tierra en esos puntos. Segundo, la energía de cualquier paquete de luz solar se reparte en una superficie más pequeña en el ecuador que a latitudes más altas debido al ángulo de incidencia de la luz, y como resultado de estos factores, la superficie de la Tierra se calienta más en el ecuador que en los polos.

Esta diferencia regional de calentamiento de la superficie da inicio a patrones globales de circulación atmosférica (figura 48.4). El aire caliente puede retener más humedad que el aire más fresco y es menos denso, lo que hace que se eleve. Cerca del ecuador el aire se calienta, recoge humedad de los océanos y se eleva (figura 48.4a). El aire se enfría cuando llega a mayores altitudes y fluye hacia el norte y hacia el sur, para liberar humedad en forma de lluvia y favorece los exuberantes bosques (o selvas) tropicales. Los desiertos, se forman con frecuencia en latitudes de aproximadamente 30°, donde desciende aire más seco y fresco (figura 48.4b). Más hacia el norte y hacia el sur, el aire recoge humedad de nuevo, se eleva y libera humedad a latitudes de alrededor de 60° (figura 48.4c). En las regiones polares, el aire frío que contiene poca humedad desciende (figura 48.4d). La precipitación es escasa y se forman los desiertos polares.

Los vientos prevalentes no soplan directamente hacia el norte y sur, porque la rotación y curvatura de la Tierra influye en los patrones de circulación atmosférica. Las masas de aire no están unidas a la superficie de la Tierra, de modo que a medida que la masa de aire se desplaza hacia el norte o hacia el sur, la superficie rota por debajo de ella, y la rotación es más rápida en el ecuador que en los polos. Como resultado, cuando se ven desde la superficie de la Tierra, las masas de aire que se desplazan así hacia el norte o hacia el sur parecen desviarse hacia el este o el oeste y esta desviación aumenta a mayores latitudes (figura 48.4e,f).

Los vientos regionales ocurren cuando la presencia de masas continentales provoca diferencias de presión atmosférica cerca de la superficie de la Tierra. Como la tierra absorbe y libera calor más rápido que el agua, el aire se eleva y desciende más rápido cuando está sobre tierra firme que sobre el océano. La presión atmosférica es baja cuando el aire se eleva y mayor cuando el aire desciende.

D En los polos, el aire frío baja y se desplaza hacia latitudes inferiores.

C El aire se eleva nuevamente a 60° al norte y al sur, sitios donde el aire que fluye hacia los polos se encuentra con el aire que procede de ellos.

B A medida que el aire fluye hacia mayores latitudes, se enfría y pierde humedad a manera de lluvia. En la latitud de alrededor de 30° al norte y al sur, el aire desciende y fluye hacia el norte y hacia el sur a lo largo de la superficie de la Tierra.

A Calentado por la energía solar, el aire del ecuador recoge humedad y se eleva. Alcanza grandes altitudes y después se dirige hacia el norte y hacia el sur.



E Los principales vientos cerca de la superficie de la Tierra no soplan directamente hacia el norte y hacia el sur por la rotación de la Tierra. Los vientos se desvían hacia la derecha de su dirección original en el Hemisferio Norte y hacia la izquierda en el Hemisferio Sur.

F Por ejemplo, el aire que se desplaza desde 30° al sur hacia el ecuador es desviado hacia la izquierda (hacia el oeste), y constituye los vientos alisios del sureste. Estos vientos se nombran por la dirección desde la cual soplan.

Figura 48.4 Animada Patrones globales de circulación atmosférica y sus efectos sobre el clima.

Investiga: ¿Cuál es la dirección de los vientos prevalentes en la región central de Estados Unidos?

Respuesta: los vientos soplan de oeste a este.

Utilización de la energía solar y eólica

La necesidad de energía para realizar actividades humanas continúa en aumento. Los combustibles fósiles, incluyendo la gasolina y el carbón, son recursos energéticos no renovables (sección 23.5). La energía solar y la eólica son renovables. La cantidad de energía solar que la Tierra recibe al año es alrededor de 10 veces la energía de todas las reservas de combustibles fósiles combinadas.

La energía solar puede utilizarse directamente para calentar aire o agua que puede bombearse a los edificios para calentarlos. La energía solar también puede ser capturada por celdas fotovoltaicas y ser utilizada para generar electricidad, la cual puede usarse directamente o almacenarse en una batería o emplearse para formar oxígeno e hidrógeno gaseoso a partir de agua. Quienes están a favor de la utilización de energía solar y del hidrógeno, argumentan que éstos permitirían terminar con el smog, los derrames de petróleo y la lluvia ácida sin correr ninguno de los riesgos de la energía nuclear. El hidrógeno gaseoso puede emplearse como combustible para automóviles y para calentar edificios. Sin embargo, el hidrógeno es una pequeña molécula que puede escaparse con facilidad de tuberías y recipientes. Se desconoce como afectaría al entorno el aumento de fugas de hidrógeno a la atmósfera.

Empleamos la energía solar indirectamente cuando utilizamos energía eólica. La energía del viento sólo resulta

práctica cuando éste sopla a más de 8 metros por segundo. Además, los vientos casi nunca soplan de manera constante, pero la energía eólica puede emplearse para cargar baterías con el fin de suministrar energía aun en días sin viento. La energía de los vientos del norte y el sur de Dakota podría cubrir alrededor de 80% de las necesidades energéticas de Estados Unidos.

Las plantas para el aprovechamiento de la energía eólica presentan ciertos inconvenientes. Las hojas de las turbinas pueden resultar ruidosas y matar aves y murciélagos. Las instalaciones de gran tamaño podrían alterar los patrones locales del clima. Además, algunas personas consideran que estas instalaciones serían una forma de “contaminación visual” que arruinaría el panorama escénico y reduciría el valor de las propiedades.

Para repasar en casa

¿Qué causa los patrones globales de circulación atmosférica y las diferencias climáticas?

- Las diferencias longitudinales en la cantidad de radiación solar que llega a la Tierra producen patrones globales de circulación atmosférica.
- La forma y la rotación de la Tierra también afectan los patrones de circulación atmosférica.

48.2 Hay algo en el aire

- Las partículas y los gases actúan como contaminantes ambientales: y ponen en peligro la salud humana y alteran los ecosistemas.
- Conexión con Lluvia ácida 2.6 y 47.9, Ozono 20.3, CFC 47.8.

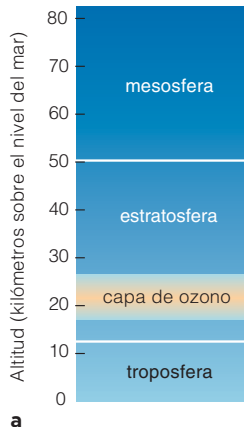
Un **contaminante** es una sustancia natural o sintética que es liberada al suelo, la atmósfera o el agua en cantidades mayores a las naturales; altera los procesos normales porque los organismos evolucionaron en su ausencia o bien, están adaptados a niveles más bajos de la misma. En la actualidad, la contaminación ambiental amenaza la biodiversidad y es un peligro para la salud del hombre.

Vientos polares agitados y adelgazamiento del ozono En regiones altas de la atmósfera terrestre, las moléculas de ozono (O_3) absorben la mayor parte de las radiaciones ultravioletas de la luz solar. Aproximadamente de 17 a 27 kilómetros (10.5 a 17 millas) sobre el nivel del mar, la concentración de ozono es tan grande, que los científicos llaman a esta región **capa de ozono** (figura 48.5a).

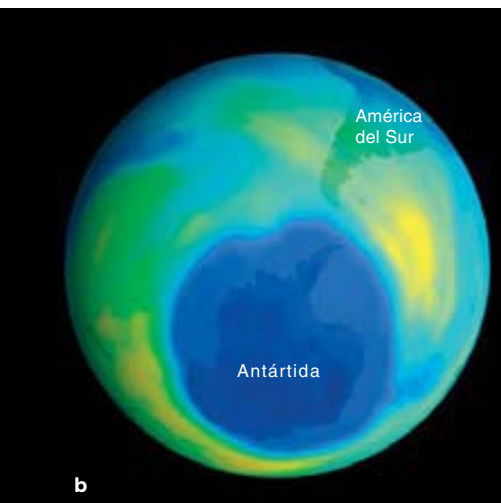
A mediados de la década de 1970 los científicos comenzaron a observar que la capa de ozono se estaba adelgazando. Su espesor siempre variará un poco según las estaciones, pero se ha observado que experimenta una reducción constante año tras año desde entonces. A mediados de la década de 1980, el adelgazamiento del ozono durante

la primavera, sobre la Antártida, fue tan pronunciado que las personas le dieron el nombre de “hoyo de ozono” (figura 48.5b).

Esta reducción de los niveles de ozono rápidamente dio lugar a una preocupación internacional, pues si la capa de ozono se adelgaza, las personas quedarían expuestas a más radiación UV y padecerían más cáncer de la piel (sección 14.5). Los niveles altos de radiación UV también dañan la vida silvestre, pues los animales no tienen opción de ponerse más bloqueador o filtro solar. Los niveles altos de radiación



a



b

Figura 48.5 Animada (a) Las capas de la atmósfera. El ozono concentrado en la estratosfera ayuda a proteger a los seres vivos de las radiaciones UV. (b) Adelgazamiento estacional de la capa de ozono sobre la Antártida en 2001. El color azul oscuro representa concentración baja de ozono en el centro del hoyo en la capa de ozono.

UV podrían incluso dañar a las plantas y otros productores haciendo más lenta la tasa de fotosíntesis y la liberación de oxígeno a la atmósfera.

Los clorofluorocarbonos, o CFC, son los principales destructores de la capa de ozono. Estos gases inodoros se empleaban antiguamente como propulsores en latas de aerosol, como enfriadores, disolventes y espuma plástica. Los CFC interaccionan con los cristales de hielo y la luz UV de la estratosfera. Estas reacciones liberan radicales de cloruro que degradan el ozono. Un solo radical de cloruro puede destruir miles de moléculas de ozono.

El ozono se adelgaza más en los polos porque los vientos prevalentes concentran los CFC en esta región durante el invierno polar, que es frío y oscuro. Cuando llega la primavera, el aumento de luz solar y la presencia de nubes de hielo permiten que se formen nuevamente radicales cloruro a partir de los CFC altamente concentrados.

En respuesta a la amenaza potencial que plantea el adelgazamiento de la capa de ozono, los países desarrollados acordaron, en 1992, detener la producción de CFC y otros destructores de esta capa. Como resultado de ese acuerdo, las concentraciones de CFC en la atmósfera están comenzando a disminuir en la actualidad (sección 47.8). Sin embargo, se espera que permanezcan altas el suficiente tiempo como para afectar de manera significativa la capa de ozono durante los próximos 20 años.

Ausencia de viento, exceso de contaminantes y esmog

A menudo las condiciones ambientales provocan una inversión térmica. Una capa de aire frío y denso queda atrapada bajo otra capa de aire tibio menos denso. El aire atrapado da lugar al **esmog**, una condición atmosférica en la cual los contaminantes ambientales se acumulan a altas concentraciones. La acumulación se produce porque los vientos no pueden dispersar los contaminantes atrapados bajo la capa de inversión térmica (figura 48.6). Las inversiones térmicas han contribuido a general algunos de los niveles de contaminación ambiental más altos registrados.

El esmog industrial forma una neblina grisácea sobre las ciudades donde se quema mucho carbón y otros combustibles fósiles durante los inviernos fríos y húmedos. El esmog fotoquímico se forma en las grandes ciudades ubicadas

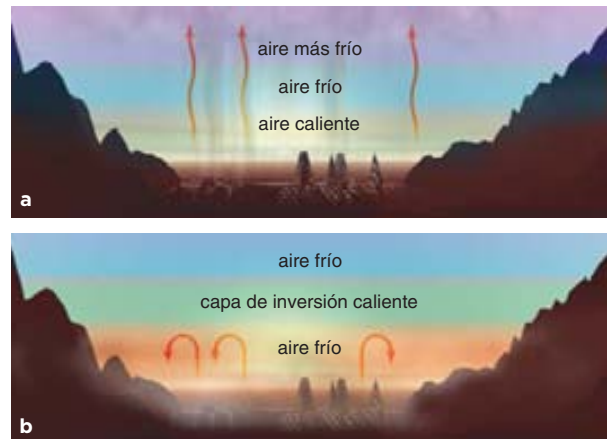


Figura 48.6 (a) Circulación normal del aire en regiones con formación de esmog. (b) Contaminantes ambientales atrapados bajo una capa de inversión térmica.

en zonas de clima caliente. El smog fotoquímico es más denso sobre ciudades ubicadas en cuencas topográficas naturales, como Los Ángeles y la Ciudad de México. Los gases que provienen de los escapes de los vehículos contienen óxido nítrico, un contaminante que se combina con el oxígeno y forma dióxido de nitrógeno. Los gases de los escapes de los autos también contienen hidrocarburos que reaccionan con dióxido de nitrógeno para formar ozono y otros oxidantes fotoquímicos. Un elevado nivel de ozono en la región inferior de la atmósfera es nocivo para plantas y animales.

Los vientos y la lluvia ácida Las plantas de energía que queman carbón, las fundidoras y las fábricas, emiten dióxidos de azufre. Los vehículos, las plantas de energía que queman petróleo y aceite y los fertilizantes ricos en nitrógeno, emiten óxidos de nitrógeno. En clima seco, los óxidos de la atmósfera recubren las partículas de polvo y caen como depósitos ácidos secos. En el aire húmedo forman vapores de ácido nítrico, gotitas de ácido sulfúrico y sulfatos y nitratos. Los vientos suelen dispersar estos contaminantes muy lejos de su fuente. Caen sobre la Tierra con la lluvia y la nieve, y se les da el nombre de depósitos húmedos de ácido o **lluvia ácida**.

El pH normal del agua de lluvia es alrededor de 5 (sección 2.6). La lluvia ácida puede ser de 10 a 100 veces más ácida... ¡Tan potente como el jugo de limón! Corroe metales, mármol, hule, plástico, medias de nylon y otros materiales. Modifica el pH del suelo y puede matar árboles (sección 47.9) y otros organismos.

La lluvia de gran parte de América del Norte es ahora de 30 a 40 veces más ácida que hace algunas décadas (figura 48.7a). El aumento de acidez ha provocado que las poblaciones de peces desaparezcan de más de 200 lagos de las Montañas Adirondack, en Nueva York (figura 48.7b). También contribuye a la desaparición de los bosques.

Las partículas atmosféricas y la salud El polen, las esporas fúngicas y otras partículas naturales son transportados por el viento junto con partículas contaminantes de muchos tamaños. Inhalar partículas pequeñas puede irritar las fosas nasales, la garganta y los pulmones. Desencadena ataques de asma y puede aumentar su severidad. Las partículas más

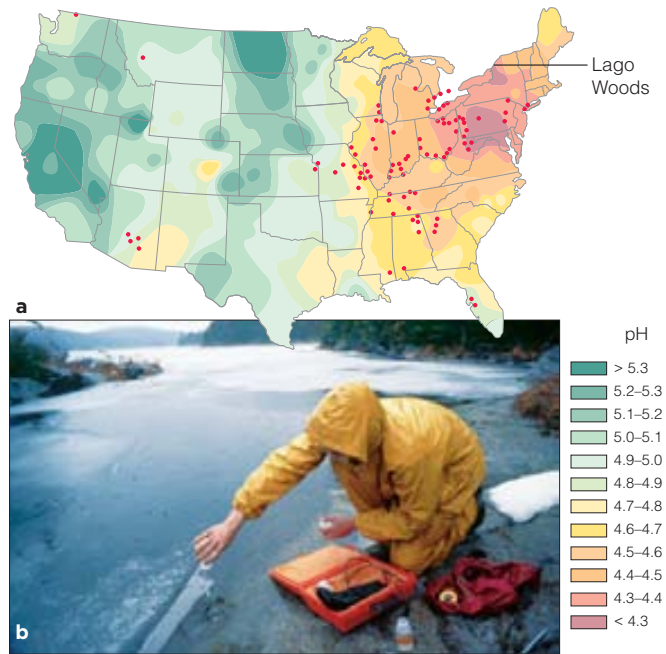


Figura 48.7 Animada (a) Acidez promedio de la precipitación de Estados Unidos en 1998. (b) Biólogo midiendo el pH del Lago Woods de Nueva York. En 1979 el pH del agua del lago era 4.8. Desde entonces, la adición experimental de calcita al suelo cercano al lago ha aumentado exitosamente el pH del agua a más de 6.

pequeñas tienen probabilidades de llegar hasta los pulmones, donde interfieren con el funcionamiento respiratorio.

El escape de los coches es una de las principales fuentes de contaminación por partículas. Los motores que funcionan con diesel son los más contaminantes, porque emiten más partículas pequeñas y más peligrosas que sus contrapartes que funcionan con gasolina.

Sin importar su fuente, los contaminantes ambientales viajan con el viento a través de continentes y hacia mar abierto. Como se ve en la figura 48.8, los contaminantes atmosféricos no se detienen en las fronteras nacionales. Toda la Tierra comparte la misma atmósfera.

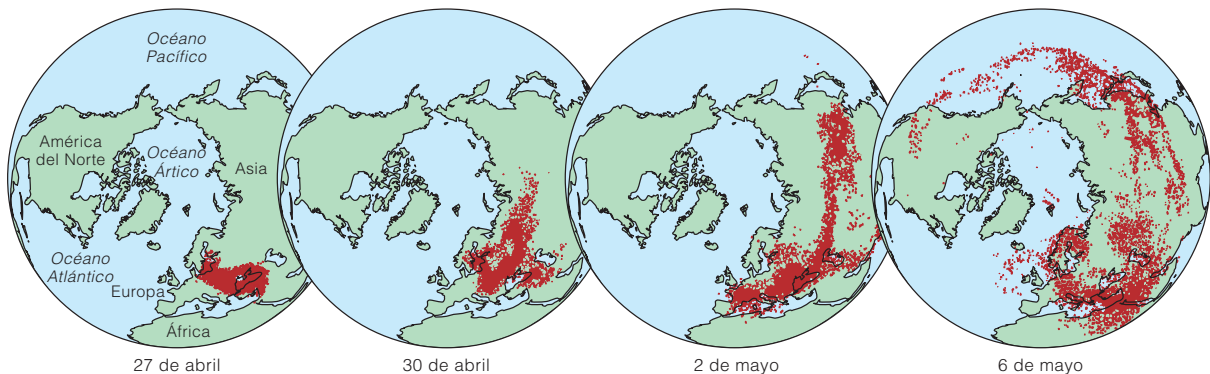


Figura 48.8 Distribución global de liberación radiactiva durante el accidente en la planta de energía de Chernobyl, en Ucrania, en 1986. Este accidente provocó que partículas radiactivas entraran a la atmósfera; posteriormente los vientos las dispersaron a nivel mundial. La incidencia de cáncer de tiroides en Ucrania y en la región de Bielorrusia, que es vecina a ella, continúa en aumento, y es un legado de exposición infantil a altos niveles de radiación.

48.3 El océano, los continentes y el clima

■ El océano, un cuerpo continuo de agua, cubre más de 71% de la superficie de la Tierra. El 10% de la superficie de éste forma corrientes que distribuyen nutrientes entre los ecosistemas marinos, con la ayuda del calor del Sol y la fricción del viento.

Las corrientes del océano y sus efectos

Las variaciones de la luz solar debido a la latitud y a las estaciones calientan y enfrían el agua. En el ecuador, donde grandes volúmenes de agua se calientan y se expanden, el nivel del mar es aproximadamente 8 centímetros (3 pulgadas) más alto que en los polos. El volumen de agua en esta “pendiente” es suficiente para hacer que las aguas superficiales marinas se desplacen en respuesta a la gravedad con mayor frecuencia hacia los polos. El agua en movimiento calienta el aire por encima de ella. En latitudes intermedias, ¡los océanos transfieren 10 millones de miles de millones de calorías de energía calorífica por segundo a la atmósfera!

Volúmenes considerables de agua fluyen en forma de corrientes oceánicas. La fuerza de los vientos principales, la rotación de la Tierra y la topografía determinan la dirección del desplazamiento de estas corrientes. Las corrientes superficiales circulan al sentido de las manecillas del reloj en el hemisferio norte y en sentido contrario en el hemisferio sur (figura 48.9).

Las corrientes rápidas, profundas y angostas de agua empobrecida en nutrientes se alejan del ecuador a lo largo de la costa este de los continentes. A lo largo de la costa oriental de América del Norte, el agua tibia fluye hacia el norte y constituye la Corriente del Golfo. Las corrientes más anchas, menos profundas y más lentas de agua fría paralelas a la costa oeste de los continentes fluyen hacia el ecuador.

Las corrientes del océano afectan el clima. Las costas del noroeste del Pacífico son frías y nebulosas en verano porque la fría corriente de California enfría la atmósfera, de modo que el agua se condensa y forma gotitas. Boston y Baltimore también tienen neblina durante el verano, porque las masas de aire recogen calor y humedad de la corriente del Golfo que es tibia y la llevan a estas ciudades.

Los patrones de circulación del océano cambian con el transcurso del tiempo geológico a medida que las masas continentales se desplazan (sección 17.9). Algunos se preocupan por la posibilidad de que el calentamiento global también altere estos patrones.

Sombras orográficas y monzones

Las montañas, los valles y otros rasgos de la superficie de la Tierra afectan al clima. Supongamos que se dé seguimiento a una masa de aire caliente después de que recoge

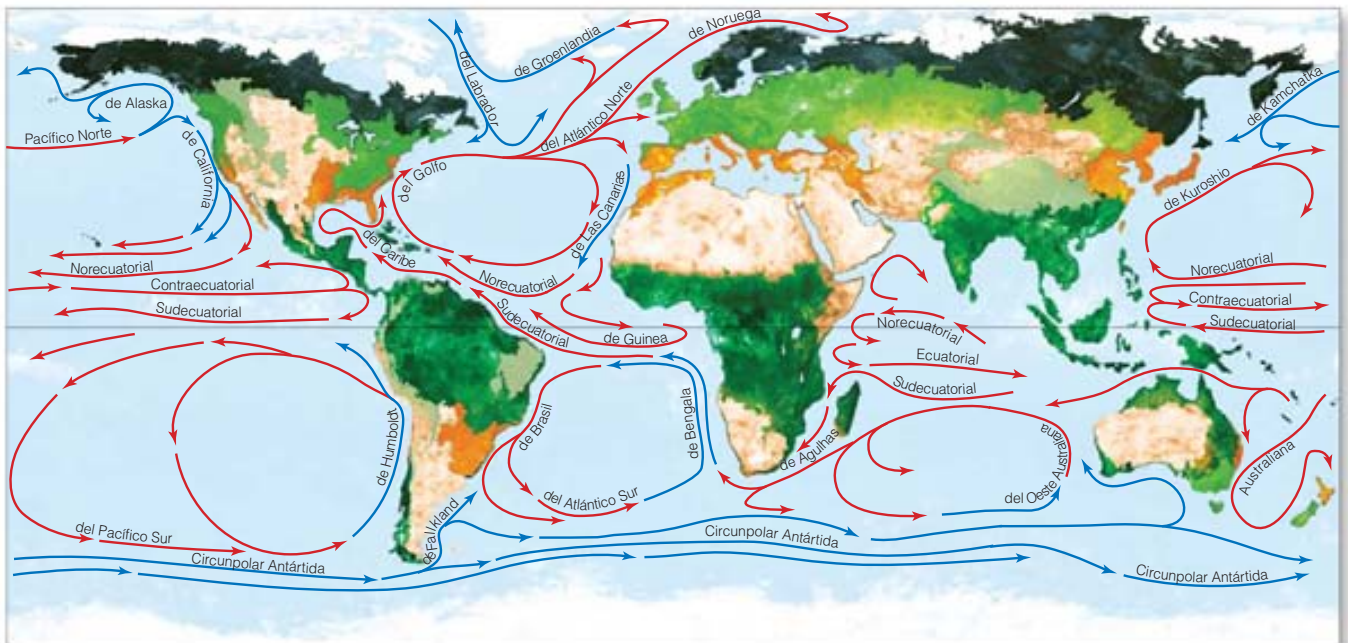


Figura 48.9 Animada Principales zonas climáticas correlacionadas con las corrientes superficiales de los océanos del mundo. Las corrientes superficiales tibias comienzan a desplazarse del ecuador hacia los polos; pero los vientos prevalentes, la rotación de la Tierra, la gravedad y la forma de la cuenca oceánica y las masas continentales influyen en el sentido del flujo. La temperatura del agua, que difiere con la latitud y la profundidad, contribuye a las diferencias regionales en la temperatura atmosférica y lluvia.

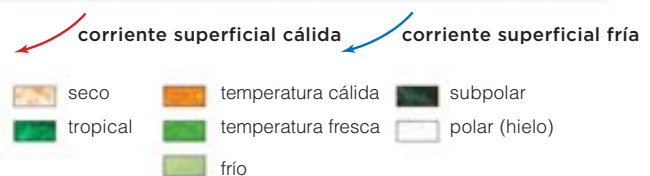




Figura 48.10 Animada Efecto de la sombra orográfica. En la ladera de la montaña contra la cual no chocan los vientos prevalentes, la lluvia es escasa. Los números *negros* indican la precipitación anual en centímetros promedio en ambos lados de la Sierra Nevada, una cordillera montañosa. Los números *blancos* significan la elevación en metros.

humedad en la costa de California. Se desplazará tierra adentro, con el viento del oeste, y se acumulará contra la Sierra Nevada. Esta elevada cordillera es paralela a la costa distante. El aire se enfría al aumentar su altitud y pierde humedad en forma de lluvia (figura 48.10). El resultado es una **sombra orográfica**, que no es más que una región semiárida o árida donde hay lluvia escasa en el lado de sotavento de las montañas altas. La palabra “sotavento” se refiere a las laderas contra las cuales no choca el viento. Los Himalaya, los Andes, las Montañas Rocallosas y otras grandes cordilleras montañosas, provocan amplias regiones de sombra de lluvia.

Las diferencias de capacidad calorífica del agua y la tierra dan lugar a brisas costeras. En el día, el agua no se calienta tan rápido como la tierra. El aire calentado por la tierra caliente se eleva, y el aire fresco del mar entra a reemplazarlo (figura 48.11a). Al ponerse el Sol, la tierra se enfría más que el agua, de modo que las brisas se invierten (figura 48.11b).

El calentamiento diferencial del agua y la tierra también provoca los **monzones**, vientos que cambian de dirección por estaciones. Por ejemplo, el interior del continente asiático se calienta en el verano, de modo que el aire se eleva por encima de él. La baja presión resultante atrae humedad del templado Océano Índico hacia el sur, y estos vientos que soplan hacia el norte dan lugar a fuertes lluvias. En invierno, el interior del continente es más fresco que el océano, y como resultado, los vientos frescos y secos que soplan desde el norte hacia las costas del sur provocan sequías en esa estación.

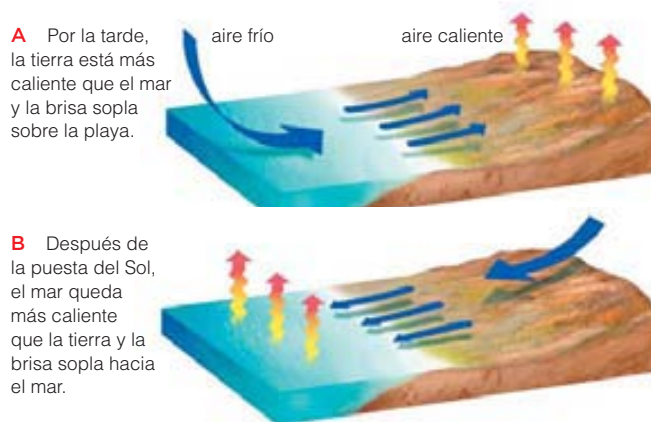


Figura 48.11 Animada Brisas costeras.

Para repasar en casa

¿Cómo surgen las corrientes oceánicas y cómo afectan los climas de las distintas regiones?

■ Las corrientes oceánicas superficiales que se inician por diferencias latitudinales en la radiación solar, son afectadas por los vientos y la rotación de la Tierra.

■ El efecto colectivo de las masas de aire, los océanos y las masas continentales, determina la temperatura de las regiones y su nivel de humedad.

48.4 Regiones biogeográficas y biomas

- Las regiones con condiciones físicas diferentes soportan diferentes tipos de organismos.
- Conexiones con Biogeografía 17.1, Tectónica de placas 17.9.

Supongamos que vivieras en las regiones costeras de California y decidieras hacer un viaje a las costas del Mediterráneo, la punta del África y la región central de Chile. En cada región, observarías plantas leñosas de hojas resistentes y muy ramificadas, muy similares a las plantas de las resistentes hojas del chaparral que tienen muchas ramas en tu tierra natal. Si estas plantas se encuentran separadas por distancias geográficas y evolutivas tan grandes, ¿por qué son tan parecidas?

Decides comparar su ubicación en un mapamundi y descubres que las plantas del desierto americano y africano viven aproximadamente a la misma distancia del ecuador. Las plantas del chaparral y las otras plantas que se parecen a ellas, a pesar de la distancia, crecen a lo largo de la costa oeste y sur de la región central del continente a latitudes entre 30° y 40°. Has observado uno de los diversos patrones de distribución global de especies.

Los antiguos naturalistas dividían las masas continentales de la Tierra en seis **regiones biogeográficas**: amplias regiones donde se puede esperar encontrar comunidades de ciertos tipos de plantas y animales (figura 48.12). Por ejemplo, las palmeras y los camellos viven en la zona de Etiopía. Con el tiempo, estas seis regiones clásicas fueron subdivididas.

Los **biomas** son subdivisiones más finas de las zonas terrestres, pero aún son identificables a escala global. La mayoría de los biomas se presentan en más de un continente. Por ejemplo, el bosque tropical seco (de color naranja en la figura 48.12) abarca varias regiones de América del Sur, India y Asia. De manera similar, la pradera de América del Norte, las pampas de América del sur, las sabanas de Sudáfrica y las estepas Euroasiáticas son todas ellas tipos de pastizales templados (figura 48.13).

La distribución de los biomas se ve influenciada por el clima (en particular, la temperatura y los patrones de lluvia), el tipo de suelo y las interacciones entre conjuntos de especies que constituyen sus comunidades. Los consumidores están adaptados a la vegetación dominante. Recuerda que cada especie presenta adaptaciones de forma, función, comportamiento y patrón de historia de vida.

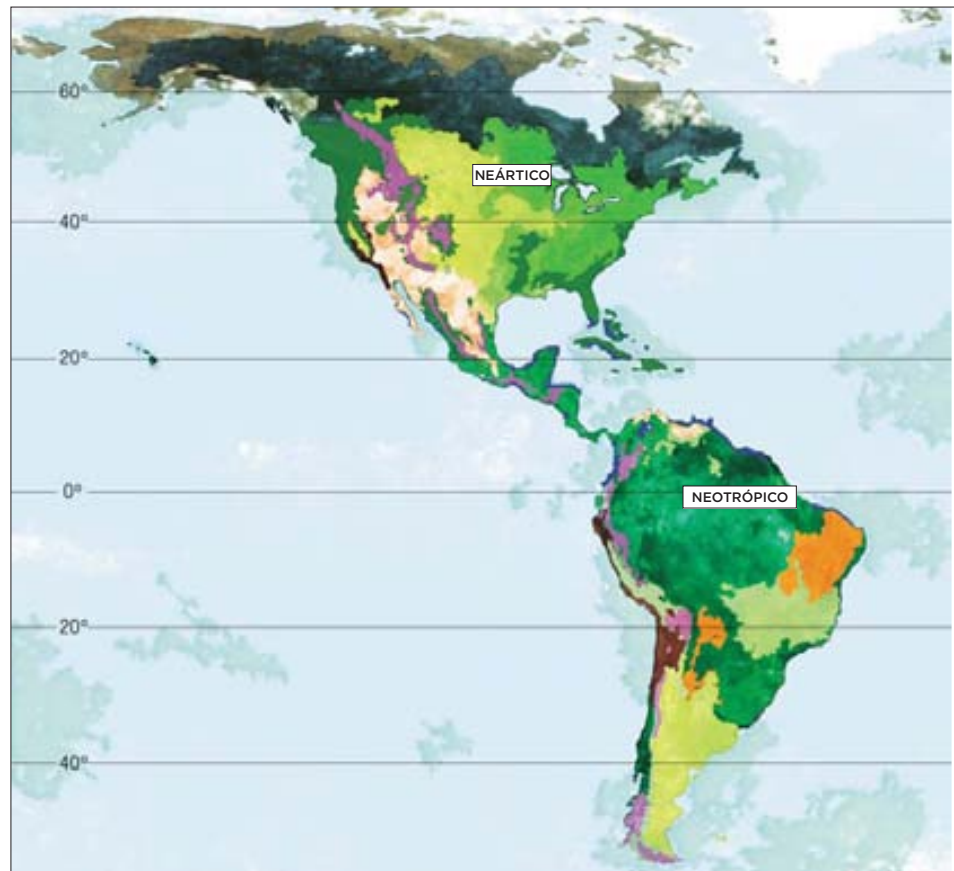


Figura 48.12 Animada Distribución global de las principales categorías de biomas y ecorregiones marinas.

La distribución de biomas se ha visto influenciada por la historia evolutiva. Por ejemplo, las especies que evolucionaron juntas sobre Pangea quedaron sobre diferentes masas continentales cuando este supercontinente se desintegró (sección 17.9).

De manera similar, las características del medio y la historia evolutiva ayudaron a dar forma a la distribución de las especies en los mares. La figura 48.12 muestra las principales ecorregiones marinas y los biomas de la Tierra.

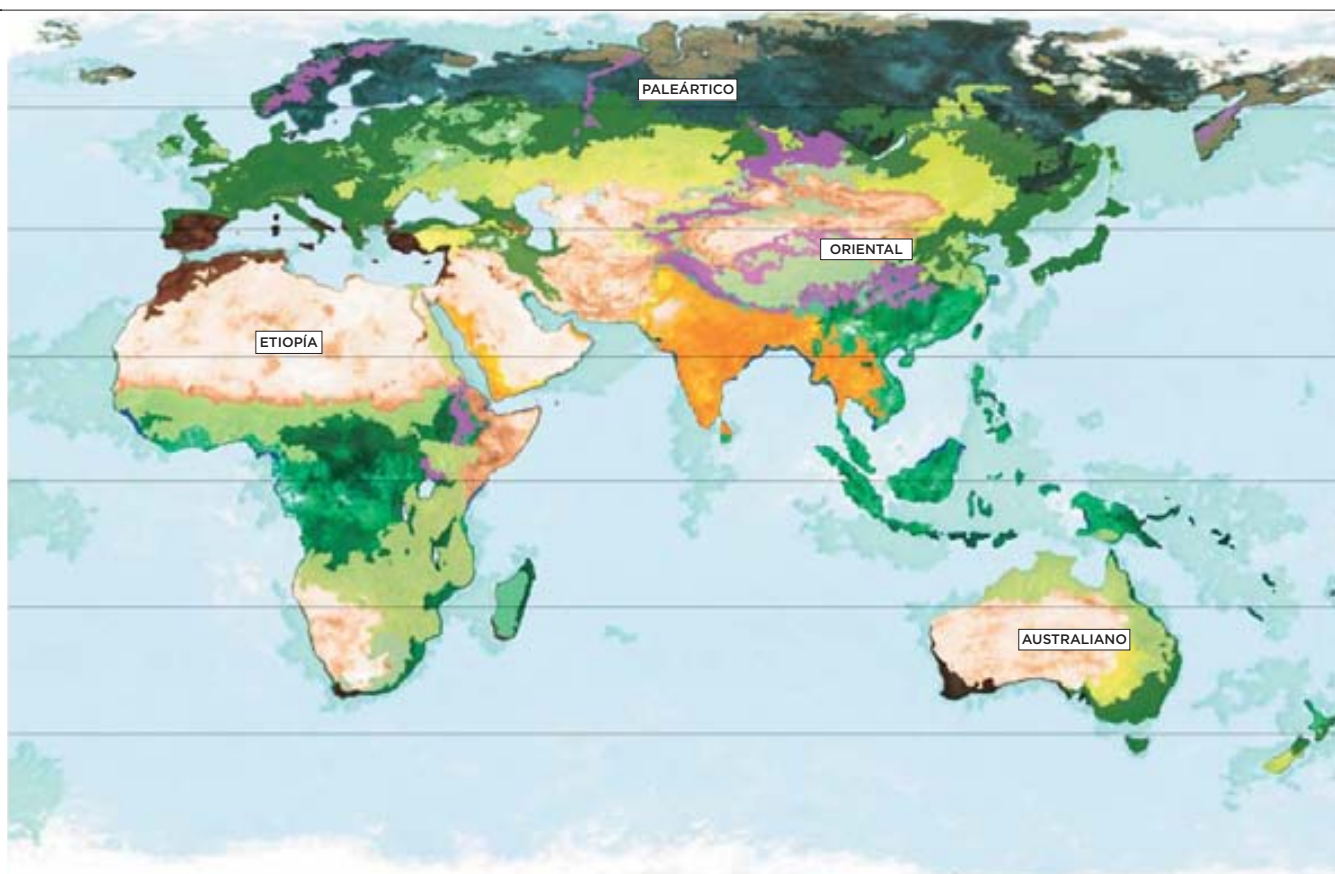
Para repasar en casa

¿Qué son los biomas?

- Los biomas son amplias regiones de tierra dominadas por tipos característicos de plantas que mantienen comunidades características.
- La distribución global de los biomas es resultado de la topografía, el clima y la historia evolutiva.



Figura 48.13 Dos ejemplos de bioma de pastizales templados. *Parte superior*, pampa de Argentina. *Parte inferior*, estepa de Mongolia. Ver también la figura 48.16.



48.5 Suelos de los principales biomas

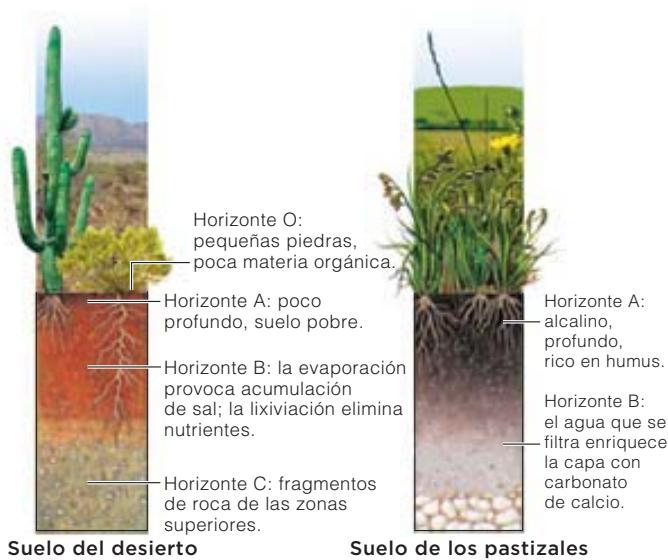
- Las plantas obtienen los nutrientes necesarios del suelo. Como resultado, las propiedades del suelo tienen un impacto mayor sobre la producción primaria.
- Conexión con Perfiles del suelo 29.1.

Las plantas obtienen agua y iones minerales disueltos del suelo, el cual consta de partículas minerales y materia orgánica en descomposición llamada humus (sección 29.1). El agua y el aire llenan los espacios que hay entre las partículas del suelo.

Las propiedades de los suelos son variables. La arcilla es más rica en minerales, pero sus partículas finas y com-

pactas permiten poco drenaje; queda poco espacio con aire para que las raíces capten oxígeno. En los suelos de grava o arenosos, la lixiviación retira el agua y los iones minerales. La mayoría de las plantas se desarrollan mejor en un suelo que sea una mezcla de partículas de distinto tamaño y tenga una cantidad moderada de humus.

Cada bioma tiene un **perfil de suelo**, una estructura de capas que se desarrolla con el transcurso del tiempo (figuras 29.2 y 48.14). Las capas superficiales están compuestas por el mantillo (restos desechos de hojas y restos orgánicos) y el humus de la superficie (el horizonte O) y la tierra superficial (el horizonte A). La tierra de la superficie es la capa más importante para el crecimiento de las plantas. En los desiertos hay poca tierra en la superficie, y el suelo es pobre en nutrientes y tiene alto contenido de sales. Los pastizales tienen una capa superior más profunda, que puede llegar a medir hasta un metro de espesor. Por ese motivo, los pastizales son empleados de manera preferencial para la agricultura. En los bosques tropicales, la descomposición es rápida, de modo que se acumula poca capa superior del suelo sobre las capas inferiores que tienen mal drenaje. En los bosques templados y caducifolios, la descomposición se realiza más lentamente, de modo que la hojarasca se acumula y las capas superiores de tierra tienden a ser más ricas.



Para repasar en casa

¿Cómo afectan los suelos a las características del bioma?

- Cada bioma tiene un perfil de suelo característico, con diferente cantidad de componentes inorgánicos y orgánicos.
- Las propiedades de la capa superior del suelo son las más importantes para el crecimiento de las plantas.

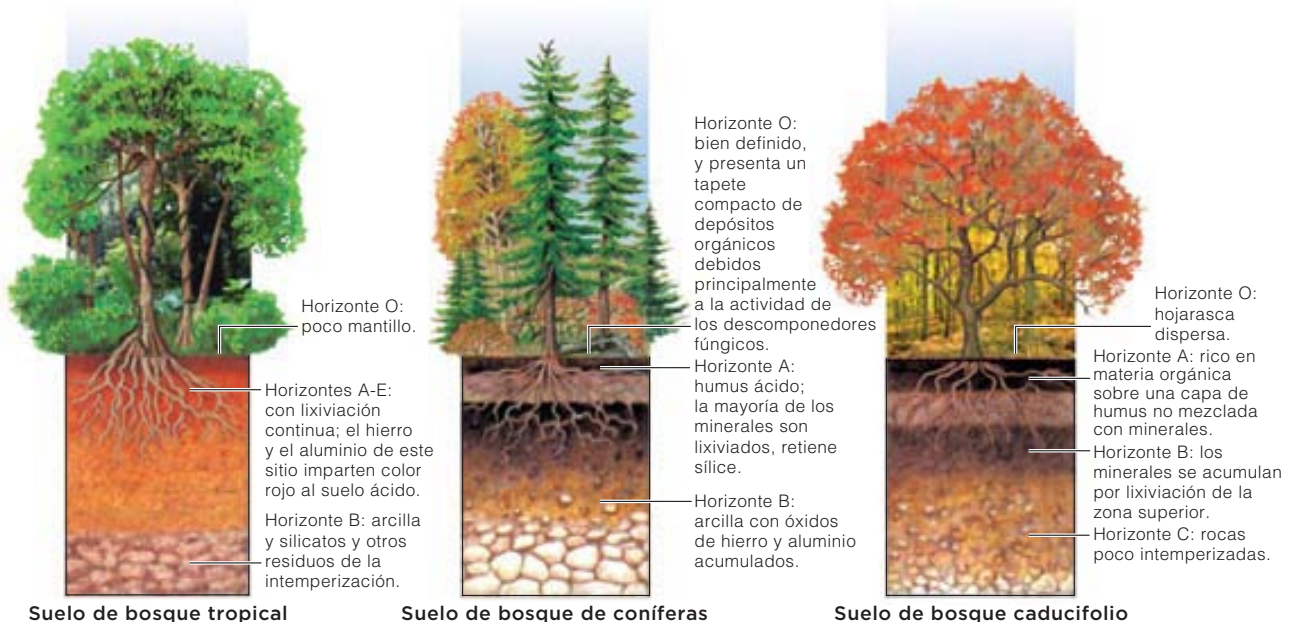


Figura 48.14 Perfiles de suelo de algunos de los principales biomas. El horizonte A o capa superior del suelo, es la fuente más importante de nutrientes para el crecimiento de las plantas.

48.6 Desiertos

■ En esta sección comenzaremos a examinar los principales biomas. Primero examinaremos los desiertos, los cuales se caracterizan por recibir muy poca lluvia.

■ Conexiones con Vías para fijación del carbono 7.7, Desierto de Atacama 20.6, Rata canguro del desierto 41.3.



Los **desiertos** son regiones que reciben en promedio menos de 10 centímetros (4 pulgadas) de lluvia al año. La mayoría están ubicados aproximadamente a 30° de latitud norte y sur, donde el aire desciende con poca humedad. La baja humedad de estas regiones permite que llegue mucha luz solar a la superficie del suelo, de modo que éste se calienta rápido durante el día. La baja humedad también hace que el suelo se enfríe rápido por la noche. Por lo general, el suelo de estos sitios suele ser pobre en nutrientes y algo salino. A pesar de estas difíciles condiciones, algunas plantas y animales sobreviven allí, en particular en áreas donde se hay humedad en más de una estación (figura 48.15).

Muchas plantas del desierto tienen adaptaciones para reducir las pérdidas de agua. Las espinas o el pelo de color claro ayudan a conservar la humedad. Las vías alternas para fijar el carbono también permiten que las plantas del desierto conserven agua (sección 7.7). Los cactus y agaves son plantas CAM que abren sus estomas sólo por la noche. Muchas plantas anuales que viven en desiertos son plantas C4. Los arbustos leñosos del desierto como el mezquite tienen sistemas de raíces extensos y eficaces que captan la poca agua disponible. Se han encontrado raíces de mezquite a profundidades de hasta 60 metros por debajo de la superficie.

Los animales también presentan adaptaciones que les permiten conservar el agua. La rata canguro del desierto que vimos en la sección 41.3 reside en el Desierto de Sonora. También residen allí los animales que se muestran en la figura 48.15.

El más seco de todos los desiertos quizá sea el Desierto de Atacama, en Chile, que se encuentra en la sombra orográfica de los Andes. Partes de esta región son tan secas que se creía que allí no había vida. Sin embargo, recientemente los científicos se encontraron bacterias en regiones profundas del suelo (sección 20.6).

Para repasar en casa

¿Cuáles son las características del bioma del desierto?

■ El desierto recibe muy poca lluvia y tiene baja humedad. Hay abundante luz solar, pero la tierra es pobre y la falta de agua impide que la mayoría de las plantas sobreviva en el sitio.

■ Muchas plantas y animales de los desiertos tienen adaptaciones que minimizan sus pérdidas de agua.



Figura 48.15 Dos partes del mismo bioma (el Desierto de Sonora, en Arizona). Los rayos solares son igual de intensos en las tierras bajas del desierto (a) que en las tierras altas (b), pero las diferencias de disponibilidad de agua, temperatura y tipo de suelo influye en el crecimiento de las plantas. El arbusto creosote (*Larrea*) predomina en tierras bajas. Una gran variedad de plantas sobreviven en las tierras altas que son algo más húmedas y frescas.

Ejemplos de animales del desierto. (c) La tortuga del desierto de Sonora se entierra para escapar del calor. (d) Los murciélagos magueros pasan la primavera y el verano en el Desierto de Sonora, para evitar el calor diurno en las cavernas y minas abandonadas. Los murciélagos son polinizadores importantes de cactus y agaves.

48.7 Pastizales, matorrales y bosques secos

- Donde llueva más que en los desiertos, nacen pastos. En áreas donde haya todavía un poco más de lluvia, nacen arbustos.
- Conexiones con Erosión del suelo 29.1, Praderas de pasto alto 47.1.

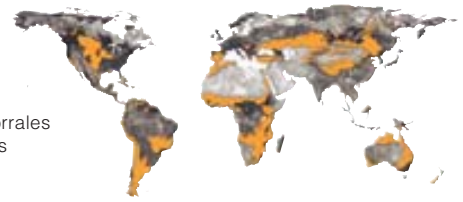
Pastizales

Los **pastizales** se forman en el interior de los continentes, entre los desiertos y los bosques templados (figura 48.16). Los veranos son cálidos y los inviernos fríos. La lluvia anual es de 25 a 100 centímetros (10 a 40 pulgadas) lo que impide que se forme un desierto, pero la cantidad de agua es muy poca como para mantener un bosque. Los productores primarios de poco crecimiento toleran los vientos fuertes, la lluvia escasa y poco frecuente, y los intervalos de sequía. El crecimiento suele ser estacional. La poda constante por parte de los animales herbívoros y los incendios periódicos impiden que los árboles y la mayoría de los arbustos se afiancen en el lugar y predominen.

Las praderas de pasto corto y de pasto alto (figura 48.16a,b) son los principales pastizales de América del Norte. Los pastos perennes que fijan el carbono por la vía de conservación de agua C₄, predominan en estos biomas. Las raíces de los pastos se extienden profusamente en la parte superior del suelo y ayudan a mantenerla en su sitio, evitando su erosión frente a los vientos constantes.

Durante la década de 1930, gran parte de las praderas de pasto corto de las Grandes Planicies Americanas fueron

Pastizales, matorrales y bosques secos



destruidas con el fin de cultivar trigo. Los fuertes vientos, la sequía prolongada y las prácticas agrícolas inadecuadas hicieron que gran parte de esta región se transformara en lo que los periódicos de la época llamaron el *Dust Bowl* (Tazón de Polvo). La histórica novela de John Steinbeck, *Las uvas de la ira*, describe elocuentemente el costo que tuvo este desastre ambiental para los humanos.

Las praderas de pasto alto (sección 47.1) cubrían anteriormente 140 millones de acres, principalmente en Kansas. El pasto alto, las leguminosas y las plantas herbáceas, como las margaritas, se desarrollaron bien en el interior del continente americano, el cual tenía un suelo superior un poco más rico y con lluvias un poco más frecuentes que las praderas de pasto corto. Sin embargo, casi todas las praderas de pasto alto han sido transformadas en tierras de cultivo. La Reserva Nacional de Praderas de Pasto Alto (*The Tallgrass Prairie National Preserve*) fue creada en 1996 con el fin de proteger lo poco que queda de este bioma.



Figura 48.16 Tres ejemplos de pastizales. (a) Pradera de pasto alto en el este de Kansas. Ver también la figura 47.3. (b) Bisontes pastando en la pradera de pasto corto de Dakota del Sur. (c) Una manada de ñues pastando en la sabana africana. En la figura 48.13 se muestran otros tipos de pastizales.

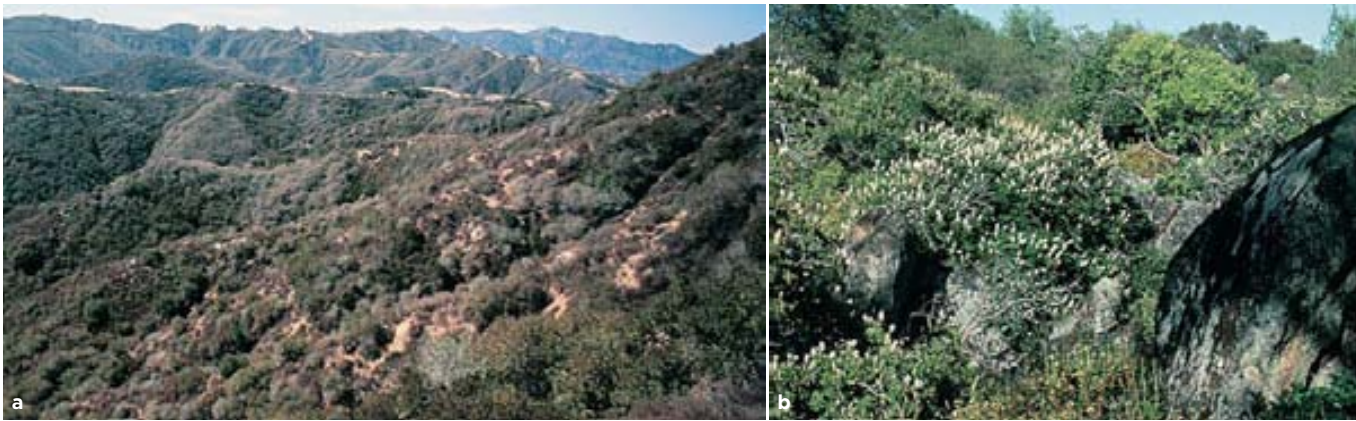


Figura 48.16 Chaparral de California. (a,b) Las plantas dominantes son principalmente leñosas perennes ramificadas de menos de 2 metros (6 pies) de altura y poseen hojas similares al cuero. Estas hojas a menudo contienen más aceites que desalientan a los herbívoros y también ocasionan que estas plantas sean muy inflamables.

(c) Un enorme incendio en las colinas cubiertas de chaparrales encima de Malibú. En la actualidad, la mayoría de los incendios que ocurren en este bioma son provocados por el hombre. (d) Toyon (*Heteromeles arbutifolia*), un arbusto de chaparral adaptado al fuego, vuelve a brotar a partir de sus raíces después de un incendio.



Las sabanas son amplias fajas de pastizales con pocos arbustos y árboles. Las sabanas se encuentran entre los bosques tropicales y los cálidos desiertos de África, India y Australia. La temperatura allí es caliente todo el año. Durante la estación lluviosa recibe de 90 a 150 centímetros (35 a 60 pulgadas) de agua. Los incendios que se producen durante la estación seca ayudan a impedir que los bosques lluviosos reemplacen a los pastizales.

Las sabanas del África son famosas por su vida salvaje abundante (figura 48.16c). Los herbívoros incluyen jirafas, cebras, elefantes, varias especies de antílopes y enormes manadas de ñues. Los leones y hienas son carnívoros que se comen a los herbívoros.

Matorrales y bosques secos

Los **matorrales secos** reciben menos de 25 a 60 centímetros de lluvia al año (10 a 24 pulgadas). Los observamos en Sudáfrica, en las regiones del Mediterráneo y en California, donde reciben el nombre de chaparrales. California tiene aproximadamente 6 millones de acres de chaparrales (figura 48.17a,b).

La lluvia es estacional, y en ocasiones los incendios iniciados por los rayos barren los chaparrales durante las sequías. En California, donde se construyen hogares con frecuencia cerca de los chaparrales, los incendios provocan daño a las propiedades (figura 48.17c). El follaje de muchos arbustos de chaparrales es altamente inflamable.

Sin embargo, estas plantas se han adaptado a los incendios ocasionales. Algunas vuelven a crecer a partir de restos de raíces después del incendio (figura 48.17d). Las semillas de otras especies de chaparral germinan sólo después de haber estado expuestas al calor o al humo, lo cual asegura que estas semillas sólo broten cuando las jóvenes plantas afronten poca competencia.

Los **bosques secos** prevalecen donde la cantidad de lluvia anual es de 40 a 100 centímetros (16 a 40 pulgadas). Los árboles tolerantes a la sequía a menudo son altos, pero no forman un dosel continuo. Algunos ejemplos son los bosques de eucaliptos en Australia y los bosques de robles en California y Oregón.

Para repasar en casa

¿Qué son los pastizales, los matorrales y los bosques secos?

- Los pastizales se forman en el interior de los continentes. El pasto y otras plantas no leñosas de poca altura predominan allí. La actividad de los animales herbívoros y los incendios ocasionales ayudan a impedir que los árboles y los arbustos se afiancen bien.
- Los matorrales secos, como el de California, también incluyen especies adaptadas a los incendios, especialmente arbustos leñosos y de baja altura.
- Los bosques secos están dominados por árboles adaptados para soportar la estación de sequía.

48.8 Más lluvia: bosques de hoja ancha

- Los árboles de hojas anchas predominan en los bosques húmedos en las regiones templadas y ecuatoriales.
- Conexiones con Pigmentos 7.1, Nutrientes de las plantas 29.1.

Los bosques subcaducifolios y perennifolios

Los **bosques subcaducifolios** se presentan en las regiones tropicales húmedas del sudeste de Asia y la India. Estos bosques incluyen una mezcla de árboles de hoja ancha que mantienen sus hojas todo el año, y árboles caducifolios de hoja ancha. Los árboles o arbustos caducifolios cambian hojas una vez al año antes de la estación en que el frío o las condiciones secas no favorecen su crecimiento. Los árboles caducifolios de un bosque subcaducifolio verde cambian sus hojas como preparación para la estación seca.

En los sitios que reciben menos de 2.5 centímetros (1 pulgada) de lluvia en la estación seca, se forman **bosques tropicales caducifolios (o selvabaja)**, en los cuales la mayoría de los árboles cambian sus hojas al comenzar la estación seca.

Los **bosques templados caducifolios** se forman en partes del este de América del Norte, Europa occidental y central y partes de Asia, incluyendo Japón. Reciben aproximadamente de 50 a 150 centímetros (20 a 60 pulgadas) de lluvia durante todo el año. Las hojas se vuelven de color rojo brillante, anaranjadas y amarillas antes de caer en el otoño (figura 48.18 y sección 7.1). Después de cambiar sus hojas, los árboles quedan en etapa de latencia durante el frío invierno, porque el agua está atrapada en la nieve y el hielo. En primavera, cuando las condiciones favorecen de nuevo su crecimiento, los árboles caducifolios florecen y aparecen nuevas hojas en ellos. Además, durante la primavera, las hojas que cayeron en el otoño anterior se descomponen y forman un humus rico. El suelo enriquecido y



Bosques de
hojas anchas

el dosel ligeramente abierto que permite la entrada de luz solar dan lugar a que florezcan muchas plantas cercanas al suelo.

Los bosques tropicales perennifolios

Los bosques tropicales perennifolios o **selvas tropicales, también de hoja ancha**, se encuentran en las latitudes a 10° al norte y al sur en el África Ecuatorial, India Oriental, Malasia, sudeste de Asia, América del Sur y América Central. La cantidad de lluvia anual que reciben es en promedio de 130 a 200 centímetros (50 a 80 pulgadas). Las lluvias regulares combinadas con una temperatura promedio de 25 °C (77 °F) y alta humedad, dan lugar a las lluvias tropicales del tipo que se muestra en la siguiente sección. Por su estructura y diversidad, estos son los biomas más complejos. Algunos árboles miden hasta 30 metros (100 pies) de alto. Muchos forman un dosel cerrado que impide que la luz llegue al suelo del bosque. Las enredaderas y las epífitas (plantas que crecen sobre otra planta, pero no retiran nutrientes de ella) crecen cuando el dosel es muy cerrado.

La descomposición y el reciclado de minerales ocurren con rapidez en estos bosques, de modo que no se acumula basura en ellos. El suelo está muy intemperizado, experimenta fuerte lixiviación, y cuenta con un reservorio muy pobre de nutrientes.



Figura 48.18 Bosque templado caducifolio de América del Norte. La serie que se muestra revela los cambios en el follaje del bosque caducifolio desde el invierno a la primavera, el verano y el otoño.

Para repasar en casa

¿Qué es un bosque de hojas anchas?

- Las condiciones en los bosques de hojas anchas favorecen conjuntos densos de árboles que forman un dosel continuo.
- Los árboles caducifolios cambian sus hojas según la estación. Los árboles perennes las cambian en pequeñas cantidades a lo largo de todo el año.

48.9 Tú y los bosques tropicales o selvas

■ En la introducción al capítulo 23 discutimos la deforestación de los bosques de coníferas de las regiones nórdicas. A continuación examinaremos los factores que actualmente amenazan los anteriormente exuberantes bosques tropicales o selvas.

El sudeste de Asia, África y América Latina se encuentran todos en latitudes tropicales. Las naciones en desarrollo de estos continentes tienen las poblaciones con crecimiento más rápido y las demandas más altas de alimento, combustible y madera. Por necesidad, las personas recurren a los bosques tropicales o selvas (figura 48.19). Quizá la mayoría de estas selvas tropicales desaparezcan durante nuestra vida. Esa posibilidad preocupa a naciones altamente desarrolladas, quienes emplean la mayor parte de los recursos del mundo, incluyendo los productos que provienen de las selvas.

Sobre bases exclusivamente éticas, la destrucción de tanta biodiversidad resulta preocupante. Las selvas tienen la mayor variedad y cantidad de insectos, y las especies más grandes del mundo. Son el hogar de la mayoría de especies y plantas con las flores más grandes (*Rafflesia*). El dosel de la selva tropical y la región que se encuentra por debajo de él son el sitio donde viven monos, tapires y jaguares en América del Sur, y los grandes monos, los leopardos y los okapis en África. Se observan enredaderas masivas en torno a los troncos de los árboles. Las orquídeas, los musgos, los líquenes y otros organismos crecen sobre las ramas de los árboles, para absorber minerales de la lluvia. Las comunidades de microbios, insectos, arañas y anfibios viven, se reproducen y mueren en pequeños charcos de agua que se recolectan sobre las hojas enroscadas.

Además, los productos que suministran las especies de las selvas tropicales salvan y mejoran vidas humanas. El análisis de compuestos y especies de la selva tropical permite encontrar caminos hacia nuevos fármacos. La quinina, un fármaco que se utiliza para tratar el paludismo, fue obtenido por primera vez a partir de un extracto de *Cinchona*, que es un árbol de la selva del Amazonas. Dos fármacos empleados en la quimioterapia contra el cáncer, la vincristina y la vinblastina, fueron extraídos de la Pervincia de Madagascar (*Catharanthus roseus*), una planta que crece poco y es nativa de las selvas tropicales de Madagascar. En la actualidad, estos fármacos ayudan a luchar contra la leucemia, el linfoma, el cáncer de mama y el cáncer testicular. Muchas plantas ornamentales, especies y alimento, incluyendo la canela, el chocolate y el café, se originaron en las selvas tropicales. También el látex, las gomas, las resinas, los tintes, las ceras y aceites que se emplean en neumáticos, zapatos, pasta dental, helado, champú y condones.

Los biólogos conservacionistas lamentan la pérdida de especies selváticas y sus servicios esenciales para la naturaleza. Sin embargo, las pérdidas de selvas tropicales son aceleradas. La cantidad de bosques templados va en aumento en América del Norte, Europa y China, pero es sobrepasada por las abrumadoras pérdidas de selvas tropicales en otros sitios.

La desaparición de las selvas tropicales podría influir en la atmósfera. Estas selvas captan y almacenan carbono y liberan oxígeno. Quemar enormes regiones de selvas tropicales para fines agrícolas, libera dióxido de carbono que contribuye al calentamiento global (sección 47.8).

Irónicamente, la preocupación acerca de la formación de gases de invernadero a partir de los combustibles fósiles

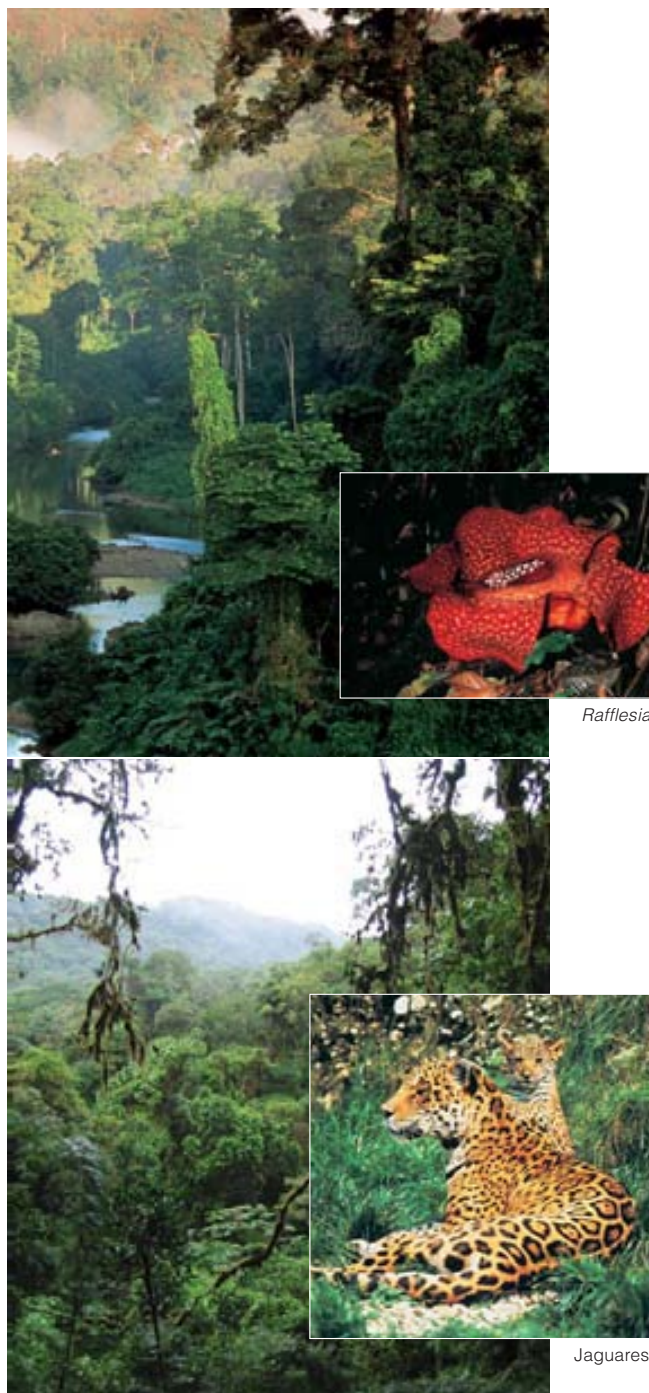


Figura 48.19 Bosques tropicales perrennifolios del sudeste de Asia y América Latina.

les podría aumentar la destrucción de selvas tropicales. Regiones de la selva tropical del Amazonas e Indonesia han sido taladas para dar lugar a plantaciones donde se cultiva frijol de soja o palmas. El aceite de estas plantas es exportado principalmente a Europa, donde se emplea para producir biodiesel.

48.10 Bosques de coníferas

■ En comparación con los árboles de hojas anchas, las coníferas toleran más el frío y la sequía, y pueden vivir en suelos más pobres. Los bosques de coníferas se encuentran en los sitios donde prevalecen estas condiciones.

■ Conexión con Coníferas 23.7.

Las coníferas (gimnospermas perennifolias con piñas que contienen semillas) predominan en los **bosques de coníferas**. Por lo general, sus hojas tienen forma de aguja, y además poseen una cutícula gruesa. Los estomas se encuentran por debajo de la superficie de la hoja, hundidos en ella. Estas adaptaciones ayudan a que las coníferas conserven el agua en época de sequía cuando el agua del suelo se congela. Como grupo, las coníferas toleran suelos más pobres y hábitats más secos que los árboles de hojas anchas.

En el hemisferio norte, los bosques de coníferas montañosos se extienden hacia el sur a través de las grandes cordilleras montañosas (figura 48.20a). Los abetos y los cipreses dominan a mayor elevación, y los abetos y pinos predominan al descender por las laderas.

Los bosques boreales se encuentran en Asia, Europa y América del Norte en áreas donde anteriormente había glaciares y donde abundan lagos y arroyos (figura 48.20b). Estos bosques son dominados por pinos, cipreses y abetos. También se conocen como taigas, que significa “bosque de los pantanos”. La mayor parte de la lluvia cae en el verano. Los inviernos son largos, fríos y secos. Los alces son los herbívoros que predominan en este bioma.

Las coníferas también predominan en las tierras bajas templadas en la costa del Pacífico desde Alaska hasta el norte de California. Estos bosques de coníferas contienen los árboles más altos del mundo, el abeto Sitka en el norte y las secuías costeras en el sur. Grandes trechos han sido talados (capítulo 23).



Bosques de coníferas

Tenemos otros ecosistemas donde predominan las coníferas en el este de Estados Unidos. Aproximadamente, la cuarta parte del estado de Nueva Jersey corresponde a terrenos poblados por pinos, un bosque mixto de pino-encinos que crecen en tierra arenosa y ácida. El bosque de pinos abarca alrededor de la tercera parte del sudeste de Estados Unidos. Los pinos taeda que crecen con rapidez predominan en estos bosques, y son la principal fuente de madera y pulpa de madera. Los pinos sobreviven a incendios periódicos que matan a la mayoría de las especies de madera dura. Si se suprimen los incendios, los árboles de madera dura reemplazarán a los pinos.

Para repasar en casa

¿Qué son los bosques de coníferas?

■ Los bosques de coníferas constan de árboles perennifolios resistentes que pueden tolerar condiciones que la mayoría de los árboles de hojas anchas no pueden tolerar.



a



b

Alce

Figura 48.20 (a) Bosque de coníferas montañosas cerca del Monte Rainier, en Washington. (b) Taiga en Alberta, Canadá.

48.11 La tundra

- Las plantas de bajo crecimiento toleran el frío y el viento en la tundra, la cual se forma a altitudes y latitudes altas.
- Conexión con Calentamiento global 47.8.



La **tundra ártica** se forma entre el casquete de hielo polar y los cinturones de bosques boreales del hemisferio norte. La mayor parte se encuentra al norte de Rusia y Canadá. Es el bioma más joven de la Tierra; apareció aproximadamente hace 10,000 años, cuando terminó la última era de hielo y los glaciares comenzaron a retirarse.

La tundra ártica está cubierta de nieve hasta nueve meses del año. La nieve y la lluvia anuales suelen ser menores a 25 centímetros (10 pulgadas). Durante el breve verano, las plantas crecen con rapidez bajo luz solar casi continua. Los líquenes y las plantas de raíces poco profundas, y que crecen poco, constituyen la base de las redes tróficas que incluyen ratones campestres, liebres del ártico, caribúes, zorros del ártico, lobos y osos pardos (figura 48.21). Cantidades considerables de aves migratorias anidan aquí en el verano, cuando el aire está plagado de mosquitos.

Sólo la capa superficial del suelo de la tundra se derrite durante el verano. Por debajo se encuentra el **permafrost**, una capa congelada que alcanza hasta 500 metros (1,600 pies) de grosor en algunos sitios. El permafrost actúa como una barrera que impide las filtraciones, de modo que el suelo que se encuentra por encima de él permanece perpetuamente encharcado. Las condiciones anaeróbicas frescas hacen que la descomposición sea lenta, de modo que los desechos orgánicos se pueden acumular en este sitio. La materia orgánica del permafrost hace que la tundra del ártico sea una de las mayores reservas de carbono de la Tierra.



Figura 48.22 Tundra alpina en la cordillera de las Montañas Cascada en Washington.

A medida que la temperatura global se eleva, la cantidad de suelo congelado que se funde durante el verano va en aumento. Al calentarse más el clima, gran parte de la nieve y el hielo, que de lo contrario reflejarían la luz solar, desaparecen. Y en respuesta, la tierra oscura absorbe calor de los rayos solares lo que estimula más la fusión del hielo.

La **tundra alpina** se produce a gran altitud a nivel mundial (figura 48.22). Incluso en el verano, persisten algunos sitios con nieve en las zonas sombreadas, pero no hay permafrost. El suelo alpino tiene buen drenaje, pero es delgado y pobre en nutrientes. Como resultado, su productividad primaria es baja. Los pastos y los arbustos de hojas pequeñas se desarrollan en sitios donde se acumula tierra a mayor profundidad. Estas plantas que crecen poco pueden resistir los fuertes vientos que impiden el crecimiento de árboles.

Para repasar en casa

¿Qué es la tundra?

- La tundra ártica prevalece a altas latitudes, donde los veranos fríos y breves se alternan con inviernos fríos y prolongados. Los líquenes y las plantas poco altas crecen sobre la capa del suelo, el permafrost, la cual es un reservorio de carbono.
- La tundra alpina, dominada también por plantas de baja altura, prevalece a grandes altitudes.



Oso pardo

Figura 48.21 Tundra ártica durante el verano.

48.12 Ecosistemas de agua dulce

■ Las provincias de agua dulce y agua salada abarcan una mayor parte de la superficie de la Tierra que todos los biomas terrestres combinados. A continuación comenzaremos a describir estas regiones.

■ Conexiones con Propiedades del agua 2.5, Respiración acuática 39.2, Cadenas tróficas 47.2, Ciclo del agua 47.6, Eutroficación 47.10.

Lagos

Un **lago** es un cuerpo de agua dulce estancada. Cuando es suficientemente profundo, puede dividirse en zonas que difieren en sus características físicas y composición de especies (figura 48.23). Cerca de la orilla se encuentra la

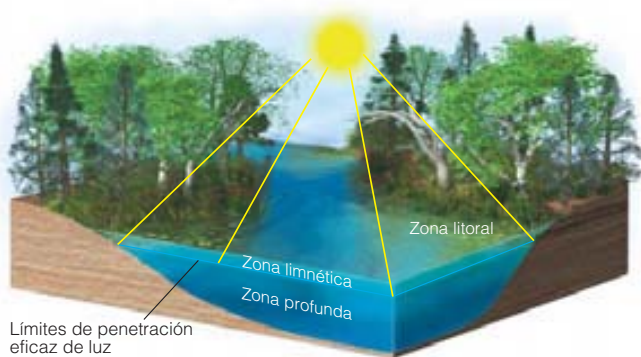


Figura 48.23 Zonificación de los lagos. La zona litoral del lago se extiende alrededor de la orilla hasta una profundidad en donde dejan de crecer las plantas acuáticas con raíces. La zona limnética son las aguas abiertas donde penetra la luz y ocurre la fotosíntesis. Por debajo de eso, se encuentra la zona profunda y oscura que es más fresca y en donde predominan las cadenas tróficas detritívoras.

zona litoral, del latín *litos* que significa orilla. Aquí, la luz solar penetra hasta el fondo del lago, las plantas y algas acuáticas unidas al fondo son los productores primarios. Las aguas abiertas del lago incluyen la zona limnética iluminada en la región superior, y cuando el lago es profundo, una zona profunda y oscura donde la luz no penetra. Los productores primarios de la zona limnética pueden incluir plantas acuáticas, algas verdes, diatomeas y cianobacterias. Estos organismos sirven de alimento a rotíferos, copépodos y otro tipo de zooplankton. En la zona profunda, no hay suficiente luz para la fotosíntesis, los consumidores se alimentan de desechos orgánicos que caen de la región superior.

Contenido de nutrientes y sucesión Igual que un hábitat terrestre, el lago experimenta sucesión; o sea que cambia con el transcurso del tiempo (sección 46.8). Un lago recién formado es oligotrófico: profundo, transparente, pobre en nutrientes y con baja productividad primaria (figura 48.24). Posteriormente, se acumulan sedimentos en él, las plantas comienzan a enraizarse y el lago se hace eutrófico.

La eutroficación es la suma de procesos naturales o artificiales que enriquecen un cuerpo de agua con nutrientes (sección 47.10).

Cambios estacionales Los lagos de la zona templada experimentan variación estacional en gradientes de temperatura, de la superficie hasta el fondo. Durante el invierno, se forma una capa de hielo en la superficie del lago. A diferencia de la mayoría de las sustancias, el agua es más densa como líquido que como sólido (hielo). Al enfriarse el agua, su densidad aumenta, hasta que llega a 4 °C (39 °F).



Lago oligotrófico	Lago eutrófico
Profundo, de pendiente pronunciada.	Poco profundo con litoral amplio.
Volumen grande de agua profunda en relación al volumen de agua superficial.	Volumen pequeño de agua profunda en relación con el volumen de agua superficial.
Muy transparente.	Transparencia limitada.
Agua azul o verde.	Agua verde a amarillenta o marrón.
Bajo contenido de nutrientes.	Alto contenido de nutrientes.
Abunda oxígeno en todos los niveles durante todo el año.	Poco oxígeno en agua profunda durante el verano.
No tiene mucho fitoplancton, predominan las algas verdes y diatomeas.	Masas espesas y abundantes de fitoplancton y predominan las cianobacterias.
Los descomponedores aeróbicos son favorecidos en la zona profunda.	Descomponedores anaeróbicos en la zona profunda.
Baja biomasa en la zona profunda.	Mucha biomasa en la zona profunda.

Figura 48.24 Lago cráter, un lago oligotrófico en un volcán colapsado que se llenó con nieve fundida. La tabla compara los lagos oligotróficos y eutróficos.

Por debajo de esta temperatura, el enfriamiento adicional reduce la densidad del agua, por este motivo, el hielo flota sobre el agua (sección 2.5). En un lago cubierto de hielo, el agua que se encuentra por debajo del mismo está cerca del punto de congelación y a su menor densidad. El agua más densa (4 °C) se encuentra en el fondo del lago (figura 48.25a)

En la primavera, el aire se calienta y el hielo se derrite. Cuando la temperatura del agua fundida aumenta a 4 °C, ésta se hunde, lo que provoca el **recambio de primavera**, durante el cual, el agua de la superficie rica en oxígeno se desplaza hacia abajo, mientras que el agua de abajo rica en nutrientes asciende (figura 48.25b). Los vientos ayudan al recambio.

En el verano, el lago tiene tres capas que difieren en temperatura y contenido de oxígeno (figura 48.25c). La capa superior es cálida y rica en oxígeno. Se encuentra sobre la **termoclina**, que es una capa delgada en la cual la temperatura desciende con rapidez. Por debajo de la termoclina se encuentra el agua más fría. La termoclina actúa como barrera que impide que la capa superior se combine con la inferior. Durante el verano los decomponedores emplean el oxígeno del agua profunda del lago y los nutrientes de las profundidades no pueden llegar a la superficie. En otoño la capa superior se enfría y se hunde, y hace desaparecer la termoclina. Durante el **recambio de otoño**, el agua rica en oxígeno desciende, mientras que el agua rica en nutrientes asciende (figura 48.25d).

Los recambios influyen en la productividad primaria. Tras el recambio de primavera, el día más prolongado y la abundancia de nutrientes mantienen una mayor productividad primaria. Durante el verano, la mezcla vertical cesa. Los nutrientes dejan de ascender y la fotosíntesis se hace más lenta. A fines de verano, la escasez de nutrientes limita el crecimiento. El recambio de otoño lleva nutrientes en la superficie favoreciendo un breve periodo de mayor fotosíntesis. Este periodo termina con los días más cortos del invierno y la disminución de la luz solar.

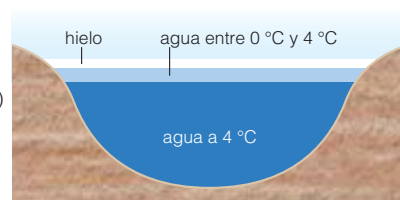
Ríos y arroyos

Los arroyos son ecosistemas de agua corriente, que nacen en manantiales. Al fluir colina abajo, los arroyos crecen y se juntan para formar ríos. La lluvia, la nieve, la geografía, la altitud y la sombra de las plantas afectan el volumen de flujo y la temperatura.

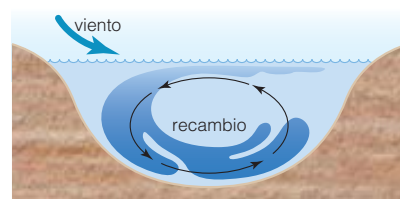
Las propiedades del río o arroyo varían a lo largo de su extensión. La composición del lecho del río afecta las concentraciones de solutos, por ejemplo, cuando las rocas de piedra caliza se disuelven agregando calcio. El agua que fluye con rapidez sobre las rocas se mezcla con el aire y contiene más oxígeno que el agua más profunda, que se desplaza más lentamente. Además, el agua fría tiene más oxígeno que el agua caliente. Como resultado, diferentes partes del río o arroyo mantienen especies con diferentes necesidades de oxígeno (sección 39.2).

Un arroyo exporta nutrientes a muchas redes tróficas. En los bosques, los árboles proyectan sombra sobre él e impiden la fotosíntesis, pero las hojas muertas mantienen

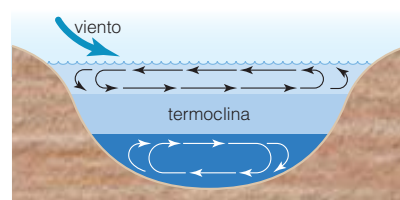
A En invierno. El hielo cubre la capa fina de agua ligeramente más caliente que se encuentra debajo de él. El agua más densa (4 °C) se encuentra en el fondo. Los vientos no afectan al agua que está bajo el hielo, de modo que hay poca circulación.



B En la primavera. El hielo se derrite. El agua superior se calienta a 4 °C y se hunde. Los vientos que soplan sobre el agua crean corrientes verticales que ayudan al recambio de la misma, llevando nutrientes hacia la superficie procedentes del fondo.



C En el verano. El Sol calienta la región superior del agua, que flota sobre una termoclina, una capa a través de la cual la temperatura cambia abruptamente. El agua de arriba no se mezcla con la de abajo por su límite térmico.



D En otoño. El agua de arriba se enfría y se hunde, eliminando la termoclina. Las corrientes verticales mezclan el agua que estaba separada durante el verano.

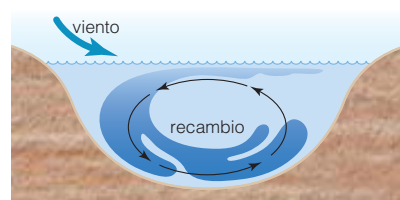


Figura 48.25 Cambios estacionales en un lago de la zona templada.

las cadenas tróficas detritívoras (sección 47.2). Las especies acuáticas captan y liberan nutrientes a medida que el agua fluye corriente abajo. Los nutrientes se desplazan corriente arriba en los tejidos de peces migratorios y otros animales. Los nutrientes se reciclan entre los organismos acuáticos y el agua a medida que fluye hacia el mar.

Para repasar en casa

¿Qué factores afectan a los seres vivos en las provincias de agua dulce?

- Los lagos tienen gradiente de luz, oxígeno disuelto y nutrientes.
- La productividad primaria varía según la edad del lago y en las zonas templadas, según la estación.
- Las diferentes condiciones a lo largo de un arroyo o río favorecen la presencia de diferentes organismos en él.

48.13 ¿Agua “dulce”?

- Toda el agua se recicla. ¿Qué ocurre con el agua que se va por el caño o por el inodoro?
- Conexión con Agua del suelo 47.6.

Los contaminantes fluyen hacia ríos, lagos y agua del subsuelo desde innumerables fuentes. Entre estos contaminantes se encuentran las aguas negras, los desechos animales, los productos químicos industriales, los fertilizantes y pesticidas. La lixiviación de las carreteras agrega aceite para motor y anticongelante que gotean de los vehículos y residuos de hule por el desgaste de los neumáticos. Los tanques de combustible con fugas en el subsuelo permiten que la gasolina y otros combustibles lleguen al agua del subsuelo.

¿Cómo se impide que todo esto contamine el agua potable? Uno de los métodos es el tratamiento de las aguas negras. Hay tres etapas de tratamiento. En el tratamiento primario, mediante mallas y tanques de precipitación se retiran grandes pedazos de materia orgánica (lodo), la cual se seca, se quema o se desecha en tiraderos. En el tratamiento secundario, los microbios descomponen cualquier material orgánico restante tras el tratamiento primario. A continuación, el agua es tratada con cloro o expuesta a luz ultravioleta para matar los microorganismos causales de enfermedades. En este momento, la mayoría de los desechos orgánicos han desaparecido, pero no el nitrógeno, ni el fósforo, ni las toxinas ni los metales pesados. En el tratamiento terciario se emplean filtros químicos para retirar estos contaminantes del agua, pero esto añade un costo adicional al tratamiento. En Estados Unidos, la mayor parte del agua se descarga tras el tratamiento secundario.

Una variación de tratamiento estándar para aguas negras es el sistema solar-acuático construido por el biólogo John Todd (figura 48.26). Las aguas negras entran a tanques, en los cuales crecen plantas acuáticas. Los decomponedores degradan los desechos y liberan nutrientes que promueven el crecimiento de plantas. El calor de la luz solar acelera la descomposición. A continuación, el agua fluye por un pantano artificial donde se filtran las algas y los desechos orgánicos. Después pasa a otros tanques llenos de organismos vivos, incluyendo plantas que captan metales. Después de 10 días, el agua fluye a un segundo pantano artificial para el filtrado y la limpieza finales. Diferentes versiones de este sistema se emplean en la actualidad para tratar tanto aguas negras como desechos industriales.



Figura 48.26 John Todd en la instalación experimental solar-acuática para tratamiento de aguas negras. A diferencia de los tratamientos tradicionales, el sistema de Todd no requiere productos químicos o tóxicos ni emite olor desagradable. Las bacterias, hongos, plantas, invertebrados y peces descomponen los desperdicios. Los sistemas solares-acuáticos para tratamiento del agua se emplean en la actualidad en ocho países a nivel mundial.

48.14 Zonas costeras

- En el sitio donde el mar choca contra la playa encontramos regiones de alta productividad primaria.
- Conexión con Pastoreo y cadenas tróficas detritívoras 47.2.

Zonas palustres y zonas intramareas

Igual que los ecosistemas de agua dulce, los estuarios y los manglares tienen características físicas y químicas distintivas, incluyendo su profundidad, la temperatura del agua, la salinidad y la penetración de luz. Un **estuario** es una región costera delimitada donde el agua de mar se mezcla con agua dulce rica en nutrientes procedente de ríos y arroyos (figura 48.27a). El agua que entra repone continuamente los nutrientes, y por este motivo los estuarios son altamente productivos.

Los productores primarios incluyen algas y otro tipo de fitoplancton, y plantas que toleran estar sumergidas durante la marea alta. Las cadenas tróficas detritívoras son comunes en esta región (sección 47.2). Los estuarios son como criaderos marinos; muchos estadios larvarios de invertebrados y juveniles y peces crecen en ellos. Las aves migratorias emplean los estuarios como puntos de reposo.

Los estuarios pueden ser anchos y poco profundos, como la Bahía de Chesapeake, la Bahía de Mobile y la Bahía de San Francisco, o angostos y profundos como los fiordos de Noruega. Muchos de ellos afrontan riesgos. El agua dulce que debería desembocar a ellos es desviada para uso humano. Los ríos llevan sustancias dañinas, como pesticidas y fertilizantes que llegan a ellos por lixiviación de campos agrícolas.

También en las zonas palustres de latitudes tropicales, encontramos manglares ricos en nutrientes. El término “manglar” se emplea porque ciertas especies de plantas leñosas que toleran la sal, el mangle, y viven en áreas protegidas a lo largo de las costas tropicales. Estas plantas tienen raíces que sobresalen de sus troncos (figura 48.27b). Células especializadas en la superficie de algunas raíces permiten el intercambio de gases con la atmósfera.

El aumento de población humana a lo largo de las costas tropicales ha puesto en peligro a los manglares. Tradicionalmente, las personas cortan estos árboles para leña. Otra amenaza más reciente es la transformación de los manglares en granjas de camarón, el cual termina principalmente como platillo en Estados Unidos, Japón y Europa occidental. La desaparición de los manglares pone en peligro a peces y aves migratorias que dependen de ellos para abrigo y alimento.



Figura 48.27 Zonas palustres. (a) Estuario de Carolina del Sur. El pasto de los estuarios (*Spartina*) es el principal productor. (b) En los Everglades de Florida, un manglar bordeado por mangle rojo (*Rhizophora*).



Figura 48.28 Costas contrastantes. (a, b) Playas rocosas ricas en algas donde abundan los invertebrados. (c) Playa arenosa en Australia que muestra menos señales de vida. Los invertebrados se ocultan en madrigueras de sus sedimentos.

Playas rocosas y arenosas

Las playas rocosas y arenosas mantienen ecosistemas de la zona intermareas. Los biólogos dividen las costas en tres zonas verticales que difieren en características físicas y diversidad. La zona supralitoral es la zona cuyo límite inferior es el de la marea alta y casi nunca queda sumergida. En ella viven menos especies. El mesolitoral o la zona intramareas está sumergida durante la marea más alta promedio y queda expuesta durante la marea baja. La zona intralitoral nunca queda expuesta salvo en raras ocasiones y presenta la mayor diversidad.

Se puede observar con facilidad la zonificación a lo largo de la costa rocosa (figura 48.28a,b). Las algas pegadas a las rocas son productores primarios para las cadenas tróficas de herbívoros. Los consumidores primarios incluyen diferentes tipos de caracoles.

La zonificación es menos evidente en playas arenosas, donde las cadenas tróficas detritívoras se inician con el material que llega a la playa llevado por las olas (figura 48.28c). Algunos crustáceos se alimentan de detritos del supralitoral. Más cerca del agua, otros invertebrados se alimentan y se entierran en la arena.

Para repasar en casa

¿Qué tipos de ecosistemas se observan a lo largo de las costas?

- Encontramos estuarios en el sitio donde los ríos llegan al mar. Los ríos llevan nutrientes que estimulan una alta productividad.
- Los manglares son comunes a lo largo de las costas en latitudes tropicales.
- Las playas rocosas y arenosas muestran zonificación y las diversas zonas quedan expuestas durante diferentes fases del ciclo de las mareas. La diversidad es más alta en la zona que queda sumergida la prácticamente todo el tiempo.

48.15 Los arrecifes actuales y futuros

- Los arrecifes de coral son altamente productivos y se encuentran en peligro.
- Conexiones con Dinoflagelados 22.5, Corales 25.5.

Los **arrecifes de coral** son formaciones resistentes a las olas que constan principalmente de carbonato de calcio



secretado por varias generaciones de pólipos de coral (sección 25.5). Los corales que forman arrecifes viven principalmente en las aguas tibias y transparentes entre las latitudes de 25° norte y 25° sur (figura 48.29d). Las paredes celulares endurecidas por los minerales de las algas rojas, como la que se muestra a la izquierda,

contribuyen al marco estructural de muchos arrecifes. El arrecife resultante es hogar de un conjunto notablemente diverso de especies de vertebrados e invertebrados. El arrecife llamado Gran Barrera Arrecifal (*Great Barrier Reef*), en Australia, corre paralelo a Queensland a lo largo de 2,500 kilómetros (1,550 millas) y es el ejemplo más grande de arquitectura biológica. En realidad, son varias cadenas de arrecifes, algunos de 150 kilómetros de ancho (95 millas). Mantiene a 500 especies de coral, 3,000 especies de peces, 1,000 tipos de moluscos y 40 tipos de serpientes marinas. En la figura 48.29e se muestra la diversidad de colores de advertencia, tentáculos y comportamiento furtivo, todos ellos son señales de feroz competencia por los recursos entre las especies que sobreviven en este espacio limitado.

Los corales que forman arrecifes presentan simbiontes dinoflagelados fotosintéticos (sección 22.5) en sus tejidos. Estos protistas dan color al coral y suministran oxígeno y azúcares. Cuando el coral está estresado, expulsa a los protistas y pierde su color, fenómeno que se conoce como blanqueamiento del coral (figura 48.30). Si el coral permanece estresado más de algunos meses, los protistas no regresan a él y muere.



Figura 48.30 Blanqueamiento del coral en la Gran Barrera Arrecifal de Australia.

El blanqueamiento anormal, muy difundido en el Caribe y en las regiones tropicales del Pacífico, se inició en la década de 1980. También en esta época aumentó la temperatura de la superficie del mar, lo cual podría constituir un factor clave de estrés. ¿Será este daño resultado del calentamiento global? En caso afirmativo, según sugieren los biólogos marinos Lucy Bunkley-Williams y Ernest Williams, el futuro de los corales es incierto, y quizá sean destruidos en tan solo tres décadas.

Además, las personas pueden destruir los arrecifes directamente, por ejemplo, por descarga de aguas negras a las aguas costeras de islas pobladas. Los derrames masivos de petróleo, las operaciones comerciales de perforación, y la búsqueda de rocas de coral producen impactos catastróficos. El arrastre en áreas adyacentes de los corales aumenta la lixiviación de nutrientes y el aluvión, que puede dañar a las especies del arrecife.

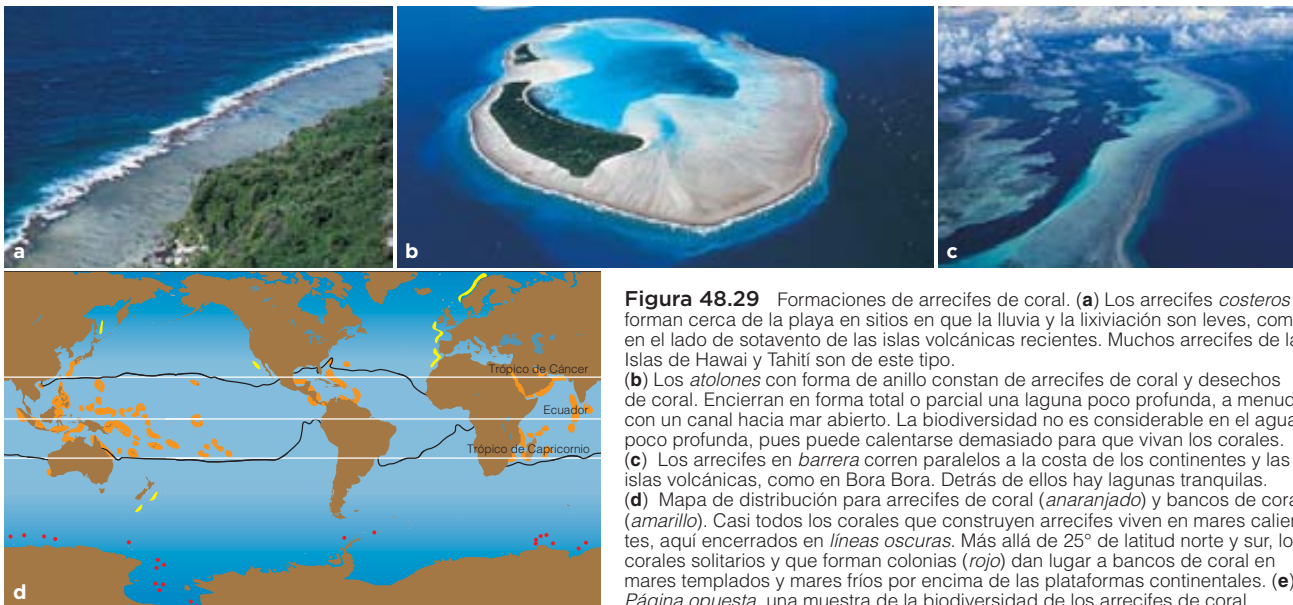


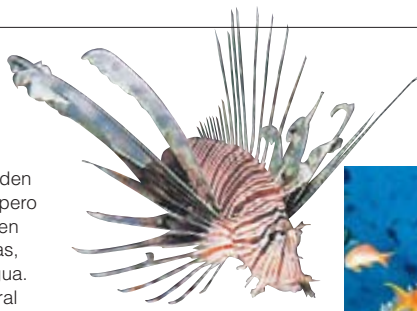
Figura 48.29 Formaciones de arrecifes de coral. (a) Los arrecifes *costeros* se forman cerca de la playa en sitios en que la lluvia y la lixiviación son leves, como en el lado de sotavento de las islas volcánicas recientes. Muchos arrecifes de las Islas de Hawai y Tahiti son de este tipo. (b) Los *atolones* con forma de anillo constan de arrecifes de coral y desechos de coral. Encierran en forma total o parcial una laguna poco profunda, a menudo con un canal hacia mar abierto. La biodiversidad no es considerable en el agua poco profunda, pues puede calentarse demasiado para que vivan los corales. (c) Los arrecifes en *barrera* corren paralelos a la costa de los continentes y las islas volcánicas, como en Bora Bora. Detrás de ellos hay lagunas tranquilas. (d) Mapa de distribución para arrecifes de coral (*anaranjado*) y bancos de coral (*amarillo*). Casi todos los corales que construyen arrecifes viven en mares cálidos, aquí encerrados en *líneas oscuras*. Más allá de 25° de latitud norte y sur, los corales solitarios y que forman colonias (*rojo*) dan lugar a bancos de coral en mares templados y mares fríos por encima de las plataformas continentales. (e) *Página opuesta*, una muestra de la biodiversidad de los arrecifes de coral.

Las redes de pesca pueden romper pedazos del coral, pero algunos pescadores recurren a prácticas más destructivas, como arrojar dinamita al agua. Los peces ocultos en el coral salen a causa del estallido y flotan en la superficie, algunos ya muertos, y otros atontados. Esta práctica está prohibida en casi todos los sitios, pero a menudo continúa realizándose.

La captura de peces para venta al público también produce efectos dañinos. En algunos sitios se arroja cianuro de sodio al agua para atontar a los peces, que flotan en la superficie. La mayoría de los que sobreviven al atontamiento con cianuro son embarcados para venta en tiendas de mascotas en Estados Unidos o Europa.

Las especies invasoras también amenazan los arrecifes. En Hawaii, los arrecifes han sido colonizados por algas exóticas, incluyendo varias especies importadas para cultivo durante la década de 1970.

La biodiversidad de los arrecifes se encuentra en peligro a nivel mundial, desde Australia y el sudeste de Asia hasta las islas de Hawaii, las islas Galápagos y el Golfo de Panamá, Florida y Kenia. Por ejemplo, la biodiversidad del arrecife de coral cercano de Cayo Largo en Florida se ha reducido un 33% desde 1970.



PEZ LEÓN



PARTE DE UN ARRECIFE DE CORAL EN FIDJI



MORENA



NUDIBRANQUIO



PEZ HALCÓN DE HOCICO LARGO Y ABANICO ROJO



e

CAMARÓN BANDEADO DEL CORAL



ESPONJA TUBULAR PÚRPURA



PÓLOPO VERDE DEL CORAL

48.16 El mar abierto

■ Los vastos océanos de la Tierra aún se encuentran inexplorados en su mayor parte. Apenas se está comenzando a catalogar la diversidad que contienen.

■ Conexiones con Ventiladores hidrotermales 20.2, Quimioautótrofos 21.4.

Las zonas oceánicas y sus hábitats

Igual que en un lago, el océano presenta gradientes de luz, disponibilidad de nutrientes, temperatura y concentración de oxígeno. A las aguas abiertas del océano se pueden dividir en **provincia pelágica** (figura 48.31a) y zona nerítica (el agua se encuentra sobre las plataformas continentales). La zona nerítica recibe nutrientes de lixiviación de la tierra, y es la zona de mayor productividad.

En las aguas brillantemente iluminadas de la zona superior del océano, denominada zona fótica, los microorganismos fotosintéticos son los productores primarios, y las cadenas tróficas de herbívoros son las que predominan. Dependiendo de la región, puede penetrar algo de luz hasta 1,000 metros bajo la superficie del mar. Por debajo de eso, los organismos viven en la oscuridad, y la materia orgánica que descende de las regiones superiores constituye la base de las cadenas tróficas detritívoras. En las redes tróficas, los carnívoros, incluyen desde los conocidos tiburones y calamares hasta cnidarios coloniales gigantes y los extraños peces pescadores de las profundidades del mar (figura 48.32a,b). En lo que podría ser la mayor migración circadiana, muchas especies se elevan miles de metros por la noche para alimentarse en regiones superiores y después se desplazan hacia abajo por la mañana.

La **provincia béntica** es el fondo del océano: sus rocas y sedimentos. La biodiversidad béntica es mayor en las

plataformas continentales. La provincia béntica también incluye algunas concentraciones inexploradas en su mayoría de biodiversidad sobre las montes marinos y en los ventiladores hidrotermales.

Los **montes marinos** son montañas que se elevan hasta 1,000 metros o más de altura, pero no obstante, quedan bajo la superficie del mar (figura 48.31b). Atraen a gran número de peces y son el hogar de muchos invertebrados marinos (figura 48.32c). Igual que las islas, las montañas marinas a menudo son el hogar de especies que evolucionaron allí y no se encuentran en otros sitios.

La abundancia de vida en los montes marinos las hace atractivas para los barcos pesqueros comerciales. Los peces y otros organismos a menudo son atrapados por arrastre: una técnica de pesca en la cual se arrastra una red de gran tamaño a lo largo del fondo para capturar todo lo que queda atrapado en ella. Este proceso es devastador desde el punto de vista ecológico, pues las áreas en las cuales se efectúa el arrastre quedan sin vida y el aluvión arrastrado por la gigantesca red con pesas sofoca a quienes se alimentan por filtración en áreas adyacentes.

El agua sobrecalentada que contiene minerales disueltos sale del fondo del océano por las **ventilas hidrotermales**. Cuando esta agua caliente rica en minerales se mezcla con el agua fría del mar, los minerales se precipitan y forman extensos depósitos. Los procariontes quimioautótrofos (sección 21.4) pueden obtener energía de estos depósitos. Los procariontes sirven como productores primarios de redes tróficas que incluyen diversos invertebrados, como gusanos tubulares y estrellas de mar quebradizas (figura 48.32d-f). Como explicamos en la sección 20.2, existe una hipótesis que sostiene que la vida se originó en el fondo del mar en estos sitios calientes y ricos en nutrientes.

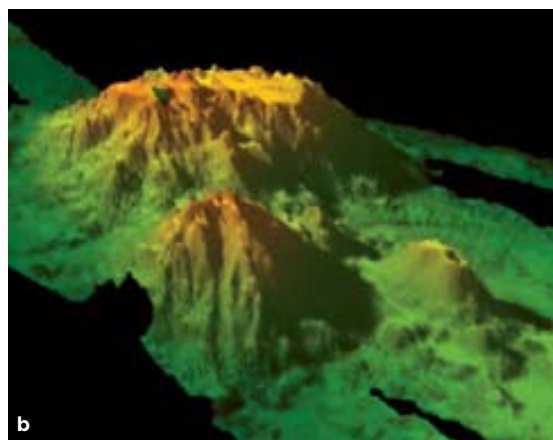
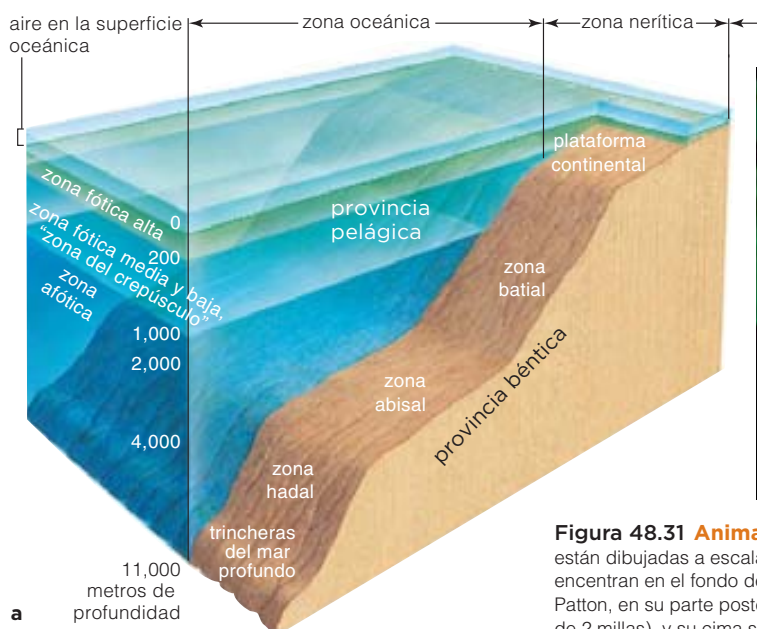


Figura 48.31 Animada (a) Zonas del océano. Las dimensiones de las zonas no están dibujadas a escala. (b) Modelo de computadora de tres montes marinos que se encuentran en el fondo del océano, cerca de las costas de Alaska. El monte oceánico Patton, en su parte posterior, mide aproximadamente 3.6 kilómetros de alto (alrededor de 2 millas), y su cima se encuentra a unos 240 metros (800 pies) por debajo de la superficie del mar. Se estima que hay alrededor de 30,000 montes marinos.

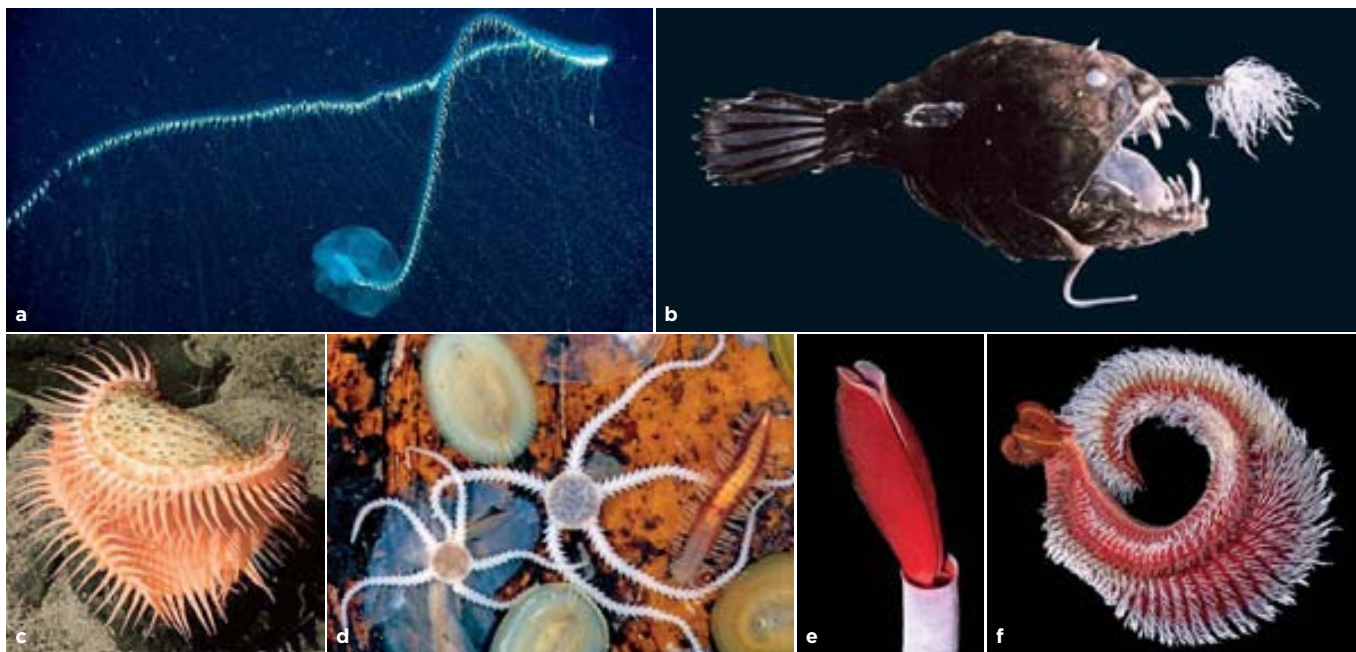


Figura 48.32 Lo que se encuentra en el fondo del mar, un mundo vasto y en su mayoría no explorado de vida marina. (a) Un sifonóforo, *Praya dubia*, uno de los parientes de los corales y las medusas, que forman colonias y pueden medir hasta 40 metros de longitud (130 pies). (b) Pez pescador o pez rana de las profundidades del mar con filamentos bioluminiscentes.

(c) Anémona atrapamoscas, de la Montaña Marina Davidson, que se encuentra cerca de la costa de California.

Residentes de las comunidades de ventilas hidrotermales: (d) estrellas reticuladas, lapas y gusano poliqueto; (e) gusano tubular, un poliqueto; (f) gusano de Pompeya, otro poliqueto.

El afloramiento: un sistema para aporte de nutrientes

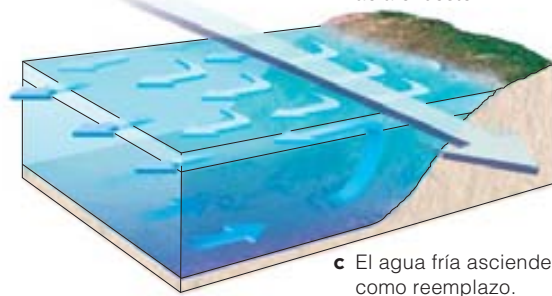
Las aguas frías y profundas del océano son ricas en nutrientes. Por el proceso de **afloramiento** o **surgencia**, esta agua cargada de nutrientes se desplaza hacia arriba a lo largo de las costas de los continentes. El viento hace que las aguas costeras comiencen a desplazarse. Por ejemplo, en el hemisferio norte, los vientos prevalentes soplan de norte a sur paralelos a las costas occidentales de los continentes e inician el desplazamiento de las aguas superficiales (figura 48.33). Este desplazamiento ocurre conforme la rotación de la Tierra desvía las masas de agua que se desplazan con lentitud lejos de la costa, y el agua profunda y fría asciende para ocupar su sitio.

En el hemisferio sur, los vientos del sur llevan el agua superficial lejos de la costa. El agua más fría y profunda de la Corriente de Humboldt la reemplaza. Los nutrientes de esta agua mantienen al fitoplancton, el cual constituye la base de la rica pesca.

Cada tres a siete años, las aguas superficiales del Océano Pacífico Ecuatorial Occidental se calientan y provocan un cambio en la dirección del viento. Este calentamiento ocurre con frecuencia cerca de Navidad, de modo que los pescadores del Perú le dieron el nombre de **El Niño**, como se mencionó en la introducción del capítulo. Este nombre

a El viento del norte inicia el desplazamiento de aguas costeras.

b La fuerza de rotación de la Tierra desvía el agua que se desplaza hacia el oeste.



c El agua fría asciende como reemplazo.

Figura 48.33 Afloramiento de aguas costeras en el hemisferio norte.

comenzó a emplearse como término más inclusivo: La Oscilación del Sur El Niño o ENSO por sus siglas en inglés (*El Niño Southern Oscillation*). En la siguiente sección examinaremos más de cerca algunas de las consecuencias de este evento recurrente.

Para repasar en casa

¿Qué factores afectan a la vida en las provincias del océano?

- Los océanos tienen gradientes de luz, oxígeno disuelto y nutrientes. Cerca de la playa se encuentran las zonas bien iluminadas que son las más productivas y ricas en especies.
- Sobre el fondo del mar, existen zonas de diversidad sobre los montes marinos y en torno a las ventilas hidrotermales.
- La surgencia lleva agua rica en nutrientes de regiones profundas del mar a la superficie a lo largo de las costas.

48.17 El clima, los copépodos y el cólera

- Los fenómenos de la atmósfera y el océano, y que ocurren sobre la tierra se interconectan de manera que afecta profundamente el mundo de los seres vivos.
- Conexión con Copépodos 25.14.

Una Oscilación del Sur El Niño o ENSO, se define por cambios en la temperatura de la superficie del mar y en los patrones de circulación atmosférica. El término “oscilación del sur” se refiere a un cambio variable de presión atmosférica en la región occidental del Pacífico ecuatorial:

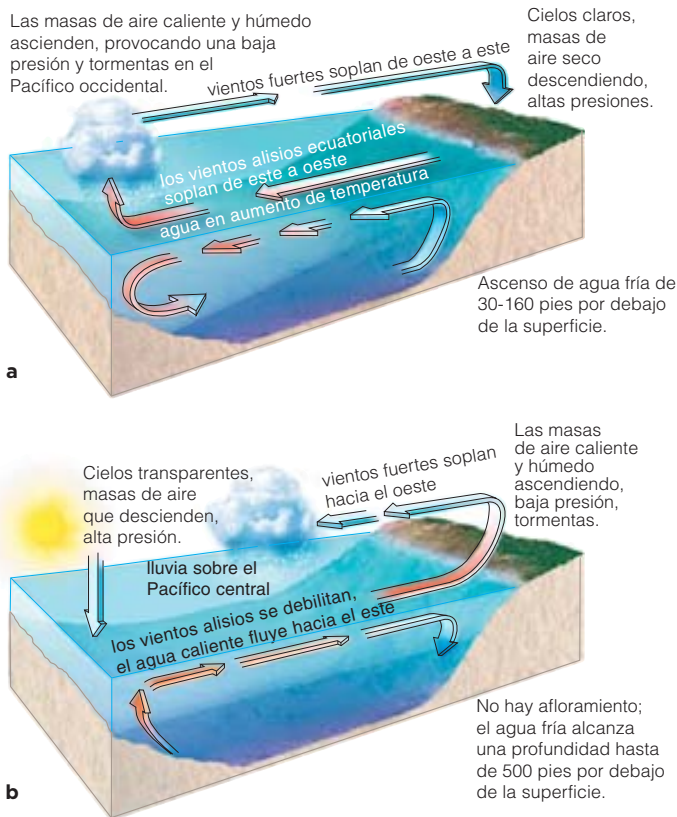
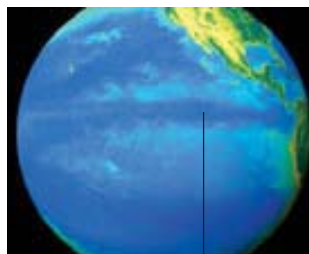


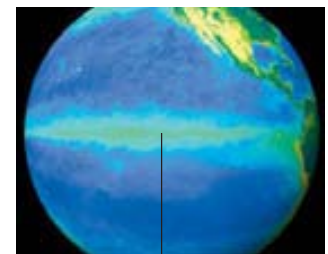
Figura 48.34 Animada (a) Flujo hacia el oeste del agua superficial fría entre varios ENSO. (b) Dislocación hacia el este del agua caliente durante El Niño.

Figura 48.35 Datos satelitales sobre productividad primaria en el Océano Pacífico ecuatorial. La concentración de clorofila en el agua se empleó como medida.

- (a) Durante el episodio de El Niño en 1997-1998, una cantidad masiva de agua pobre en nutrientes se desplazó hacia el este y, por lo tanto, la actividad fotosintética fue despreciable.
- (b) Durante el episodio subsecuente de La Niña, el afloramiento masivo de agua y el desplazamiento hacia el oeste de agua rica en nutrientes condujo a un amplio florecimiento de algas que abarcó hasta la costa del Perú.



a Ausencia casi total de fitoplancton en el Pacífico ecuatorial durante El Niño.



b Enorme florecimiento de algas en el Pacífico ecuatorial en un fenómeno de rebote de La Niña.

el reservorio más grande de agua y aire caliente de la Tierra da lugar a fuertes lluvias, y libera suficiente energía calorífica para impulsar patrones globales de circulación atmosférica.

Entre una y otra Oscilación del Sur El Niño, las aguas calientes y las fuertes lluvias se desplazan hacia el oeste (figura 48.34a). Durante una Oscilación del Sur El Niño, los vientos prevalentes en la superficie sobre la región occidental del Pacífico Ecuatorial se hacen más fuertes y “arrastran” las aguas superficiales hacia el este (figura 48.34b). Al hacerlo, el transporte de agua hacia el oeste se hace más lento, la temperatura de la superficie del mar aumenta, la evaporación se acelera y la presión atmosférica desciende. Estos cambios afectan el clima a nivel mundial.

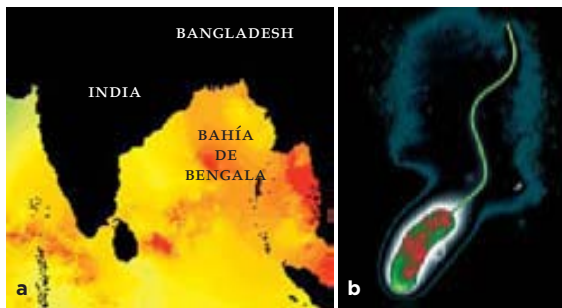
Los episodios de El Niño duran de 6 a 18 meses y a menudo van seguidos por un episodio de **La Niña**, durante el cual, las aguas del Pacífico se hacen más frías de lo usual. Otros años, las aguas no son más frías ni más calientes que el promedio.

Como mencionamos en la introducción al capítulo, en 1997 se produjo el efecto más poderoso de El Niño en el siglo pasado. Las temperaturas promedio en la superficie del mar en la región este del Pacífico aumentaron 5 °C (9 °F). Esta agua más caliente se extendió unos 9,660 kilómetros (6,000 millas) al oeste desde las costas del Perú.

El cambio abrupto de El Niño a La Niña en 1997-1998 produjo efectos extraordinarios sobre la productividad primaria en el Pacífico ecuatorial. Con el flujo masivo hacia el este de agua caliente pobre en nutrientes, los fotoautótrofos fueron casi indetectables en fotos de satélite que mide la productividad primaria (figura 48.35a).

Durante el rebote de La Niña, el agua más fría, rica en nutrientes, llegó a la superficie del mar y se desplazó hacia el oeste a lo largo de todo el ecuador. Como revelaron las imágenes de satélite, el ascenso de esta agua provocó un florecimiento de algas que abarcó todo el Pacífico ecuatorial (figura 48.35b).

Durante el efecto de El Niño de 1997 a 1998, se reportaron 30,000 casos de cólera sólo en Perú, en comparación con sólo 60 casos de enero a agosto de 1997. Las personas sabían que el agua contaminada por *Vibrio cholerae* provoca epidemias de cólera (figura 48.36b). Este agente patógeno ocasiona diarrea severa. Las heces contaminadas con bacterias entran al suministro de agua y los individuos que emplean el agua contaminada se infectan.



Lo que la gente no sabía es que *V. cholerae* permanece en etapa de latencia entre cada brote de cólera. No se le encuentra en humanos ni en el suministro de agua. No obstante, el cólera se inicia simultáneamente en sitios distantes: por lo general, en ciudades costeras, donde la gente de escasos recursos de la ciudad toman agua de ríos cercanos al mar.

La bióloga marina Rita Colwell pensó que los humanos no eran huéspedes durante los periodos entre cada brote. Se preguntó si había un reservorio en el entorno para el patógeno. Aunque tal vez era así, nadie lo había detectado en las muestras de agua sometidas a cultivo estándar.

Entonces Colwell tuvo una idea brillante: ¿Qué tal si nadie encontraba el patógeno porque éste cambia de forma y entra a una etapa de latencia entre brotes?

Durante un brote de cólera en Louisiana, Estados Unidos, Colwell comprendió que podía aplicar una prueba base de anticuerpos para detectar la proteína singular de la superficie de *V. cholerae*. Posteriormente, al realizar las pruebas en Bangladesh, encontró bacterias en 51 de 52 muestras de agua. Los métodos estándar de cultivo no le permitieron encontrarlas más que en siete muestras.

Vibrio cholerae sobrevive en ríos, estuarios y en el mar. Como sabía Colwell, el plancton también crece bien en estos entornos acuáticos. Decidió restringir su búsqueda del huésped desconocido a las aguas cálidas cercanas a Bangladesh, donde ocurren brotes de cólera estacionalmente (figura 48.36). En este sitio Colwell descubrió una etapa de latencia de *V. cholerae* dentro de copépodos, que son diminutos crustáceos marinos (sección 25.14). Los copépodos se alimentan de fitoplancton, de modo que la abundancia de copépodos y de células *V. cholerae* en su interior aumenta y disminuye según la abundancia de fitoplancton.

Colwell sospechó que los cambios de temperatura del agua en la Bahía de Bengala estaban relacionados con los brotes de cólera, de modo que examinó los reportes médicos durante los episodios de El Niño de 1990 a 1991 y de 1997 a 1998. Encontró que el número de reportes de casos de cólera aumentaba de cuatro a seis semanas después de iniciado el fenómeno de El Niño, el cual lleva agua más caliente cargada de más nutrientes a la Bahía de Bengala, estimulando así el crecimiento del fitoplancton. Este alimento adicional incrementa el número de copépodos portadores de cólera.

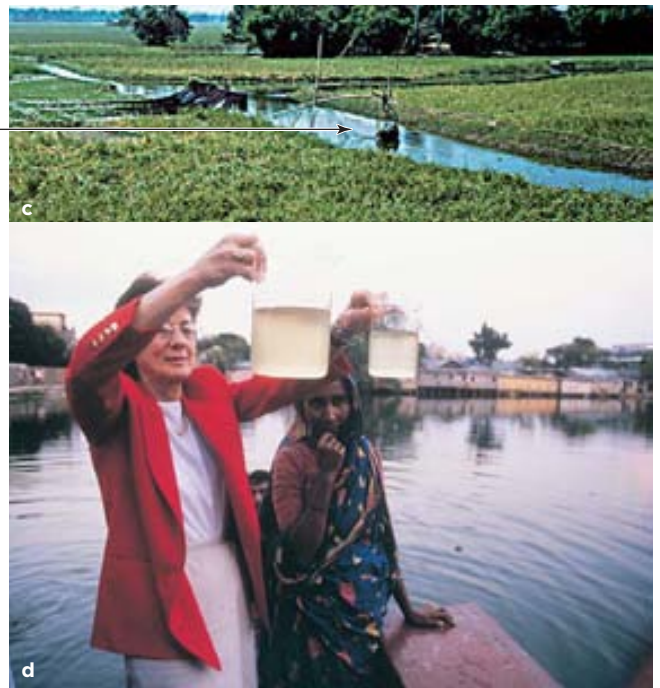


Figura 48.36 (a) Datos satelitales sobre el aumento de temperatura superficial marina en la Bahía de Bengala. El rojo indica las temperaturas más cálidas de verano. (b) *Vibrio cholerae*, agente causante del cólera. Los copépodos albergan una etapa latente de esta bacteria, que aguarda a que desaparezcan las condiciones ambientales adversas que no favorecen su crecimiento y reproducción. (c) Arroyuelo típico de Bangladesh del cual se tomaron muestras de agua para análisis. (d) En Bangladesh, Rita Colwell compara muestras de agua potable filtrada y sin filtrar.

En la actualidad, Colwell y Anwarul Huq, un científico de Bangladesh, investigan la salinidad y otros factores que quizá se relacionen con los brotes. Su objetivo es diseñar un modelo para predecir donde se producirá cólera próximamente. Aconsejaron a las mujeres de Bangladesh a emplear la tela de los saris como filtro para retirar las células de *V. cholerae* del agua (figura 48.36d). Los copépodos huéspedes son demasiado grandes como para atravesar esta delgada tela, la cual puede lavarse con agua limpia, secarse al sol y usarse de nuevo. Este método sencillo y no costoso ha permitido reducir los brotes de cólera a la mitad.

Para repasar en casa

¿Qué ocurre durante el fenómeno de El Niño?

■ Durante el fenómeno de El Niño, los cambios de temperatura del océano y los vientos modifican las corrientes marinas, lo que afecta el clima, las redes tróficas marinas y la salud humana.

Cada vez queda más claro que el clima “normal” depende del marco de tiempo considerado. Los ciclos de calentamiento y enfriamiento en el Océano Pacífico modifican las condiciones en el curso de 3 a 7 años. También ha surgido evidencia de ciclos a más largo plazo. Algunos de ellos parecen abarcar periodos de 50 a 70 años. Estas observaciones sugieren que quizá los planes a largo plazo basados en las condiciones climáticas actuales no sean muy precisos.

¿Por qué opción votarías?

¿Constituye una buena aplicación de los fondos del gobierno de Estados Unidos el estudio de fenómenos como El Niño y otros ciclos climáticos a largo plazo? Visita CengageNOW para ver más detalles y después vota en línea.



Resumen

Secciones 48.1, 48.2 Los patrones de circulación atmosférica global afectan el **clima** y la distribución de comunidades. Estos patrones son iniciados por variaciones latitudinales de la radiación solar que llega a la Tierra. Los patrones de circulación atmosférica que se ven influenciados por la rotación de la Tierra y su trayectoria anual alrededor del Sol, la distribución de masas continentales y mares, y la elevación de las masas continentales. La energía solar y los vientos que ocasiona, constituyen fuentes de energía renovable y limpia.

Los humanos arrojan **contaminantes** a la atmósfera. El uso de CFC agota la **capa de ozono** en la región atmosférica superior y permite que llegue más radiaciones UV a la superficie de la Tierra.

El **esmog**, una forma de contaminación ambiental, se produce al quemar combustibles fósiles en aire tibio y sin corrientes, por encima de las ciudades. Las plantas de energía que queman carbón también contribuyen fuertemente a la **lluvia ácida**, que altera los hábitats y mata muchos organismos.

- Usa la animación de CengageNOW para ver cómo afecta la inclinación de la Tierra a las estaciones, cómo impulsa la luz solar la circulación del aire y cómo los CFC destruyen la capa de ozono y cómo se forma la lluvia ácida.

Sección 48.3 Variaciones latitudinales y estacionales de luz solar calientan el agua de la superficie del mar e inician las corrientes, las cuales distribuyen la energía calorífica a nivel mundial e influyen en los patrones climáticos. Las corrientes del océano, las corrientes atmosféricas y los continentes interactúan para dar lugar a zonas globales de temperatura, como cuando la presencia de montañas costeras da lugar a **sombras orográficas** o **monzones**.

- Usa la animación de CengageNOW para aprender sobre las corrientes oceánicas, las sombras orográficas y las brisas costeras.

Secciones 48.4, 48.5 Las **regiones biogeográficas**, son amplias áreas con comunidades de plantas y animales que se encuentran sólo en ese sitio. Los **biomas** son regiones ligeramente más pequeñas con determinado tipo de vegetación dominante. Las variaciones regionales en el clima, elevación **perfiles del suelo** e historia evolutiva afectan la distribución de los biomas.

- Usa la animación de CengageNOW para ver la distribución de los biomas y comparar algunos de sus perfiles del suelo.

Secciones 48.6-48.11 Los **desiertos** se forman alrededor de las latitudes 30° al norte y al sur. Se forman **vastos pastizales** en el interior de los continentes en latitud media. Las regiones costeras ligeramente más húmedas hacia el sur y hacia el oeste mantienen **bosques** y **matorrales secos**.

Desde el ecuador hasta latitudes de 10° al norte y al sur, la lluvia abundante, la alta humedad y las temperaturas templadas mantienen **bosques de hojas anchas**.

Los **bosques subcaducifolios** y los **bosques tropicales caducifolios** se forman entre las latitudes de 10° y 25°, dependiendo de cuanta lluvia anual ocurre en la estación de sequía prolongada. Los **bosques templados caducifolios** se forman a mayores latitudes. En los sitios donde la estación seca y fría se alterna con una estación lluviosa fría predominan **bosques de coníferas**. Las coníferas también se ven favorecidas en áreas templadas con suelo pobre.

Las plantas resistentes de poco crecimiento en la **tundra ártica** se presentan en altas latitudes, donde hay una capa de **permafrost**. En altitudes elevadas, crecen plantas similares formando la **tundra alpina**.

Secciones 48.12-48.15 La mayoría de los **lagos**, arroyos y otros ecosistemas acuáticos tienen gradientes de penetración de luz solar, la temperatura del agua y gases disueltos y nutrientes. Estas características varían con el transcurso del tiempo y afectan la productividad primaria.

En los lagos de las zonas templadas, el **recambio de primavera** y el **recambio de otoño** provocan mezcla vertical del agua y desencadenan un estallido de productividad. En el verano, la **termoclina** evita que se mezcle el agua de las regiones superiores con las inferiores.

Las zonas costeras soportan diversos ecosistemas. Entre ellos, los manglares, los **estuarios** y los **arrecifes de coral** son especialmente productivos.

Secciones 48.16, 48.17 La vida persiste en todo el océano y la diversidad es más alta en la zona fótica en la parte superior de la **provincia pelágica**. En la **provincia béntica** (el fondo del océano) la diversidad es alta cerca de las **ventilas hidrotermales** y en los **montes marinos**.

El **afloramiento** es un desplazamiento de agua del océano rica en nutrientes, profunda y fría, hacia arriba, típicamente a lo largo de las costas continentales. El fenómeno de El Niño es un calentamiento del agua del este del Pacífico que desencadena cambios en la lluvia y otros patrones climáticos a nivel mundial. El fenómeno de **La Niña** es un enfriamiento de estas mismas aguas que también influyen en los patrones climáticos globales.

- Usa la interacción de CengageNOW para aprender acerca de las zonas oceánicas y observar cómo afecta el fenómeno de El Niño a las corrientes oceánicas y los afloramientos.

Autoevaluación

Respuestas en el apéndice III

- La radiación solar impulsa la distribución de sistemas climáticos y por lo tanto influye en _____.
 - las zonas templadas
 - la distribución de la lluvia
 - las variaciones estacionales
 - todos los anteriores

Ejercicio de análisis de datos

Para intentar predecir el efecto del fenómeno de El Niño o La Niña en un futuro cercano, la Administración Nacional Oceanográfica y Atmosférica estadounidense recopila información sobre la temperatura de la superficie del mar (TSM) y condiciones atmosféricas. Compara las temperaturas promedio mensuales en la región este del Océano Pacífico ecuatorial contra datos históricos y calcula la diferencia (los grados de anomalía) para determinar si se están desarrollando condiciones para que surja El Niño, La Niña o las condiciones son neutras. El Niño es un aumento de la temperatura de la superficie del mar de más de 0.5 °C. Una reducción de la misma cantidad de temperatura da lugar a La Niña. En la Figura 48.37 se muestran datos para casi 39 años.

1. ¿En qué momento se produjo la mayor desviación de temperatura positiva en este periodo?
2. ¿Qué tipo de fenómeno, si lo hubo, ocurrió en el invierno de 1982-1983? ¿Y qué ocurrió en el invierno de 2001 a 2002?
3. Durante el fenómeno de La Niña, cae menos lluvia de lo normal en el oeste y sudoeste estadounidense. En el intervalo que se muestra, ¿cuál fue el lapso más prolongado sin que se produjera un fenómeno de La Niña?
4. ¿Qué tipo de condiciones se produjeron en el otoño de 2007 cuando California sufrió incendios severos?

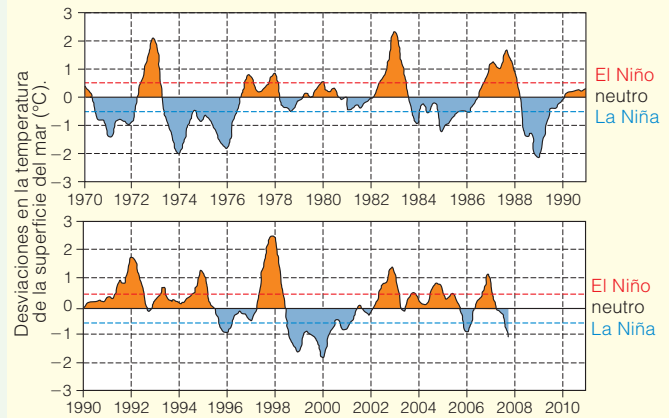


Figura 48.37 Desviaciones en la temperatura de la superficie marina (respecto a la media histórica) en la región este del Océano Pacífico ecuatorial. Un aumento por encima de la línea roja punteada da lugar al fenómeno de El Niño, y una reducción por debajo de la línea azul es La Niña.

2. _____ protege a los organismos vivos de la luz solar UV.
 - a. La inversión térmica
 - b. La precipitación ácida
 - c. La capa de ozono
 - d. El efecto de invernadero
3. Las variaciones regionales en los patrones globales de lluvia y temperatura dependen de _____.
 - a. circulación global de aire
 - b. las corrientes del océano
 - c. la topografía
 - d. todos los anteriores
4. Una sombra orográfica es una reducción de la lluvia _____.
 - a. en la cara interna (hacia la tierra) de una cordillera costera
 - b. durante un fenómeno de El Niño
 - c. que ocurre estacionalmente en los trópicos
5. Las masas de aire se elevan _____.
 - a. en el ecuador
 - b. en los polos
 - c. a medida que el aire se enfría
 - d. todos los anteriores
6. Los biomas son _____.
 - a. provincias acuáticas
 - b. zonas acuáticas y terrestres
 - c. regiones de tierra
 - d. están parcialmente caracterizados por plantas dominantes
 - e. tanto c como d
7. La distribución de biomas depende de _____.
 - a. el clima
 - b. la elevación
 - c. el suelo
 - d. todos los anteriores
8. Los pastizales predominan con mayor frecuencia _____.
 - a. cerca del ecuador
 - b. a gran altitud
 - c. en el interior de los continentes
 - d. tanto b como c
9. El permafrost se encuentra debajo de _____, y es una amplia reserva de carbono.
 - a. la tundra ártica
 - b. la tundra alpina
 - c. los bosques de coníferas
 - d. todos los anteriores
10. Durante _____, el agua profunda a menudo rica en nutrientes se desplaza a la superficie de un cuerpo de agua.
 - a. el recambio de primavera
 - b. el recambio de otoño
 - c. el afloramiento
 - d. todos los anteriores
11. Los procariontes quimioautótrofos son los productores primarios de las redes tróficas en _____.
 - a. los pastizales
 - b. los desiertos
 - c. los arrecifes de coral
 - d. las ventilas hidrotermales

12. Correlaciona los términos de la columna de la izquierda con la descripción más adecuada.

- | | |
|------------------------------|---|
| _____ tundra | a. bosque ecuatorial de hojas anchas |
| _____ chaparral | b. parcialmente encerrado por tierra y donde se mezcla agua dulce con agua salada |
| _____ desiertos | c. tipo de pastizal con árboles |
| _____ sabana | d. tiene plantas de poco crecimiento a grandes latitudes o elevaciones |
| _____ estuario | e. a latitudes de 30° norte y sur |
| _____ bosque boreal | f. el agua sobrecalentada rica en minerales soporta comunidades |
| _____ selva tropical | g. las coníferas predominan |
| _____ ventilas hidrotermales | h. matorral seco |

■ Visita [CengageNOW](https://www.cengage.com) para preguntas adicionales.

Pensamiento crítico

1. Londres, Inglaterra, se encuentra en la misma latitud que Calgary en la provincia de Alberta en Canadá. Sin embargo, la temperatura media en enero en Londres es 5.5 °C (42 °F), mientras que en Calgary es menos 10 °C (14 °F). Compara la ubicación de estas dos ciudades y sugiere el motivo de la diferencia de temperaturas.
2. El aumento de la industrialización en China preocupa a los ambientalistas por su repercusión en la calidad del aire en otros sitios. ¿Tienen más probabilidad los contaminantes de Beijing de llegar a Europa oriental o al oeste de Estados Unidos? Explica el motivo.
3. El uso de vehículos recreativos a campo traviesa podría duplicarse en los próximos 20 años. Los entusiastas desearían que el gobierno les autorizara a utilizar desiertos federales. Algunos argumentan que sería el sitio perfecto para vehículos a campo traviesa porque “no hay nada allí”. Explica si estás de acuerdo y el motivo.

Impacto de los seres humanos sobre la biosfera

IMPACTOS Y PROBLEMAS

Un largo alcance

Iniciamos este libro con la historia de los biólogos que se aventuraron en un remoto bosque de Nueva Guinea y su entusiasmo ante las muchas especies anteriormente desconocidas que encontraron en ese lugar. En el extremo del planeta, un submarino estadounidense emergió en aguas árticas y descubrió osos polares cazando en el mar cubierto de hielo (figura 49.1). Los osos estaban a 435 kilómetros (270 millas) de distancia del Polo Norte y a 805 kilómetros (500 millas) de la tierra firme más cercana.

Incluso aquellas aparentemente remotas regiones ya no están fuera del alcance de los exploradores humanos ni de la influencia humana. Sabemos que los crecientes niveles de gases invernadero están elevando la temperatura de la atmósfera y los mares de la Tierra. En el Ártico, el calentamiento está causando que el hielo marino se adelgace y se rompa más pronto en la primavera. Esto eleva el riesgo de que los osos polares que buscan cazar lejos de tierra, lleguen a quedarse varados sin poder regresar a tierra firme antes que el hielo se derrita.

Los osos polares son depredadores que están situados en la parte superior de la cadena trófica y sus tejidos contienen una cantidad sorprendentemente elevada de mercurio y pesticidas orgánicos. Los contaminantes se introdujeron en el agua y el aire en sitios lejanos, en regiones más templadas. Los vientos y las corrientes oceánicas los depositan en los dominios polares. Los contaminantes también viajan hacia el norte en los tejidos de animales migratorios como las aves marinas que pasan los inviernos en regiones templadas y anidan en el Ártico.

En sitios menos lejanos que el Ártico, los efectos de las poblaciones humanas tienen un efecto más directo. A medida que cubrimos cada vez más superficie del mundo con nuestras viviendas, fábricas y granjas, quedan menos hábitats apropiados para otras especies. También ponemos en riesgo las especies al competir con ellas por los recursos, al sobreexplotarlas e introducir competidores que no son nativos del lugar.

Sería presuntuoso pensar que sólo nosotros hemos tenido un impacto profundo en la vida. Hace mucho tiempo, en el Eón Proterozoico, las células fotosintéticas estuvieron modificando de manera irreversible el curso de la evolución cuando enriquecieron la atmósfera con oxígeno. Sobre la existencia de la vida, el éxito evolutivo de algunos grupos asegura la extinción de otros. Lo que es algo nuevo es la velocidad creciente del cambio y la capacidad de nuestra propia especie para reconocer y afectar su papel en este incremento.

Hace un siglo, los recursos físicos y biológicos de la Tierra parecían inagotables. Ahora sabemos que muchas prácticas puestas en marcha, cuando los humanos ignoraban cómo funcionan los sistemas naturales, afectan negativamente a la biosfera. La tasa de extinciones de las especies se encuentra en ascenso y muchos tipos de biomas están siendo amenazados. Estos cambios, los métodos que utilizan los científicos para documentarlos y las maneras en que podemos dirigirlos, son el centro de atención de este capítulo.



Figura 49.1 Tres osos polares inspeccionan un submarino norteamericano que emergió en las aguas congeladas del Ártico.

Conceptos básicos



Las especies en peligro reciente de extinción

Las actividades humanas han acelerado la tasa de extinción. La pérdida, degradación y fragmentación del hábitat conducen a las extinciones, a medida que se introducen y sobreexplotan las especies. [Secciones 49.1, 49.2.](#)



Evaluación de la biodiversidad

Nuestro conocimiento de las especies es parcial, ya que siempre nos enfocamos a los animales terrestres grandes. Los biólogos conservacionistas evalúan el estado de los ecosistemas y su biodiversidad con el objetivo de preservarlos tanto como sea posible. [Secciones 49.3, 49.4.](#)



Prácticas dañinas

La construcción de viviendas, el uso de la energía, la adquisición de productos, el aumento de los cultivos y la basura que se desecha tienen efectos ambientales nocivos que hacen peligrar la existencia de las especies y los ecosistemas. [Secciones 49.5-49.7.](#)



Soluciones sustentables

Todas las naciones tienen una riqueza biológica que puede beneficiar a las poblaciones humanas. El reconocimiento del valor de la biodiversidad y su disposición para utilizarla de manera sustentable es bueno para la Tierra y todas sus especies. [Sección 49.8.](#)

Conexiones a conceptos anteriores

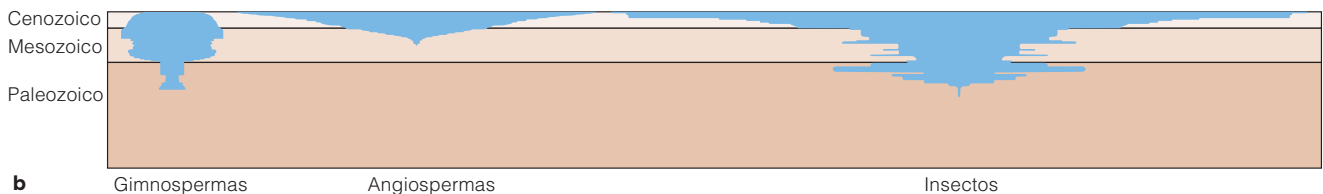
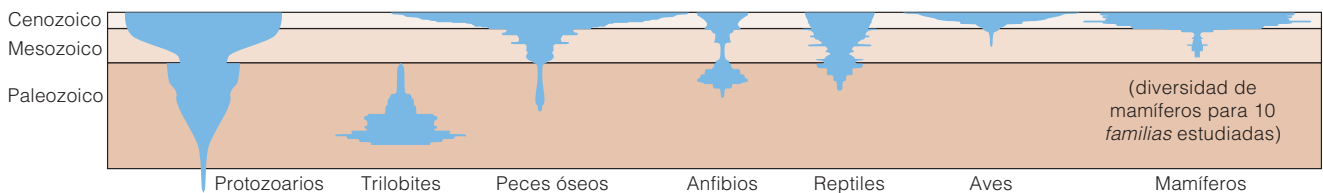
- Ya tienes conocimiento acerca de la extinción (sección 18.12) y cómo se utilizaron las extinciones masivas para crear la escala de tiempo geológico (17.8). Aquí echaremos un vistazo a cómo el crecimiento de la población humana y el uso de los recursos (45.7, 45.9), incluyendo el empleo de los combustibles fósiles (23.5), están acelerando las extinciones.
- Aprenderás acerca de cómo las actividades humanas pueden ocasionar endogamia al perturbar el flujo génico (18.8, 18.9). También recordarás los efectos del agotamiento de los mantos acuíferos (47.6), la lluvia ácida (47.9), la erosión terrestre (29.1) y las emisiones de gases invernadero (47.6). Verás cómo la transpiración (29.3) afecta a los patrones de lluvia locales.
- Examinaremos la historia de los líquenes y la contaminación (18.4) desde otra perspectiva, y verás otro ejemplo de los efectos de los omicetos patógenos (22.8).

¿Por qué opción votarías? El Ártico contiene reservas de gas, petróleo y minerales. Estados Unidos tiene derechos sobre algunos territorios árticos. ¿Se debería pugnar por proteger esos recursos en el Ártico en lugar de explotarlos? Consulta CengageNOW para más detalles y luego vota en línea. Sólo disponible en inglés.

- La extinción es un proceso natural, pero nosotros la estamos acelerando.
- Enlaces con Escala de tiempo geológico 17.8, Extinción 18.12.

Era	Periodo	Extinción masiva en curso
CENOZOICA	CUATERNARIO	Con sus altas tasas de crecimiento y prácticas culturales (por ejemplo, de agricultura y deforestación) los seres humanos se han convertido en agentes principales de extinción.
	1.8 mda	
MESOZOICA	TERCIARIO	Recuperación lenta después de la extinción en el Pérmico, después radiaciones adaptativas de algunos grupos marinos, así como de plantas y animales terrestres. El impacto de un asteroide en el límite del Cretácico-Terciario K-T provoca que el 85% de todas las especies desaparezcan tanto de la tierra como del mar.
	65.5	
	CRETÁCICO	
	145.5	
PALEOZOICA	JURÁSICO	Se pierden más del 70% de los grupos marinos. Los productores de arrecifes, los trilobites, los peces sin mandíbulas y los placodermos son afectados gravemente. ¿Quizás a causa del impacto de meteoritos, de la disminución del nivel del mar o de un enfriamiento global?
	199.6	
	TRIÁSICO	
	251	
PALEOZOICA	PÉRMICO	Segunda extinción con más devastación en los mares; se pierden casi 100 familias de invertebrados marinos.
	299	
	CARBONÍFERO	
	359	
	DEVÓNICO	
	416	
PALEOZOICA	SILÚRICO	Glaciación masiva; se pierde el 79% de todas las especies, incluyendo la mayoría de los microorganismos marinos.
	443	
	ORDOVÍCIO	
	488	
PALEOZOICA	CÁMBRICO	
	542	
PALEOZOICA	(PRECÁMBRICO)	

a



b

Figura 49.2 Animada (a) Fechas de las cinco extinciones y recuperaciones masivas más grandes del pasado. Compara con la figura 17.14. (b) Diversidad de las especies con el paso del tiempo para una muestra determinada de taxa. La amplitud de cada forma en color azul representa el número de especies de este linaje. Observa la variación entre los linajes.

Extinciones masivas y lentas recuperaciones

La extinción, como la especiación, es un proceso natural (sección 18.12). Las especies surgen y se extinguen regularmente. De acuerdo a la evidencia, los científicos estiman que el 99% de todas las especies que han existido hasta ahora ya están extintas.

La tasa de extinción aumenta de forma dramática durante una extinción en masa, cuando muchos tipos de organismos en muchos hábitats diferentes llegan a extinguirse en un periodo relativamente corto. Cinco grandes extinciones masivas marcan los límites de los periodos geológicos (sección 17.8). Con cada evento de extinción masiva, la biodiversidad disminuyó de manera vertiginosa tanto sobre la tierra como en los océanos. Posteriormente, las especies sobrevivientes experimentaron radiaciones adaptativas. Cada vez, la biodiversidad se recobró de manera extremadamente lenta. Tomó por lo menos 10 millones de años para que la diversidad regresara al nivel que tenía antes del evento de extinción. La figura 49.2a resume las principales extinciones y recuperaciones de las mismas.

Este patrón de extinciones es un resumen de lo que le ocurrió a los taxa principales. Los linajes difieren en sus tiempos de origen, sus tendencias a divergir y dar origen a nuevas especies, así como el tiempo que éstas perduran. Si consideramos el número de especies como la medida del éxito para cada linaje, veremos que no todos los linajes son igualmente exitosos. La figura 49.2b, ilustra cómo se modificó el número de especies con el tiempo en algunos linajes principales. La expansión de un linaje en ocasiones ocurrió al mismo tiempo que la contracción de otro, como cuando una disminución en las gimnospermas acompañó la radiación adaptativa de las angiospermas.



Figura 49.3 Dibujo de un dodo (*Raphus cucullatus*). Extinto desde finales del siglo XVII, era más grande que un pavo y no podía volar.

La sexta gran extinción masiva

Estamos actualmente en medio de una extinción masiva. Se estima que la tasa actual de extinción se encuentra de 100 a 1,000 veces por encima de la tasa base, lo que la pone a la par de los cinco principales eventos de extinción. A diferencia de aquellos antiguos eventos, la culpa de éste no puede atribuirse a alguna catástrofe natural tal como el impacto de un asteroide. En vez de ello, esta extinción masiva es el resultado del éxito de una sola especie, los seres humanos, y su efecto sobre la Tierra.

El evento de extinción en curso puede haber comenzado hace tan sólo 60,000 años. El tiempo estimado de llegada de los humanos a Australia y América del Norte se correlaciona con un aumento en la tasa de extinción para los grandes mamíferos. Por supuesto que el cambio climático jugó un papel importante, pero la cacería también puede haber sido un factor contribuyente.

Es más fácil señalar como los culpables de las extinciones recientes a los humanos. La Unión para la Conservación Mundial (*World Conservation Union*) ha recopilado una lista de más de 800 extinciones documentadas que ocurrieron desde el año 1,500. Como un ejemplo, el pájaro dodo (figura 49.3) era un ave grande no voladora que vivió en la isla de Mauricio en el Océano Índico. Había un número abundante de dodos en el año 1,600, cuando los marineros holandeses llegaron por primera vez a la isla, pero más o menos 80 años después las aves se habían extinto. Algunas sirvieron de alimento a los marineros. Sin embargo, la destrucción de los nidos y el hábitat por las ratas, los gatos y los cerdos que acompañaron a los humanos probablemente tuvieron un efecto mayor.

Las extinciones de animales tienden a considerarse más que las de las plantas. Las desapariciones de grandes animales terrestres, en especial aves y mamíferos, por lo regular se encuentran bien documentadas. Sabemos menos acerca de las pérdidas de animales pequeños, en especial invertebrados. Históricamente, las pérdidas de los microorganismos, protistas y hongos se encuentran casi completamente indocumentadas.



Figura 49.4 ¿Está vivo o está extinto? Foto coloreada de un pájaro carpintero de pico de marfil o carpintero real (*Campephilus principalis*). Esta ave es, o era, el pájaro carpintero de mayor talla en América del Norte y nativo de los estados del sudeste de los Estados Unidos.

Puede ser difícil determinar si una especie se encuentra completamente extinta. A medida que la población se reduce, cada vez se observan menos individuos, pero unos cuantos pueden sobrevivir en segmentos aislados del hábitat. Por ejemplo, considera al pájaro carpintero de pico de marfil, o carpintero real, un ave espectacular que es nativa de los bosques pantanosos del sureste norteamericano (figura 49.4). La tala de estos bosques ocasionó el declive de la especie y se creyó que había llegado a extinguirse en los años 40. Una posible observación en Arkansas en el año de 2004 condujo a buscar evidencia de la supervivencia de esta ave. Hacia fines de 2007, esta búsqueda había producido algunas fotos borrosas, fragmentos de video y unas cuantas grabaciones de lo que pueden ser sonidos del carpintero real. Aún no se tiene una prueba definitiva de que esta ave siga viva.

Si el pájaro carpintero de pico de marfil todavía existe, es una **especie en peligro de extinción**, una especie cuyos niveles de población son tan bajos que enfrenta la extinción en la totalidad o parcial. Una **especie amenazada** es aquella que probablemente llegará a estar en peligro de extinción en un futuro cercano. Casi todas las especies que se encuentran actualmente en peligro o amenazadas deben su precaria posición a las influencias de los humanos, como se detalla en la siguiente sección.

Para repasar en casa

¿Cómo afectan los seres humanos el patrón de las extinciones?

- Los humanos están provocando un aumento en la tasa de extinción.
- Las anteriores extinciones masivas ocurrieron como resultado de catástrofes globales. La recuperación de la diversidad de las especies toma millones de años después de una extinción masiva.
- Muchas especies se encuentran actualmente en peligro de extinción como resultado de la actividad humana, en lo que está siendo conocida como la sexta gran extinción masiva.

49.2 Amenazas actuales para las especies

- La expansión de las poblaciones humanas y la industrialización que la acompaña es una amenaza para muchas especies.
- Conexiones con Endogamia y flujo genético 18.8, Agotamiento de los acuíferos 47.6, Gases invernadero 47.8.

Pérdida, fragmentación y degradación de los hábitats

Cada especie requiere de un tipo particular de hábitat, y cualquier pérdida, degradación o fragmentación de ese hábitat reduce el tamaño de la población. Una **especie endémica**, que se encuentra confinada al área limitada en la cual surgió o evolucionó, tiene más probabilidades de extinguirse que una especie con una distribución más amplia.

Las especies con requerimientos de recursos muy específicos son particularmente vulnerables a las alteraciones del hábitat. Por ejemplo, los pandas gigantes (figura 49.5) son endémicos en los bosques de bambú de China y se alimentan principalmente de esta planta. A medida que se elevaba la población humana de China, el bambú era cortado para ser utilizado como material de construcción y los bosques eliminados para construir granjas. A medida que desaparecían los bosques de bambú, también lo hacían los pandas. Su número, el cual pudo haber sido alguna vez hasta de 100,000, disminuyó hasta aproximadamente 1,000 en estado salvaje.

Además de la pérdida de los hábitats, los pandas son afectados por la fragmentación de su hábitat; el hábitat adecuado para el panda se encuentra ahora limitado a parcelas separadas cerca de las cimas de las montañas. Debido a esta fragmentación, los pandas que enfrentan condiciones adversas en un área no pueden moverse a un nuevo sitio. La fragmentación también obstaculiza la dispersión de las hembras jóvenes. Esto disminuye el flujo génico, lo que divide a la población en unidades más pequeñas. El pequeño tamaño del grupo fomenta la endogamia y reduce la diversidad genética de la especie como un todo. Los esfuerzos actuales para salvar a los pandas gigantes incluyen la protección de los hábitats existentes, y la creación de corredores entre hábitats para conectar a los que se mantienen aislados, así como programas de reproducción en cautiverio.

En Estados Unidos, las pérdidas del hábitat afectan a casi todas las más de 700 especies de angiospermas amenazadas o en peligro de extinción. Por ejemplo, la conversión de las praderas en granjas y unidades habitacionales ha puesto en la lista federal de especies amenazadas tanto a las especies orientales como occidentales de las orquídeas del género *Platanthera* (figura 49.6a).

Los humanos también degradan los hábitats de manera menos directa. Por ejemplo, el manto acuífero Edwards, en Texas, se compone de formaciones subterráneas de piedra caliza llena de agua que suministran agua potable a la ciudad de San Antonio. Las excesivas extracciones de agua de este acuífero, junto con la contaminación del agua que lo recarga, ponen en peligro de extinción a las especies que viven en el acuífero, como la salamandra ciega de Texas (figura 49.6b). Los biólogos encuentran de interés a esta especie porque muestra los efectos evolutivos de muchas generaciones que vivieron en la oscuridad total.



Figura 49.5 El panda gigante (*Ailuropoda melanoleuca*), una de las especies en peligro de extinción mejor conocidas. La dieta del panda se compone casi por completo de bambú. La destrucción y la fragmentación de los bosques de bambú de China amenazan su supervivencia.

La lluvia ácida, los residuos de pesticidas, las fugas de fertilizantes y las emisiones de los gases invernadero también degradan los hábitats y contribuyen a la decadencia de las especies. En la introducción del capítulo explicamos cómo la desaparición prematura del hielo polar puede perjudicar a los osos polares. El reconocimiento de esta amenaza puede llevar a incluir a esta especie en la lista de especies en peligro de extinción.

Sobreexplotación y caza furtiva

Cuando los colonos europeos llegaron por primera vez a Norteamérica, encontraron de 3,000 a 5,000 millones de palomas migratorias. En el siglo XIX, la caza comercial provocó una disminución excesiva en el número de estas aves. La última vez que alguien vio a una paloma migratoria silvestre fue en 1900... y le disparó. La última ave en cautiverio murió en 1914.

Todavía estamos sobreexplotando a las especies. El colapso de la población del bacalao del Atlántico, descrita en la sección 45.6, es un ejemplo reciente. Como el otro, el abulón blanco fue el primer invertebrado marino anotado como especie en peligro de extinción en Estados Unidos. La explotación comercial de los abulones blancos se aceleró en los años 70. Hacia 1990, solamente quedaba el 1% de la población.

El biólogo Boris Worm estima que las poblaciones de cerca del 29% de peces e invertebrados marinos explotados comercialmente ya han colapsado; la captura anual de estas especies es ahora menor que el 10% del máximo registrado. Si las tendencias actuales continúan, todas las poblaciones de especies marinas que ahora explotamos para su venta comercial podrían desaparecer hacia el año 2050.

La caza furtiva, es decir, la explotación ilegal de las especies, es otra amenaza, especialmente en los países menos desarrollados. Las personas que tienen escasez de otras fuentes de proteínas, matarán y se comerán a los animales locales, a pesar de la prohibición impuesta para pro-



Figura 49.6 Dos especies norteamericanas bajo amenaza. (a) La destrucción del hábitat amenaza a la especie de orquídeas *Platanthera leucophaea*. (b) La disminución y la contaminación de los mantos acuíferos ha puesto en peligro de extinción a las salamandras ciegas de Texas, *Typhlomolge rathbuni*. Generaciones enteras viviendo en un acuífero oscuro, donde no hay selección en contra de las mutaciones que afectan el desarrollo ocular, han reducido los ojos de esta especie a diminutos puntos blancos.

tegerlos. Las especies en peligro de extinción también son asesinadas para obtener ganancias económicas. Es un triste comentario acerca de la naturaleza humana el hecho de que entre más rara sea una especie, mayor precio tendrá en el mercado negro. La globalización significa que las especies pueden ser vendidas al mejor postor en cualquier lugar del mundo. Por ejemplo, el cuerno de rinoceronte, proveniente de animales en peligro de extinción de África, termina como una medicina tradicional en Asia y como mangos de cuchillos en Yemen.

La introducción de especies

Los depredadores exóticos o especies introducidas (sección 46.9) son otra amenaza. Por ejemplo, las ratas que extendieron sus dominios al viajar de polizones en los barcos, ahora ponen en peligro a muchas especies que habitan en islas. Las ratas se comen los huevos y las crías de los nidos de las aves. También devoran otros pequeños animales tales como los caracoles. Los seres humanos también dispersaron sin querer a la culebra arbórea café, que es nativa de Samoa. La llegada de esta serpiente a Guam produjo la extinción de la mayoría de las aves endémicas de la isla y puso en peligro a las tres que restan.

Las especies exóticas a menudo compiten con las nativas. En el sureste de Estados Unidos, la introducción de plantas, como la kudzu (figura 49.22b) y la madreleña japonesa, cubren y amenazan las plantas nativas de crecimiento lento. En los arroyos de montaña de California, la competencia entre la trucha común o trucha marrón europea y la trucha oriental de río (introducidas ambas para pesca deportiva) ponen en peligro a la trucha dorada nativa de California.

Los agentes patógenos exóticos también provocan la desaparición de las especies. Por ejemplo, la malaria o paludismo aviar era desconocida en Hawái hasta que fue llevada a las islas con la introducción de aves, y dispersada mediante los mosquitos introducidos. La malaria aviar está

contribuyendo a la extinción de ciertos pinzones (aves descritas en la introducción al capítulo 19).

Efectos de interacción

Con frecuencia, una especie llega a estar en peligro debido a diversas amenazas. A menudo, la pérdida de una especie, pone en peligro a otra. Por ejemplo, el trébol *Trifolium stoloniferum* y el bison, que se alimentaba de él, alguna vez fueron muy comunes en el Medio Oeste estadounidense. Las plantas prosperaban en los bosques abiertos preferidos por los bisontes. Allí, la tierra era enriquecida con los excrementos de estos robustos herbívoros y periódicamente era removida por sus pezuñas. Los bisontes ayudaban a dispersar las semillas del trébol, las cuales sobrevivían el paso a través de los intestinos del animal. Cuando el bison fue cazado hasta llevarlo casi a la extinción, las poblaciones del trébol disminuyeron. Ahora que se encuentra en la lista de especies en peligro de extinción, el trébol está amenazado además por la conversión de su hábitat para el uso humano, la competencia proveniente de las plantas introducidas y los ataques de los agentes patógenos e insectos que también han sido introducidos.

Para repasar en casa

¿Cómo las actividades humanas ponen en peligro a las especies existentes?

- Las especies empiezan a disminuir cuando los humanos destruyen o fragmentan su hábitat natural al transformarlo para el uso humano, o lo degradan mediante la contaminación, o acaban con un recurso esencial.
- Los humanos también causan directamente la disminución de las especies al sobreexplotarlas y mediante la caza furtiva.
- El tráfico y el comercio global puede introducir especies exóticas que perjudiquen a las nativas.
- La mayoría de las especies en peligro de extinción son afectadas por múltiples amenazas.

49.3 Las pérdidas desconocidas

■ Apenas hemos comenzado a evaluar las amenazas para muchos grupos de especies, en especial las microbianas.

Las listas de especies en peligro se han enfocado históricamente en los vertebrados. Los biólogos apenas han comenzado a evaluar las amenazas que existen sobre invertebrados y plantas. Nuestro impacto sobre los protistas y los hongos es desconocido, y la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión para la Conservación del Mundo (*World Conservation Union IUCN Red List of Threatened Species*) (tabla 49.1) ni siquiera toma en cuenta a las procariontes.

En un artículo de 2006, el microbiólogo Tom Curtis hizo una petición para aumentar la investigación sobre la ecología microbiana y su diversidad. Argumentó que hemos comenzado apenas a comprender el enorme número de especies microbianas y a entender su importancia.

Curtis concluyó: "No me disculpo por poner a los microorganismos en un pedestal por encima de todos los demás seres vivos. Si la última ballena azul se asfixiara hasta morir con el último panda, sería algo desastroso pero no sería el fin del mundo. Pero si accidentalmente envenenáramos las últimas dos especies de oxidantes de amoníaco, eso sería otra cuestión. Podría ocurrir ahora mismo y nunca nos enteraríamos...". Las bacterias oxidantes de amoníaco son esenciales porque crean nitrógeno disponible para las plantas.

Tabla 49.1 Lista de especies amenazadas a nivel mundial (2007)*

	Especies descritas	Evaluadas por amenazas	Amenazadas
Vertebrados			
Mamíferos	5,416	4,863	1,094
Aves	9,956	9,956	1,217
Reptiles	8,240	1,385	422
Anfibios	6,199	5,915	1,808
Peces	30,000	3,119	1,201
Invertebrados			
Insectos	959,000	1,255	623
Moluscos	81,000	2,212	978
Crustáceos	40,000	553	460
Corales	2,175	13	5
Otros	130,200	83	42
Plantas terrestres			
Musgos	15,000	92	79
Helechos	13,025	211	139
Gimnospermas	980	909	321
Angiospermas	258,650	10,771	7,899
Protistas			
Algas verdes	3,715	2	0
Algas rojas	5,956	58	9
Algas café	2,849	15	6
Fungi			
Líquenes	10,000	2	2
Hongos	16,000	1	1

* IUCN-WCU Red List, disponible en línea en www.iucnredlist.org

49.4 Evaluación de la biodiversidad

■ Los biólogos conservacionistas están muy ocupados examinando y buscando formas para proteger la biodiversidad existente en el mundo.

■ Enlaces con Líquenes y contaminación 18.4, Oomycota 22.8.

Biología de la conservación

Los biólogos reconocen tres niveles de **biodiversidad**: diversidad genética, diversidad de las especies y diversidad del ecosistema. La tasa o velocidad de disminución de la biodiversidad se está acelerando en los tres niveles. La biología de la conservación se ocupa de estudiar estas disminuciones o decadencias. Los objetivos de este relativamente nuevo campo de la biología son: 1) Examinar la magnitud de la biodiversidad, 2) Investigar los orígenes evolutivos y ecológicos de la biodiversidad, y 3) Encontrar maneras para mantener y utilizar la biodiversidad de forma que beneficie a las poblaciones humanas. La meta es conservar tanta biodiversidad como sea posible utilizándola de manera sustentable.

Monitoreo de especies indicadoras

El daño y la pérdida de los hábitats pueden afectar especies diferentes de maneras distintas. Una **especie indicadora** es aquella que alerta a los biólogos acerca de la degradación del hábitat y la pérdida inminente de diversidad cuando sus poblaciones disminuyen. Como un ejemplo, los biólogos pueden evaluar la salud de un arroyo monitoreando algunos peces e invertebrados. Una disminución en la población de truchas puede ser una señal inicial de la existencia de problemas en un hábitat de agua dulce, porque las truchas no toleran los contaminantes o los niveles bajos de oxígeno.

Los líquenes funcionan como indicadores de la calidad del hábitat en tierra. Debido a que los líquenes absorben iones minerales del polvo en el aire, son afectados por la contaminación del aire. Los líquenes absorben metales tóxicos tales como mercurio y plomo, y no pueden librarse de ellos. La sección 18.4 describe cómo, con la llegada de la revolución industrial, la disminución de los líquenes en los bosques de Inglaterra seleccionó un patrón de coloración particular entre las polillas de los bosques.

Identificación de las regiones en riesgo

Con tantas especies en riesgo, los biólogos conservacionistas están trabajando para identificar los **puntos calientes o críticos** (*hot spots*), o sea los hábitats que son ricos en especies endémicas y que se encuentran bajo gran amenaza. La idea es que una vez identificados estos puntos calientes puedan adquirir prioridad en los esfuerzos para la conservación de la vida silvestre en todo el mundo.

La identificación de un punto caliente involucra la creación de un inventario de los organismos en un área limitada, tal como un valle aislado. Los cuadrantes de muestreo, así como los estudios de especímenes capturados, marcados y recapturados identifican las especies presentes en el área, y permiten hacer una estimación del tamaño poblacional (sección 45.2). La introducción al capítulo 1 destaca un sondeo exploratorio realizado en Nueva Guinea.

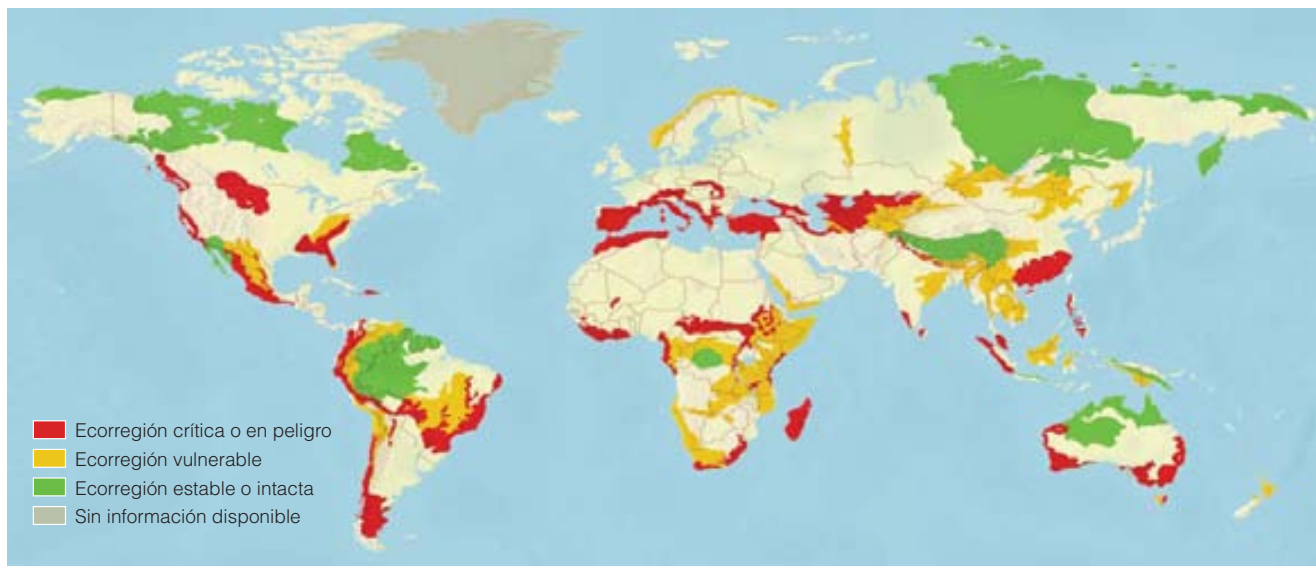


Figura 49.7 Ubicación y estado de conservación actual de las ecorregiones terrestres consideradas más importantes por el World Wildlife Fund (Fondo Mundial de la Vida Silvestre).

En una escala más amplia, los biólogos conservacionistas definen las **ecorregiones**, que son regiones terrestres o acuáticas caracterizadas por el clima, la geografía y las especies que se encuentran dentro de ellas. El sistema de ecorregiones más ampliamente utilizado fue desarrollado por científicos conservacionistas del *World Wildlife Fund*. Estos científicos definieron 867 ecorregiones terrestres características. La figura 49.7 muestra las ubicaciones y el estatus de conservación de las ecorregiones que son consideradas la principal prioridad para los esfuerzos de conservación.

El objetivo de dar prioridad a las ecorregiones es salvar a las especies representativas de todos los biomas existentes de la Tierra. Al enfocarse en los puntos calientes y las ecorregiones críticas, más que en las especies individuales en peligro de extinción, los científicos esperan mantener los procesos del ecosistema que sostienen la diversidad biológica de forma natural.

La tabla 49.2 enumera las ecorregiones, críticas o en peligro de extinción, localizadas de manera parcial o completamente en Estados Unidos. Cada una contiene un gran número de especies endémicas y se encuentra bajo amenaza. Como un ejemplo, el bosque de Klamath-Siskiyou, ubicado en el suroeste de Oregón y el noroeste de California es hogar de muchas coníferas poco comunes. La tala de árboles es la principal amenaza en esta región. Sin embargo, un agente patógeno de las coníferas recién introducido, *Phytophthora lateralis*, también es motivo de preocupación. Es un pariente del protista que provoca la muerte súbita del roble (sección 22.8). Dos aves en peligro de extinción, el búho manchado del norte y el mérgulo marmoleado, anidan en las partes de crecimiento más antiguas del bosque. El salmón coho o salmón plateado, que está en peligro de extinción, se reproduce en los arroyos que atraviesan el bosque.

Tabla 49.2 Ecorregiones críticas o en peligro de los Estados Unidos

Ecorregión	Área (km ²)	Amenazas principales
Praderas del norte	700,000	Conversión a zonas de pastoreo o granjas; desarrollos petrolíferos y de gas
Bosque de coníferas Klamath-Siskiyou	50,300	Tala de árboles, enfermedades exóticas de raíz provocadas por la construcción de caminos
Bosque tropical perennifolio templado del Pacífico	295,000	Tala de árboles
Bosques de pinos-encino de la Sierra Madre	289,000	Sobrepastoreo, tala de árboles, uso excesivo para recreación
Bosques secos chaparrales de California	121,000	Establecimiento de especies exóticas, sobrepastoreo, prevención de incendios
Bosque de coníferas de Nevada	53,000	Tala de árboles, expansión de la mancha urbana
Bosques de coníferas y de hoja ancha del suroeste	585,000	Tala de árboles, prevención de incendios, expansión de la mancha urbana

Para repasar en casa

¿Cómo los biólogos conservacionistas ayudan a proteger la biodiversidad?

- Los biólogos conservacionistas evalúan la riqueza de las especies de la Tierra y crean sistemas para dar prioridades a los esfuerzos de conservación.
- Los puntos críticos o "puntos calientes" son áreas que incluyen muchas especies endémicas y enfrentan un alto grado de amenazas. Las ecorregiones son áreas más grandes caracterizadas por factores físicos y composición de especies.

49.5 Efectos del desarrollo y el consumo

■ A medida que el número de las poblaciones humanas aumenta, sus necesidades de energía y otros recursos hace presión sobre las especies nativas.

■ Conexiones con Lluvia ácida 47.9, Uso de recursos 45.9, Combustibles fósiles 23.5.

Efectos del desarrollo urbano y suburbano

Cuando las casas, las fábricas y los centros comerciales reemplazan los hábitats sin disturbio, la biodiversidad disminuye. En todo el mundo, las personas continúan emigrando desde las áreas rurales hacia las ciudades a un paso acelerado (figura 49.8).

En Estados Unidos, la expansión de las áreas urbanas y suburbanas es un factor que influye en la disminución de muchas especies. La grulla de Florida se encuentra amenazada en este estado y está siendo presionada por el crecimiento de la ciudad de Orlando. En Nevada, una pequeña población de ranas leopardo, que alguna vez se pensó que estaban extintas, se encuentra apenas aguantando en el condado de Clark, de rápido crecimiento. Otro anfibio en peligro de extinción, el sapo, de Houston, ahora sobrevive solamente entre las crecientes ciudades de Austin y Houston. Al norte de California, los nuevos desarrollos habitacionales cerca de San Francisco pueden perjudicar a la mariposa Misionera Azul.

La proximidad a las áreas de desarrollo humano afecta a diferentes especies de maneras distintas. Las plantas exóticas introducidas en los hermosos jardines suburbanos pueden liberar semillas que lleguen a establecerse en las áreas silvestres y compitan con las especies nativas, tales como los chaparrales de California. Los perros y gatos que vagan sin restricciones pueden matar animales salvajes o

modificar sus comportamientos de manera que interfieran con su reproducción. Los caminos interrumpen y restringen el movimiento de los animales terrestres y obstaculizan así el flujo genético. La iluminación nocturna también tiene impactos negativos. Por ejemplo, el alumbrado eléctrico de las ciudades puede desorientar a las tortugas marinas (que también se encuentran en peligro de extinción), cuando intentan tomar su camino de regreso al mar. Las aves migratorias que vuelan de noche y que utilizan la luz para navegar tienden a chocar con edificios altos y bien iluminados.

Efectos del consumo de recursos

El estilo de vida de las personas de las naciones industrializadas requiere de grandes cantidades de recursos, y la extracción y entrega de estos recursos afecta la biodiversidad. En Estados Unidos, el tamaño de la familia promedio ha disminuido desde los años 50, pero el tamaño promedio de las casas se ha duplicado. Los hogares más grandes requieren mayor cantidad de madera para ser construidas y amuebladas, lo cual fomenta la tala de árboles. Los hogares grandes también requieren de más energía para ser calentados y enfriados.

La mayor parte de la energía utilizada en los países desarrollados proviene de combustibles fósiles, como el petróleo, el gas natural y el carbón (figura 49.9). Tú ya sabes que el uso de estos combustibles no renovables contribuye al calentamiento global y a la lluvia ácida. Además, la extracción y el transporte de estos combustibles tienen impactos negativos. El petróleo daña a muchas especies cuando se escapa de las tuberías o de los buques que lo transportan. La explotación de minas de carbón degrada el área inmediata y con frecuencia reduce la calidad del agua de los arroyos cercanos. Por ejemplo, la producción de las



Figura 49.8 Las ciudades desplazan a las especies silvestres y requieren de inmensas cantidades de recursos. En el 2008, por primera vez, la mayoría de la población humana se convirtió en habitantes de las ciudades.

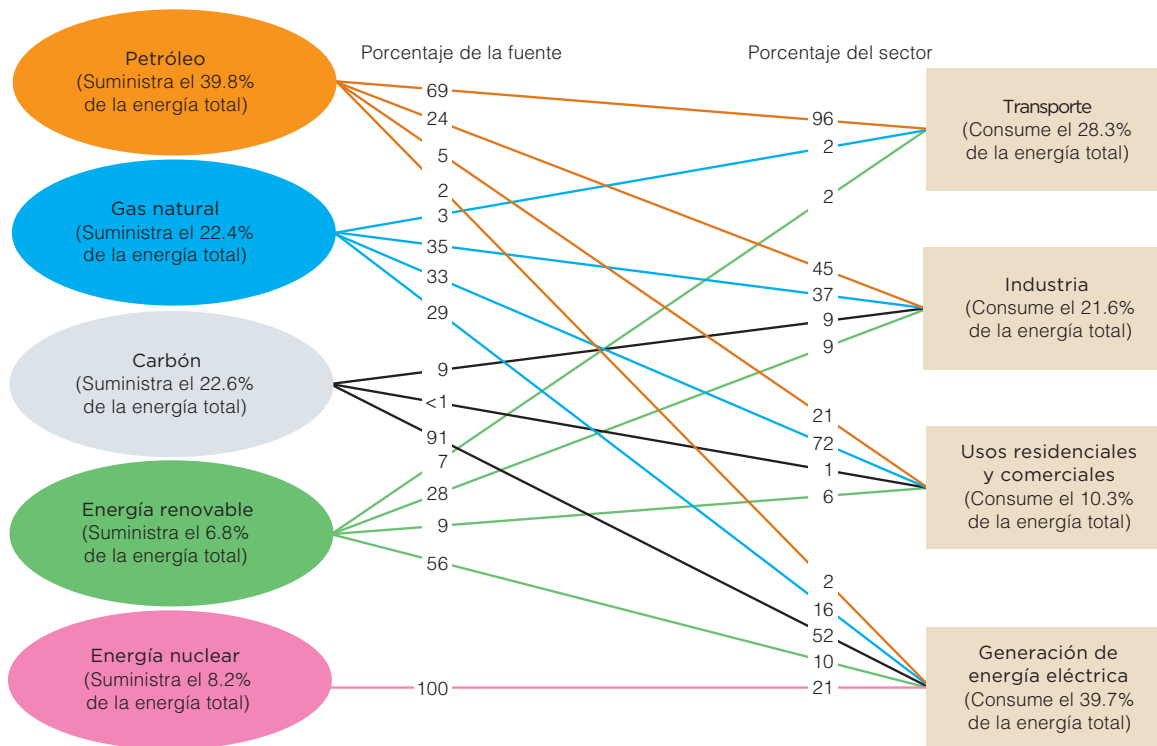


Figura 49.9 Consumo de energía en Estados Unidos en el 2006 esquematizado por la fuente de donde proviene y el sector que la utiliza. Por ejemplo, el 69% del petróleo utilizado en Estados Unidos se destina al transporte, mientras que el petróleo suministra el 96% de las necesidades de energía del sector de transportes.

Investiga: ¿Qué porcentaje del carbón empleado en Estados Unidos se destina a generar electricidad? ¿Qué porcentaje de la potencia eléctrica del país se deriva del carbón?

Respuesta: 91%, 52%

minas de cobre en Tennessee está envenenando los mejillones en peligro de extinción de agua dulce que viven en las aguas río abajo de las minas.

Incluso las fuentes de energía renovable pueden provocar problemas. Como un ejemplo, las presas en los ríos del noroeste del Pacífico generan energía hidroeléctrica renovable. Sin embargo, las presas también evitan que el salmón (también en peligro de extinción) regrese a los ríos para reproducirse. A medida que estas poblaciones de salmón han ido disminuyendo, también lo han hecho las de ballenas asesinas (orcas) (en peligro de extinción) que se alimentan de los salmones adultos en el océano. Tales efectos no son exactamente lo que las personas tienen en mente cuando piensan acerca de “energía verde” o “ecológica”.

La realidad es que toda la energía que se produce comercialmente tiene alguna clase de impacto ambiental negativo. La mejor manera de minimizar ese impacto es usando menos energía.

La extracción y el transporte de materiales que mantienen las economías de los países desarrollados también tienen costos ambientales. El petróleo no solamente se utiliza como un combustible, sino que también es una materia prima para la fabricación de plásticos, un tema al que regresaremos más adelante en este capítulo. Las minas a cielo abierto extraen minerales esenciales, tales como el cobre (que utilizamos en las computadoras y otros productos electrónicos), y el manganeso (empleado para fabricar

acero para edificios, automóviles y aparatos diversos). La minería a cielo abierto despoja a un área de su vegetación y tierra, para crear una zona de muerte ecológica. Provoca que haya polvo en el aire, crea montañas de desechos rocosos y, en ocasiones, contamina las fuentes de aguas cercanas.

¿De dónde provienen las materias primas de los productos manufacturados que compramos? Con la globalización, es difícil saberlo. Las minas de las naciones en vías de desarrollo funcionan bajo regulaciones que, por lo general, son menos estrictas que las correspondientes en Estados Unidos o son aplicadas con menos rigor, de modo que su impacto ambiental es aún mayor.

Para repasar en casa

¿Cómo el desarrollo y el uso de recursos afectan a la biodiversidad?

- El crecimiento de las ciudades y los suburbios tiene un impacto negativo sobre la biodiversidad. Las áreas urbanas desplazan a las especies silvestres y también las perjudican de manera indirecta, al introducir plantas competidoras o provocar contaminación lumínica.
- Los procesos de extracción o captura de energías, tanto renovables como no renovables, pueden destruir o degradar el hábitat.
- La obtención de las materias primas utilizadas en productos de consumo con frecuencia involucran la degradación del medio ambiente, lo que puede reducir la biodiversidad.

49.6 La amenaza de la desertificación

■ Las actividades humanas tienen el potencial no solamente para perjudicar a especies individuales, sino también para transformar biomas enteros.

■ Conexiones con Erosión de la tierra 29.1, Transpiración 29.3.

A medida que crece la población humana, un mayor número de personas son forzadas a cultivar en áreas que son poco adecuadas para la agricultura. Otras permiten que el ganado sobreexplota los pastizales. El resultado es la **desertificación**, una conversión de los pastizales o bosques a condiciones casi desérticas.

Los desiertos se expanden y contraen naturalmente con el tiempo a medida que varían las condiciones climáticas (sección 26.15). Sin embargo, las prácticas agrícolas deficientes pueden fomentar la erosión de la tierra, lo que en ocasiones conduce al rápido cambio de los pastizales o bosques a un desierto.

Por ejemplo, a mediados de los años 30, grandes porciones de las praderas ubicadas al sur de las Grandes Planicies de América (*Great Plains*) fueron aradas con el objetivo de que fueran utilizadas para el cultivo de plantas. Este proceso de arado expuso la capa superficial del suelo de los pastizales a la fuerza de los vientos constantes de la región. Al juntarse una sequía, el resultado fue un desastre económico y ecológico. Los vientos levantaron más de mil millones de toneladas de tierra fértil y en la medida en que las nubes de polvo oscurecían el cielo, convirtieron la región en lo que llegó a ser conocido como el “Tazón de polvo” (*Dust Bowl*) (figura 49.10). Toneladas de tierra cayeron al suelo firme en sitios tan lejanos como la ciudad de Nueva York y Washington, D.C.

La desertificación ahora amenaza grandes áreas. En África, el desierto del Sahara se está expandiendo hacia el sur, hacia la región de Sahel. La sobreexplotación del pas-

toreo en esta región despoja a los pastizales de su vegetación y permite que los vientos erosionen la tierra. Los vientos llevan la tierra hacia arriba y hacia el oeste. Las partículas de tierra llegan a lugares tan lejanos como el sur de Estados Unidos y el Caribe (figura 49.11). Como se describió en la introducción al capítulo 24, los agentes patógenos que viajan en las partículas de polvo son una amenaza para los corales del Caribe.

En el noroeste de China, el desierto de Gobi se ha extendido de tal manera que, de forma periódica, grandes nubes de polvo cubren los cielos de Beijing, debido al arado exagerado de la tierra y al pastoreo excesivo. Los vientos también conducen parte de este polvo a través del Océano Pacífico hacia Estados Unidos. En un esfuerzo por detener al desierto, China ahora ha plantado miles de millones de árboles para formar una “muralla verde”.

La sequía fomenta la desertificación, que produce más sequía en un ciclo de retroalimentación positiva. Las plantas no pueden prosperar en una región donde la capa superficial de la tierra se ha arrasado. Con menos transpiración (sección 29.3), menor cantidad de agua llega a la atmósfera y se produce un descenso de la precipitación pluvial local.

La mejor manera de evitar la desertificación es impidiendo que haya granjas en áreas sujetas a fuertes vientos y sequías periódicas. Si estas áreas deben ser utilizadas, se pueden emplear métodos que no perturben de manera repetida la tierra para minimizar el riesgo de desertificación.

Para repasar en casa

¿Qué es la desertificación?

■ La desertificación convierte praderas, pastizales y bosques productivos en una región desértica de poco crecimiento.



Figura 49.10 Una nube de polvo gigante está a punto de descender sobre una granja en Kansas, Estados Unidos, durante los años 30. Una gran parte de las Grandes Planicies del Sur fue conocida entonces como el Tazón del Polvo. Las sequías y las deficientes prácticas agrícolas permitieron que los vientos arrancaran toneladas de tierra de la superficie y las dispersaran por el aire.

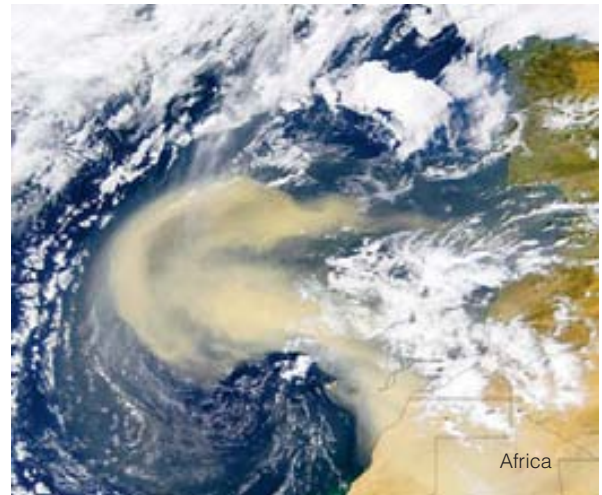


Figura 49.11 Tazón de polvo contemporáneo que se dispersa desde el desierto del Sahara en África hacia el Océano Atlántico. El área superficial del Sahara está aumentando de tamaño como resultado de una prolongada sequía, sobreexplotación por el pastoreo y el despojo de los bosques por los incendios.

49.7 El problema de la basura

- El reciclaje ahorra recursos limitados y también mantiene a la basura y los desechos peligrosos fuera de los hábitats donde pueden perjudicar.
- Conexiones con Aguas subterráneas y Mantos acuíferos 47.6.

Seis mil millones de personas utilizan y desechan un montón de cosas. ¿Hacia dónde van todos los desechos? A lo largo de la historia, el material no deseado sencillamente era sepultado bajo la tierra o sumergido en el mar. La basura estaba fuera de la vista y también fuera de nuestros pensamientos. Ahora sabemos que los químicos presentes en la basura enterrada pueden contaminar las aguas subterráneas y los mantos acuíferos. Los desechos sumergidos en los mares dañan la vida marina. Por ejemplo, las aves marinas comen fragmentos flotantes de plásticos y alimentan a sus polluelos, con resultados mortales (figura 49.12).

En 2006, Estados Unidos generó 251 millones de toneladas de basura, lo cual da un promedio de 2.1 kilogramos (4.6 libras) por persona al día. Aproximadamente una tercera parte de ese material era reciclado, pero hay mucho por hacer para mejorar. Dos terceras partes de las botellas de plástico suave y tres cuartas partes de las botellas de vidrio no eran recicladas. La basura no reciclada ahora es incinerada en hornos de altas temperaturas o colocada en tiraderos que son revestidos con material que minimiza el riesgo de contaminación de las aguas subterráneas. Legalmente, ningún desecho municipal sólido puede ser arrojado en el mar.

No obstante, los plásticos y otros desperdicios constantemente se introducen a nuestras aguas costeras. Contenedores y vasos de unicel de los restaurantes de comida rápida, bolsas y botellas de plástico y otros materiales desechados como basura terminan en los desagües después de las tormentas. De allí son conducidos hacia arroyos y ríos que pueden transportarlos hacia el mar. Una muestra de aguas marinas tomadas cerca de la desembocadura del río San Gabriel, en el sur de California, tenía 128 veces más plástico que plancton por peso.

Una vez en el océano, la basura puede perdurar durante un tiempo sorprendentemente largo. Los componentes de un pañal desechable durarán más de 100 años, al igual que un sedal para pescar. Una bolsa de plástico durará más de 50 años, mientras que un filtro de cigarrillo aproximadamente 10 años.

Para reducir el impacto de la basura plástica, elige objetos más duraderos en lugar de los desechables, y evita comprar plásticos cuando existan otras alternativas menos dañinas para el ambiente. Si utilizas plásticos, asegúrate de reciclarlos o deshacerte de ellos de manera apropiada.

Para repasar en casa

¿Cuáles son los efectos ecológicos de la basura?

- La basura, en especial los plásticos, a menudo terminan en los océanos donde perjudican a la vida marina.
- Tú puedes minimizar su impacto ambiental evitando el uso de artículos desechables y a través del reciclaje.



Figura 49.12 (a) Un polluelo de albatros muerto recientemente, disectado para revelar el contenido de sus intestinos. (b) Los científicos encontraron más de 300 pedazos de plástico dentro del ave. Uno de los fragmentos había perforado la pared de su intestino, lo que provocó su muerte. El polluelo era alimentado por sus padres con el material plástico, quienes lo habrían obtenido de la superficie del océano, al confundirlo con comida.

■ Administrar la biodiversidad puede sostener la riqueza biológica, al mismo tiempo que también proporciona oportunidades económicas.

■ Conexiones con Crecimiento de la población humana 45.7.

Consideraciones bioeconómicas

Todas las naciones disfrutan de tres formas de riqueza: material, cultural y biológica. Su riqueza biológica, o biodiversidad, puede ser una fuente de alimentos, medicinas y otros productos. Sin embargo, la protección de la riqueza biológica a menudo es una cuestión delicada. Incluso en países desarrollados, las personas a menudo se oponen a las protecciones ambientales porque temen que tales medidas tengan consecuencias económicas adversas. No obstante, el cuidado del medio ambiente puede tener beneficios económicos. Las personas pueden preservar su riqueza biológica y obtener ganancias de ella, al mismo tiempo. Examinaremos ahora algunas historias de éxito al respecto.

Uso sustentable de la riqueza biológica

Uso de la diversidad genética Un estudiante mexicano particularmente observador descubrió la *Zea diploperennis*, una especie de maíz silvestre que durante largo tiempo se creyó extinta. Había desaparecido en la mayor parte de su distribución geográfica, pero un vestigio de su población se aferraba a la vida en una región de 900 acres de terreno montañoso cerca de Jalisco. A diferencia del maíz domesticado, la *Z. diploperennis* es perenne y resistente a la mayoría de los virus. Las transferencias de genes de esta especie

silvestre a plantas de cultivo podría estimular la producción de maíz para la gente hambrienta en México y otras partes del mundo. En reconocimiento al valor potencial de la especie *Z. diploperennis*, el gobierno mexicano ha establecido su hábitat montano como una reserva biológica, la primera jamás creada para proteger a un pariente silvestre de una importante planta de cultivo.

Descubrimiento de químicos útiles Muchas especies crean compuestos químicos que podrían servir como medicinas u otros productos comerciales. La mayoría de los países en desarrollo no tienen laboratorios para examinar las especies en busca de productos potenciales, pero las grandes compañías farmacéuticas en otros países sí los tienen. El Instituto Nacional de Biodiversidad de Costa Rica recolecta e identifica las especies que parecen prometedoras, y envía los extractos de estas especies para sus análisis químicos. Si un producto de una de las especies llega al mercado, Costa Rica compartirá las ganancias, las cuales son destinadas a programas de conservación.

Ecoturismo Creando reservas con alta riqueza de especies y animando a los turistas a visitarlas, puede presentar beneficios tanto económicos como biológicos. Por ejemplo, durante los años 70, George Powell estudió las aves del Bosque de Niebla de Monteverde en Costa Rica. Este bosque estaba siendo despejado y desalojado rápidamente y Powell tuvo la idea de comprar parte del mismo para convertirlo en un santuario natural. Sus esfuerzos inspiraron a individuos y grupos conservacionistas para donar fondos y gran parte del bosque ahora se encuentra protegido como una reserva natural privada.

Figura 49.13 Tala de árboles por franjas. Esta práctica puede proteger la biodiversidad en la medida que permite la tala en las laderas de ambientes tropicales. Se tala un estrecho corredor que va en paralelo con el contorno del terreno. Se deja un camino para arrastrar y extraer los troncos. Después de algunos años, empiezan a crecer árboles jóvenes en el corredor. Entonces se tala otro corredor por arriba del que existía antes. Los nutrientes disueltos provenientes de la tierra expuesta corren hacia el primer corredor. Allí son aprovechados por los árboles jóvenes, que se benefician de todos los nutrientes que reciben y se desarrollan rápidamente. Posteriormente, se abre un tercer corredor por arriba del segundo, y así sucesivamente en un ciclo redituable de tala de árboles, que el hábitat sostiene a lo largo del tiempo.



Las plantas y animales de la reserva incluyen más de 100 especies de mamíferos, 400 especies de aves y 120 especies de anfibios y reptiles. La reserva es uno de los pocos hábitats que quedan para el jaguar, el ocelote, el puma y sus parientes.

Más de 50,000 turistas visitan ahora la reserva del Bosque de Niebla de Monteverde anualmente. El ecoturismo centrado en esta reserva proporciona empleos a las personas del lugar y tiene además otros efectos benéficos. Por ejemplo, una escuela sin fines de lucro ubicada dentro de la reserva ayuda a educar a los niños del área.

Tala sustentable Un bosque tropical produce madera para las necesidades locales y para su exportación a los países desarrollados. Sin embargo, a menudo aparece una grave erosión después de la tala de las pendientes arboladas. Gary Hartshorn concibió un método para minimizar la erosión. Como se explicó en la figura 49.13, la tala por franjas permite tener ciclos de tala. Esto produce beneficios económicos sustentables para los leñadores locales, mientras que minimiza los efectos de la erosión y maximiza la biodiversidad del bosque.

Ranchos responsables Los países desarrollados también están implementando prácticas de conservación que sostienen la riqueza biológica. Por ejemplo, las **zonas riparianas** son estrechos corredores de vegetación que se extienden a lo largo de un arroyo o un río. Son de gran importancia ecológica. Las plantas de una zona ripariana actúan como una línea de defensa en contra de las inundaciones al absorber agua durante las crecidas de primavera y las tormentas de verano. La sombra proyectada por una bóveda de arbustos y árboles altos en una zona ripariana ayuda a conservar el agua durante las sequías. Una zona ripariana proporciona comida, protección y sombra a la vida silvestre, particularmente en regiones áridas y semiáridas. En el oeste de Estados Unidos, del 67 al 75% de las especies endémicas pasan la totalidad o parte de sus ciclos de vida en zonas riparianas. Entre ellas se encuentran 136 clases de aves cantoras, algunas de las cuales solamente anidarán en plantas de una zona ripariana.

En un país de ranchos, el ganado tiende a congregarse en las cercanías de ríos y arroyos, los cuales son a menudo su única fuente de agua. Allí, los animales pisotean y comen hasta que las hierbas y los arbustos se acaban. Sólo bastan unas cuantas cabezas de ganado para destruir una zona ripariana. Exceptuando el 10 %, la totalidad de la vegetación ripariana de Arizona y Nuevo México ya se ha acabado, principalmente, dentro de los estómagos del ganado de pastoreo.

Para preservar la biodiversidad en las zonas riparianas, ahora el ganado de algunos ranchos se mantiene lejos de los ríos y toman agua de una fuente alternativa. La figura 49.14 muestra cómo el mantener al ganado alejado de una zona ripariana puede marcar la diferencia. Una vez que se excluye el ganado de estas zonas, la vegetación nativa vuelve a crecer rápidamente y se restablece la biodiversidad del hábitat.



Figura 49.14 Restauración de una zona ripariana. Las fotos muestran el río San Pedro, en el estado de Arizona, antes de llevar a cabo la restauración (foto superior) y después de dicha restauración (foto inferior).

Estos ejemplos muestran cómo podemos poner en uso nuestros conocimientos de los principios biológicos. La salud de nuestro planeta depende de nuestra habilidad para reconocer que los principios de flujo de energía y de limitación de recursos, los cuales gobiernan la supervivencia de todos los sistemas de vida, no cambian. Es nuestro imperativo biológico y cultural llegar a aceptar y reconciliarnos con estos principios, y preguntarnos a nosotros mismos lo siguiente: ¿cuál será nuestro efecto a largo plazo sobre el mundo de la vida?

Para repasar en casa

¿Cómo los humanos satisfacen sus necesidades y mantienen la biodiversidad?

- Cualquier nación tiene riqueza biológica que las personas tenderán a proteger si reconocen su valor.
- Las prácticas sustentables permiten que la gente se beneficie económicamente de los recursos biológicos sin llegar a destruirlos.

El calentamiento global está derritiendo el hielo del Ártico y abriendo el acceso a este continente, el cual estaba anteriormente protegido del desarrollo por la carencia de rutas de navegación. Ocho países, incluyendo Estados Unidos, Canadá y Rusia, controlan partes del Ártico y tienen derecho sobre su petróleo, gas y depósitos de minerales. Los conservacionistas temen que la explotación de estos recursos pondrá más presión sobre las especies árticas ya vulnerables a la extinción.

¿Por qué opción votarías?

¿Debería tener prioridad la conservación del Ártico por encima de la explotación de sus recursos? Consulta CengageNOW para más detalles y luego vota en línea.



Resumen

Sección 49.1 La tasa actual de pérdida de especies es lo suficientemente alta para pensar que una crisis de extinción está en camino. Después de otras extinciones masivas, han tenido que pasar millones de años para que la biodiversidad recupere su nivel anterior.

Las extinciones causadas por los seres humanos pueden haber comenzado cuando éstos llegaron por primera vez a América y Australia. Muchas extinciones más recientes fueron el resultado de la actividad humana. Las **especies en peligro de extinción** actualmente enfrentan un alto riesgo de desaparecer. Las **especies amenazadas** son aquellas que probablemente lleguen a estar en peligro de extinción en el futuro.

■ Utiliza la animación de CengageNOW para observar los patrones de extinción de diferentes taxa.

Sección 49.2 Las **especies endémicas**, que evolucionaron en un lugar y se encuentran presentes solamente en ese hábitat, son muy vulnerables a la extinción. Las especies con necesidades muy especializadas de recursos también son especialmente vulnerables.

Los seres humanos causan pérdida de hábitats, degradación de los hábitats y fragmentación de los mismos, todo lo cual puede poner en peligro de extinción a una especie. También los humanos reducen directamente las poblaciones de las especies y las ponen en peligro por sobreexplotación de recursos. La introducción de especies también provoca el declive de las especies nativas. En la mayoría de los casos, una especie llega a estar en peligro de extinción debido a múltiples factores. En ocasiones, la desaparición de una especie como resultado de las actividades humanas conduce al declive de otra.

Secciones 49.3, 49.4 Nuestro conocimiento de las especies existentes es limitado y parcial con respecto a los vertebrados. Conocemos poco acerca de la abundancia y diversidad de las especies microbianas que llevan a cabo procesos esenciales del ecosistema.

Reconocemos tres niveles de **biodiversidad**: diversidad genética, diversidad de especies y diversidad de ecosistemas. Todos están amenazados. El campo de la biología de la conservación investiga la magnitud de la biodiversidad, averigua sus orígenes e identifica las formas de mantenerla y utilizarla en maneras que beneficien a las poblaciones humanas.

Una **especie indicadora** es aquella que es especialmente sensible al cambio ambiental y puede ser monitoreada para determinar la salud de un ecosistema.

Dado que los recursos están limitados, los biólogos intentan identificar **puntos críticos** o "**puntos calientes**", regiones ricas en especies endémicas que se encuentran bajo un nivel alto de amenaza. Los biólogos también identifican las **ecorregiones**, que son áreas más grandes caracterizadas por sus rasgos físicos además de las especies que se encuentran en ellas.

Los biólogos dan prioridad a las ecorregiones, con el objetivo de identificar aquellas cuya conservación asegurará que

una muestra representativa de todas las biomas actuales de la Tierra permanezcan intactas. Estados Unidos posee una parte o la totalidad de varias ecorregiones que son consideradas críticas o en peligro por las organizaciones conservacionistas internacionales.

Sección 49.5 El crecimiento de las ciudades y los suburbios desplaza a las especies silvestres. La proximidad con los humanos también puede poner presión sobre algunas especies, ya sea por los efectos de competidores o depredadores introducidos, o por los efectos dañinos de la iluminación nocturna.

La gente de los países desarrollados contribuye a la extinción de las especies con sus patrones de consumo de recursos. El uso de grandes cantidades de combustibles fósiles contribuye al calentamiento global y también tiene otros efectos adversos sobre el medio ambiente. Las fuentes de energía renovables también pueden degradar los hábitats. La extracción de combustibles y recursos minerales requiere de minería y otros procesos que contaminan y hacen de otras maneras inadecuadas a los hábitats para los organismos nativos.

Sección 49.6 La **desertificación** es la conversión de pastizales o bosques en zonas desérticas. En los años 30, una sequía y las prácticas agrícolas deficientes provocaron la desertificación de una parte de las Grandes Planicies, lo que llegó a ser conocido como el Tazón del Polvo (*Dust Bowl*).

La desertificación es actualmente un problema en China y África. Algunos efectos de desertificación se están sintiendo lejos del sitio del problema debido a que los vientos pueden levantar la tierra y llevarla a largas distancias.

Sección 49.7 La producción de grandes cantidades de basura es otra amenaza a la biodiversidad. Los plásticos que llegan a los océanos son particularmente dañinos y persistentes.

Sección 49.8 Todas las naciones tienen riqueza biológica. También tienen especies únicas que son de valor para los seres humanos. Las personas tienden a preservar la riqueza biológica cuando reconocen y se benefician económicamente de su existencia.

La preservación de ciertas áreas y su utilización para el ecoturismo puede beneficiar a las personas del lugar al mismo tiempo que se protegen las especies en peligro de extinción.

Los recursos también pueden ser explotados de manera sustentable, como en el caso de la tala en franjas de los bosques tropicales, en las pendientes montañosas. Este método que minimiza la erosión asegura que siempre habrá una cubierta arbolada.

Las naciones desarrolladas también se benefician mediante el uso de su riqueza biológica de una manera sustentable. Por ejemplo, el pastoreo de ganado puede tener efectos adversos sobre las zonas riparianas, las cuales son áreas de gran diversidad de especies en los bordes de los ríos. Los rancheros responsables excluyen al ganado de las zonas riparianas para mantener la biodiversidad.

Ejercicio de análisis de datos

Los vientos acarrear contaminantes químicos producidos y liberados en latitudes templadas hacia el Ártico, donde estas sustancias se introducen en las redes tróficas. Mediante el proceso de magnificación biológica (sección 47. 4), los carnívoros en lo alto de la cadena de las redes tróficas del Ártico (tales como los osos polares y las personas) terminan con altas dosis de estos químicos. Por ejemplo, los indígenas del Ártico que consuman gran cantidad de animales silvestres locales tienden a tener niveles inusualmente altos de bifenoles policlorados, o PCBs (por sus siglas en inglés), en sus cuerpos. El Programa de Evaluación y Monitoreo Ártico (*Arctic Monitoring and Assessment Programme*) estudia los efectos de estos químicos sobre la salud y la reproducción. La figura 49.15 muestra el efecto de los PCBs sobre la proporción de sexos (proporción entre hombres y mujeres) al nacimiento en las poblaciones indígenas pertenecientes al Ártico ruso.

1. ¿Cuál sexo fue el más común en la descendencia de las mujeres con menos de un microgramo por mililitro de PCB en suero?
2. ¿En qué concentraciones de PCB las mujeres tuvieron más probabilidades de tener hijas?
3. En algunos pueblos de Groenlandia, casi todos los recién nacidos recientes son del sexo femenino. ¿Esperarías que los niveles de PCB en estos pueblos estuvieran por arriba o por debajo de los cuatro microgramos por mililitro?

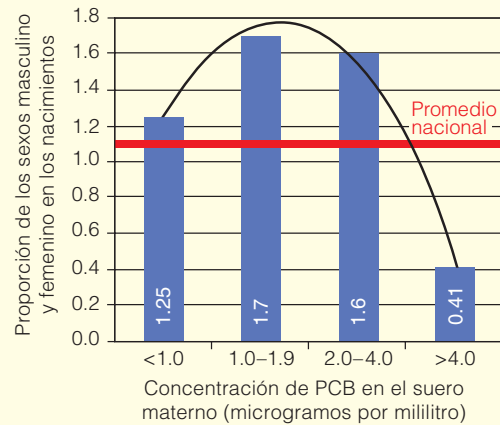


Figura 49.15 Efecto de la concentración de PCB en las madres, sobre la proporción de sexos de los recién nacidos en las poblaciones indígenas del Ártico ruso. La línea roja indica la proporción promedio de los sexos para los nacimientos en Rusia: 1.06 niños por cada niña.

Autoevaluación *Respuestas en el apéndice III*

1. Cierto o falso. La mayoría de las especies que han evolucionado ya se han extinto.
2. Los dodos fueron llevados a la extinción _____.
 - a. cuando los humanos llegaron a América del Norte
 - b. por sobreexplotación e introducción de especies
 - c. como resultado del calentamiento global
 - d. a y b
3. Una especie _____ tiene unos niveles de población tan bajos que se encuentra en un gran riesgo de extinción en un futuro cercano.
 - a. endémica
 - b. en peligro de extinción
 - c. indicadora
 - d. exótica
4. El flujo génico entre las poblaciones está obstaculizado por _____.
 - a. la fragmentación de su hábitat
 - b. las introducciones de especies
 - c. la caza furtiva
 - d. todas las anteriores
5. _____, nativos de los Estados Unidos, ahora han sido llevados a la extinción.
 - a. Los dodos
 - b. Las palomas migratorias
 - c. Los pandas
 - d. Los bisontes
6. ¿Cuál de éstos tiene la mayor representación entre las especies en peligro de extinción conocidas?
 - a. bacterias
 - b. hongos
 - c. vertebrados
 - d. invertebrados
7. Una especie _____ puede ser monitoreada para determinar la salud de su medio ambiente.
 - a. endémica
 - b. en peligro
 - c. indicadora
 - d. exótica
8. Un (a) _____ es un área que los biólogos conservacionistas consideran de alta prioridad para la preservación.
 - a. punto caliente
 - b. ecorregión
 - c. bioma
 - d. provincia biogeográfica
9. Cierto o falso. La luz artificial perjudica a algunas especies.
10. Las presas construidas para proporcionar energía hidroeléctrica renovable puede provocar un declive en las poblaciones de _____.
 - a. salmón
 - b. orcas
 - c. tortugas marinas
 - d. a y b
11. En Estados Unidos la mayoría de los plásticos se introduce a los océanos por medio de _____.
 - a. los desperdicios
 - b. los lancheros sin precaución
 - c. las perforaciones cerca de las costas
 - d. a y b
12. Relaciona cada término a la izquierda con sus descripciones.

_____ zona ripariana	a. Evoluciona y se encuentra en una sola área
_____ punto caliente	b. Causa de algunas tormentas de polvo o arena
_____ especie endémica	c. La gente del lugar se beneficia de los visitantes
_____ especie indicadora	d. Muchas especies, bajo amenaza
_____ desertificación	e. Menos erosión, bosque sustentable
_____ ecoturismo	f. Área rica en especies cerca de un río
_____ tala en franjas	g. Muy sensible a cambios
_____ biología de la conservación	h. Evalúa y busca maneras de preservar la biodiversidad

■ Visita [CengageNOW](#) para preguntas adicionales.

Pensamiento Crítico

1. Muchos biólogos piensan que el cambio en el clima global resultante de las emisiones de gases invernadero es la única amenaza mayor para la biodiversidad existente. Enumera algunos efectos negativos que el cambio climático podría tener sobre las especies nativas en tu área.
2. En una comunidad costera en Nueva Jersey, el U.S. Fish and Wildlife Service sugirió eliminar a los gatos “salvajes” (gatos domésticos que viven de manera silvestre) a fin de proteger algunas aves silvestres en peligro de extinción (los chorlitos) que anidaban en las playas de la comunidad. Muchos residentes se enfurecieron con la propuesta, argumentando que los gatos tienen tanto derecho a existir como las aves. ¿Estás de acuerdo?

Apéndice I. Sistema de clasificación

Este esquema de clasificación revisado está compuesto por otros esquemas utilizados por microbiólogos, botánicos y zoólogos. Los principales grupos más o menos concuerdan. Sin embargo, no siempre hay un acuerdo sobre cómo nombrar a cada grupo específico o en qué nivel debe quedar ubicado dentro de la jerarquía general. Hay varios motivos por los cuales ha sido imposible llegar a un consenso general hasta el momento.

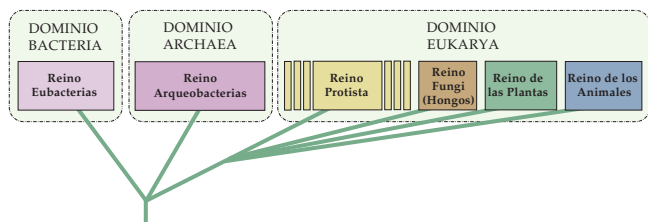
En primer lugar, el registro fósil varía respecto a qué tan completo es y a su calidad. Como resultado, la relación filogenética de un grupo con otro en ocasiones queda sujeta a interpretaciones. En la actualidad, los estudios comparativos a nivel molecular permiten fincar las bases, pero el trabajo aún no termina. Además, las comparaciones moleculares no siempre proporcionan respuestas definitivas a las preguntas acerca de la filogenia. Las comparaciones basadas en un conjunto de genes pueden entrar en conflicto con las moleculares al comparar una parte diferente del genoma. O las comparaciones con un miembro de un grupo pueden entrar en conflicto con comparaciones basadas en otros miembros del grupo.

Segundo, desde la era de Linneo, los sistemas de clasificación se han basado en las semejanzas y diferencias morfológicas que se perciben entre los organismos. Aunque en la actualidad algunas interpretaciones originales se encuentran en cuestionamiento, estamos tan acostumbrados a pensar en los organismos de tal modo, que su reclasificación a menudo procede con lentitud.

Citemos algunos ejemplos: tradicionalmente las aves y los reptiles se agrupaban en clases distintas (Reptiles y Aves); sin embargo, hay argumentos que obligan a agrupar a los lagartos y a las serpientes en una clase y a los cocodrilianos, dinosaurios y aves en otra distinta. Algunos biólogos aceptan el sistema de seis reinos (arqueobacterias, eubacterias, protistas, plantas, hongos y animales). Aunque otros se inclinan por un sistema de clasificación de tres dominios. Las arqueobacterias, las eubacterias y los eucariontes (llamados también Archaea, Bacteria y Eukarya) son sus grupos principales.

Tercero, los investigadores en microbiología, micología, botánica, zoología y otros campos heredaron un extenso legado bibliográfico basado en sistemas de clasificación que se han desarrollado con el transcurso del tiempo en cada campo de investigación, y muchos de ellos simplemente no desean dejar de usar la terminología establecida que les permite tener acceso al pasado.

Por ejemplo, botánicos y microbiólogos a menudo emplean *divisiones*, mientras que los zoólogos utilizan los *phyla* para los géneros taxonómicos que en la actualidad equivalen a jerarquías de clasificación.



¿Por qué molestarse con esquemas de clasificación si sabemos que solamente reflejan de manera imperfecta la historia evolutiva de la vida? Lo hacemos así por las mismas razones por las que un escritor dividiría la “historia de la civilización” en varios volúmenes, cada uno con cierto número de capítulos. Ambos son esfuerzos para dar estructura a un enorme cuerpo de conocimiento y para facilitar la recuperación de dicha información del mismo. Lo que es más importante, (la amplitud de los modernos esquemas de clasificación precisamente reflejan las relaciones evolutivas) proporcionan los fundamentos para los estudios biológicos comparativos, que vinculan todos los campos de la biología.

Se debe tener presente que en este apéndice se incluye únicamente para propósitos de referencia. Además, está sujeto a revisión, lo que significa que de ningún modo puede considerarse completo. Los nombres que aparecen entre “comillas” corresponden a grupos polifiléticos o parafiléticos que se encuentran en revisión. Por ejemplo, “reptiles” comprende por lo menos tres y posiblemente más linajes.

Las especies más recientemente descubiertas, como las de la región media del océano, no se enumeran. Muchas especies existentes y extintas de los *phyla* más desconocidos no están representadas. Nuestra estrategia es enfocarnos principalmente en los organismos mencionados en el texto y en los que son familiares para la mayor parte de los estudiantes. Profundizaremos con más detalle en las plantas florales más que en las briofitas, y en los cordados más que en los anélidos.

COMPARACIÓN ENTRE PROCARIONTES Y EUKARIONTES

Como marco general de referencia, observa que casi todas las eubacterias y arqueobacterias son microscópicas. Su ADN se encuentra concentrado en un nucleóide (una región del citoplasma), no en un núcleo recubierto de membrana. Todas son células únicas o asociaciones simples de células. Se reproducen mediante fisión procarionte o formación de yemas; también transfieren genes por medio de conjugación bacteriana.

En la tabla A se muestra una lista de los tipos representativos de procariontes autótrofos y heterótrofos. La referencia autorizada, el *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* (Manual de bacteriología sistemática de Bergey), ha descrito a esta época como “un periodo de transición taxonómica”. El manual incluye referencias a los grupos estructurados a través de taxonomía numérica (sección 19.1) en vez de filogenia. Nuestro sistema de clasificación refleja la evidencia de relaciones evolutivas por lo menos para algunos grupos de bacterias.

Las primeras formas de vida fueron procariontes. Las semejanzas entre las eubacterias y las arqueobacterias tienen un origen más antiguo en relación con los rasgos de los eucariontes.

A diferencia de los procariontes, todas las células eucariontes comienzan a vivir con un núcleo que contiene el ADN y otros organelos recubiertos de membranas. Sus cromosomas presentan abundantes histonas y otras proteínas unidas a ellas. Incluyen especies unicelulares y multicelulares muy diversas, las cuales pueden reproducirse por medio de meiosis, mitosis o ambos procesos.

DOMINIO BACTERIA (EUBACTERIAS)

REINO DE LAS EUBACTERIAS

El grupo más grande y diverso de células procariontes. Incluye a los autótrofos fotosintéticos, los autótrofos quimioautótrofos aeróbicos. Todos los agentes patógenos procariontes de los vertebrados son bacterias.

PHYLUM AQUIFICAE La rama más antigua del árbol bacteriano. Gram-negativas, la mayoría quimioautótrofas aeróbicas, principalmente de fuentes calientes volcánicas. *Aquifex*.

PHYLUM DEINOCOCCUS-THERMUS Gram-positivas, quimioautótrofas proclives al calor. *Deinococcus* es el organismo más resistente a la radiación que conocemos. *Thermus* aparece en fuentes cálidas y cerca de lugares hidrotérmicos.

PHYLUM CHLOROFLEXI Bacterias verdes no sulfurosas. Bacterias gram-negativas de fuentes cálidas, lagos de agua dulce y hábitats marinos. Actúan como fotoautótrofas no productoras de oxígeno o quimioheterótrofas aeróbicas. *Chloroflexus*.

PHYLUM ACTINOBACTERIA Heterótrofas gram-positivas, principalmente aeróbicas en hábitats terrestres, de agua dulce y salada, así como en la piel de los mamíferos. *Propionibacterium*, *Actinomyces*, *Streptomyces*.

PHYLUM CIANOBACTERIA Fotoautótrofas gram-negativas, liberadoras de oxígeno, principalmente en hábitats acuáticos. Tienen clorofila *a* y fotosistema I. Incluye muchos géneros fijadores de nitrógeno.

PHYLUM CHLOROBIIUM Bacterias verdes sulfurosas. Gram-negativas fotosintetizadoras no productoras de oxígeno, principalmente en sedimentos de aguas dulces. *Chlorobium*.

PHYLUM FIRMICUTES Gram-positivas de pared celular y micoplasmas carentes de pared celular. Todas son heterótrofas. Algunas sobreviven en la tierra, fuentes cálidas, lagos u océanos. Otras viven en el exterior e interior de los animales. *Bacillus*, *Clostridium*, *Helicobacterium*, *Lactobacillus*, *Listeria*, *Mycobacterium*, *Mycoplasma*, *Streptococcus*.

PHYLUM CHLAMYDIAE Parásitos intracelulares gram-negativos tanto de aves como de mamíferos. *Chlamydia*.

PHYLUM SPIROCHAETES Bacterias gram-negativas de vida libre, parásitas y mutualistas en forma de espiral. *Borrelia*, *Pillotina*, *Spirillum*, *Treponema*.

PHYLUM PROTEOBACTERIA El grupo más grande de bacterias. Incluye fotoautótrofos, quimioautótrofos y heterótrofos; grupos de vida libre, parásitos y de colonias. Todas son gram-negativas.

Clase Alphaproteobacteria. *Agrobacterium*, *Azospirillum*, *Nitrobacter*, *Rickettsia*, *Rhizobium*.

Clase Betaproteobacteria. *Neisseria*.

Clase Gammaproteobacteria. *Chromatium*, *Escherichia*, *Haemophilus*, *Pseudomonas*, *Salmonella*, *Shigella*, *Thiomargarita*, *Vibrio*, *Yersinia*.

Clase Deltaproteobacteria. *Azotobacter*, *Myxococcus*.

Clase Epsilonproteobacteria. *Campylobacter*, *Helicobacter*.

DOMINIO ARCHAEA (ARQUEOBACTERIAS)

REINO DE LAS ARQUEOBACTERIAS

Las procariontes que evolucionaron de las células eucariontes y las bacterias. La mayoría son anaerobias. Ninguna es fotosintética. Originalmente fueron descubiertas en hábitats extremos, ahora se sabe que se encuentran ampliamente distribuidas. En comparación con las bacterias, las arqueobacterias tienen una estructura de pared celular característica y lípidos de membrana, ribosomas y secuencias de ARN únicas. Algunas son simbióticas con animales, pero no se sabe que alguna sea patógena de los animales.

PHYLUM EURYARCHAEOTA El grupo más grande de arqueobacterias. Incluye los termófilos extremos, halófilos y metanógenos. Otros son abundantes en aguas superficiales del océano y otros hábitats más moderados. *Methanocaldococcus*, *Nanoarchaeum*.

PHYLUM CRENARCHAEOTA Incluye termófilos extremos ("extremófilos"), además de las especies que sobreviven en las aguas del continente antártico, así como en hábitats más moderados. *Sulfolobus*, *Ignicoccus*.

PHYLUM KORARCHAEOTA Conocidas solamente por el ADN aislado de las ventilas hidrotermales. En el momento de escribir este libro, ninguna ha estado en cultivo y no se ha nombrado ninguna especie.

DOMINIO EUKARYA

REINO PROTISTA

Una colección de linajes unicelulares y multicelulares, que no constituyen un grupo monofilético. Algunos biólogos consideran a los grupos enumerados a continuación como reinos por su propio derecho.

PARABASALIA Parabasálidos. Heterótrofos flagelados anaerobios unicelulares con un citoesqueleto "central" que corre a lo largo de la célula. No tienen mitocondrias, aunque un hidrogenosoma cumple una función semejante. *Trichomonas*, *Trichonympha*.

DIPLOMONADIDA Diplomonadas. Heterótrofos flagelados anaerobios unicelulares que no tienen mitocondrias ni aparato de Golgi y no forman un huso bipolar en la mitosis. Puede ser uno de los linajes más antiguos. *Giardia*.

EUGLENOZOEA Euglenoides y cinetoplastos. Flagelados de vida libre y parásitos. Todos tienen una o más mitocondrias. Algunos euglenoides fotosintéticos tienen cloroplastos, otros son heterótrofos. *Euglena*, *Trypanosoma*, *Leishmania*.

RHIZARIA Formaminíferos y radiolarios. Células ameboides heterotróficas de vida libre, que se encuentran encapsuladas en conchas. La mayoría vive en las aguas o sedimentos del océano. *Pterocorys*, *Stylosphaera*.

ALVEOLATA Células simples con un arreglo único de sacos (alveolos) rodeados por una membrana, justo por debajo de la membrana plasmática.

Ciliata. Protozoarios ciliados. Protistas heterótrofos con muchos cilios. *Paramecium*, *Didinium*.

Dinoflagelados. Diversas células flageladas heterotróficas y fotosintéticas que depositan celulosa en sus alveolos. *Gonyaulax*, *Gymnodinium*, *Karenia*, *Noctiluca*.

Apicomplejos. Parásitos unicelulares de los animales. Utilizan un dispositivo microtubular único para sujetarse y penetrar una célula hospedera. *Plasmodium*.

STRAMENOPHILA Estramenópilos. Formas unicelulares y multicelulares; flagelos con filamentos con forma de oropel.

Oomicetos. Mohos de agua. Heterótrofos. Organismos desintegradores, siendo también algunos parásitos. *Saprolegnia*, *Phytophthora*, *Plasmopara*.

Crisófitas. Algas doradas, algas amarillo verdoso, diatomeas, cocolitóforas. Fotosintéticas. *Emiliania*, *Mischococcus*.

Feófitas. Algas de color marrón o café. Fotosintéticas; casi todas viven en aguas marinas templadas. Todas son multicelulares. *Macrocystis*, *Laminaria*, *Sargassum*, *Postelsia*.

RODOFITA Algas rojas. En su mayor parte fotosintéticas, algunas son parásitas. Casi todas son marinas, algunas en hábitats de agua dulce. La mayoría son multicelulares. *Porphyra*, *Antithamion*.

CLOROFITA Algas verdes. En su mayor parte fotosintéticas, siendo algunas parásitas. La mayoría son de agua dulce, siendo algunas marinas o terrestres. Son de formas unicelulares, coloniales o multicelulares. Algunos biólogos sitúan a las clorofitas y a las carófitas con las plantas terrestres en un reino denominado Viridiplantae. *Acetabularia*, *Chlamydomonas*, *Chlorella*, *Codium*, *Uldotea*, *Ulva*, *Volvox*.

CAROFITA Fotosintéticas. Los parientes vivientes más cercanos a las plantas. Incluyen formas tanto unicelulares como multicelulares. Desmidiales, carófitas. *Micrasterias*, *Chara*, *Spirogyra*.

AMOEBOSOA Amibas auténticas y mohos del fango. Heterótrofos que pasan una parte o la totalidad de su ciclo de vida como una célula que emplea pseudópodos para capturar su alimento. *Amoeba*, *Entamoeba* (amibas), *Dictyostelium* (moho celular del fango), *Physarum* (moho plasmodial del fango).

REINO FUNGI (HONGOS)

Casi todos son especies eucariontes multicelulares con paredes celulares que contienen quitina. Son heterótrofos, la mayoría desintegradores saprófitos, algunos son parásitos. Nutrición basada en la digestión extracelular de materia orgánica y absorción de nutrientes por células individuales. Las especies multicelulares forman micelios absorbentes y estructuras reproductoras que producen esporas asexuales (y en ocasiones esporas sexuales).

PHYLUM CHYTRIDIOMYCOTA Quitridios. Principalmente acuáticos; desintegradores saprófitos o parásitos que producen esporas flageladas. *Chytridium*.

PHYLUM ZYGOMYCOTA Zigomicetos. Productores de zigosporas (zigotos dentro de pared gruesa) por medio de reproducción sexual. Mohos del pan, formas relacionadas. *Rhizopus*, *Philobolus*.

PHYLUM ASCOMICOTA Ascomicetos. Hongos saculares. Las células en forma de saco producen esporas sexuales (ascosporas). La mayor parte de éstas son levaduras y mohos, colmenillas (cagarrias), trufas. *Saccharomycetes*, *Morchella*, *Neurospora*, *Claviceps*, *Candida*, *Aspergillus*, *Penicillium*.

PHYLUM BASIDIOMYCOTA Basidiomicetos. Hongos con sombrero, tipo mazos. Es el grupo más diverso. Produce basidiosporas dentro de estructuras en forma de sombrero o de mazo. Incluyen a las setas, los hongos en forma de casco, las llamadas setas hediondas o cuernos apuestos (*stinkhorns*). *Agaricus*, *Amanita*, *Craterellus*, *Gymnophilus*, *Puccinia*, *Ustilago*.

“HONGO IMPERFECTO” Ausencia de esporas sexuales o incapacidad para detectarlas. El grupo no tiene un estatus taxonómico formal, es decir, una especie dada podría agruparse en los hongos saculares o con sombrero, tipo mazo. *Arthobotrys*, *Histoplasma*, *Microsporium*, *Verticillium*.

“LÍQUENES” Interacciones mutuas entre especies de hongos y una cianobacteria, alga verde o ambas. *Lobaria*, *Usnea*.

REINO DE LAS PLANTAS

La mayoría son fotosintéticas con clorofilas *a*, y *b*. Algunas son parásitas. Casi todas viven sobre la tierra. Predomina entre ellas la reproducción sexual.

BRIOFITAS (PLANTAS NO VASCULARES)

Pequeños gametofitos haploides planos dominan el ciclo de vida; los esporofitos permanecen unidos a ellas. Los espermatozoides son flagelados; requieren de agua para que los huevos se desplacen para la fertilización.

PHYLUM HEPATOPHYTA Hepáticas. *Marchantia*.

PHYLUM ANTHOCEROPHYTA Antocerotofitas.

PHYLUM BRYOPHYTA Musgos. *Polytrichum*, *Sphagnum*.

PLANTAS VASCULARES SIN SEMILLA

Los esporofitos diploides dominan, los gametofitos de vida libre, con espermatozoides flagelados, requieren del agua para la fertilización.

PHYLUM LICOFITAS Licofitas, musgos con sombrero, tipo mazo. Pequeñas hojas con una sola vena y rizomas ramificados. *Lycopodium*, *Selaginella*.

PHYLUM MONILOFITAS

Subphylum Psilófitas. Helechos en cepillo. Sin raíces evidentes u hojas sobre el esporófito, muy reducidas. *Psilotum*.

Subphylum Esfenofita. Colas de caballo o Equisetos. Hojas en espiral reducidas. Algunos tallos son fotosintéticos, otros producen esporas. *Calamites* (extinto), *Equisetum*.

Subphylum Pterofita. Helechos. Hojas grandes, generalmente con soros. Es el grupo más grande de plantas vasculares sin semillas (12,000 especies), localizado principalmente en hábitats tropicales y templados. *Pteris*, *Trichomanes*, *Cyathea* (helechos arborescentes), *Polystichum*.

PLANTAS VASCULARES PORTADORAS DE SEMILLAS

PHYLUM CICADOFITAS Cícadas. Grupo de las gimnospermas (vasculares, que presentan semillas “desnudas”). Tropicales o subtropicales. De hojas compuestas, conos simples en plantas femeninas y masculinas. Las plantas por lo regular tienen un aspecto como de palmeras. *Zamia*, *Cycas*.

PHYLUM GINKGOFITAS Ginkgo (árbol con cabellos de doncella). Un tipo de gimnosperma. Espermatozoides móviles. Semillas con capa carnosa. *Ginkgo*.

PHYLUM GNETOFITAS Gnetofitas. Son las únicas gimnospermas que tienen vasos en el xilema y fertilización doble (pero sin formar endospermo). *Ephedra*, *Welwitschia*, *Gnetum*.

PHYLUM CONIFEROFITAS Coníferas. Son las gimnospermas más comunes y conocidas. Generalmente, son especies que producen conos con semillas, con hojas semejantes en forma a agujas o escamas. Incluyen a los pinos (*Pinus*), secuoyas (*Sequoia*) y los tejos (*Taxus*).

PHYLUM ANTOFITAS Son angiospermas (las plantas con flores). Es el grupo más amplio y diverso de plantas vasculares portadoras de semillas. Son los únicos organismos que producen flores y frutos. Se enumeran aquí algunas familias de diversos órdenes representativos.

FAMILIAS BASALES

Familia de las amboreláceas. *Amborella*.

Familia de las ninfeáceas. Lilas del agua.

Familia de las illiceáceas. Anís estrella.

MAGNÓLIDAS

Familia de las magnoliáceas. Magnolias.

Familia de las laureáceas. Canela, azafrán, aguacate.

Familia de las piperáceas. Pimienta negra, pimienta blanca.

EUDICOTILEDÓNEAS

Familia de las papaveráceas. Amapolas.

Familia de las cactáceas. Cactus.

Familia de las euforbiáceas. Tártaños, flor de nochebuena o “poinsettia”.

Familia de las salicáceas. Sauce, álamo.

Familia de las fabáceas. Chicharos o guisantes, frijoles, altramuza, mezquite.

Familia de las rosáceas. Rosas, manzanas, almendras, fresas.

Familia de las moráceas. Higos, moras.

Familia de las cucurbitáceas. Calabazas, melones, pepinos.

Familia de las fágáceas. Encinos, nogales, hayas.

Familia de las brasicáceas. Mostaza, col, rábano.

Familia de las malváceas. Malva, gombo, algodón, hibisco, cacao.

Familia de las sapindáceas. Jaboncillo, lichi, arces.

Familia de las ericáceas. Brezos, mora azul, azaleas.

Familia de las rubicáceas. Café.

Familia de las lamiáceas. Menta.

Familia de las solanáceas. Papa, berenjena, petunia.

Familia de las apiáceas. Perejil, zanahoria, cicuta.

Familia de las asteráceas o compuestas. Crisantemo, girasoles, lechugas, dientes de león.

MONOCOTILEDÓNEAS

Familia de las aráceas. Anturios, lirio cala, filodendros.

Familia de las liláceas. Lilas, tulipanes.

Familia de las aliáceas. Cebolla, ajo.

Familia de las iridáceas. Iris, gladiolas, crocus.

Familia de las orquideáceas. Orquídeas.

Familia de las arecáceas. Palmas datileras y palmas de coco.

Familia de las bromeliáceas. Bromélias, piñas.

Familia de las ciperáceas. Juncos.

Familia de las poáceas. Pastos, bambúes, maíz, trigo, caña de azúcar.

Familia de las zingiberáceas. Jengibre.

REINO DE LOS ANIMALES

Heterótrofos multicelulares, casi todos con tejidos, órganos y sistemas de órganos, que presentan motilidad durante al menos una parte de su ciclo de vida. La reproducción sexual ocurre en la mayoría de ellos, pero algunos también se reproducen asexualmente. Los embriones se desarrollan a través de una serie de etapas.

PHYLUM DE LOS PORÍFEROS Esponjas. Carecen de simetría y tejidos.

PHYLUM DE LOS PLACOOZOS Marinos. Los animales más simples que se conocen. Presentan dos capas de células, no tienen boca ni órganos. *Trichoplax*.

PHYLUM DE LOS CNIDARIOS Tienen simetría radial, tejidos, nematocistos.

Clase de los hidrozooos. Hidrozooos. *Hydra*, *Obelia*, *Physalia*, *Prya*.

Clase de los escifoos. Medusas. *Aurelia*.

Clase de los antozoos. Anémonas de mar, corales. *Telestoa*.

PHYLUM PLATELMINTOS Gusanos planos.

- Clase Turbellaria.
- Clase Trematoda.
- Clase Cestoda.

PHYLUM DE LOS PLATELMINTOS Gusanos planos. Son los animales más simples, con sistemas de órganos, cefalizados y con simetría bilateral. Tienen intestino sacular.

- Clase de los turbelarios. Tricladados (planarias), policlados. *Dugesia*.
- Clase de los tremátodos. Duelas. *Clonorchis*, *Schistosoma*.
- Clase de los cestodos. Tenias. *Diphyllobothrium*, *Taenia*.

PHYLUM DE LOS ROTÍFEROS Rotíferos. *Asplancha*, *Philodina*.

PHYLUM DE LOS MOLUSCOS Moluscos.

- Clase de los polioplacóforos. Quitones. *Cryptochiton*, *Tonicella*.
- Clase de los gasterópodos. Caracoles, babosas marinas, babosas terrestres. *Aplysia*, *Ariolimax*, *Cypraea*, *Halotis*, *Helix*, *Liguus*, *Limax*, *Littorina*.
- Clase de los bivalvos. Almejas, mejillones, vieiras (escalopas), berberechos o coquinas, ostras, bromas o tiñuelas. *Ensis*, *Chlamys*, *Mytilus*, *Patinopectin*.
- Clase de los cefalópodos. Calamares, pulpos, jibias, nautilus. *Dosidiscus*, *Loligo*, *Nautilus*, *Octopus*, *Sepia*.

PHYLUM DE LOS ANÉLIDOS Gusanos segmentados.

- Clase de los poliquetos. Principalmente gusanos marinos. *Eunice*, *Neanthes*.
- Clase de los oligoquetos. Principalmente gusanos terrestres y de agua dulce; muchos de ellos marinos. *Lumbricus* (lombriz de tierra), *Tubifex*.
- Clase de los hirudíneos. Sanguijuelas. *Hirudo*, *Placobdella*.

PHYLUM DE LOS NEMÁTODOS Gusanos redondos. *Ascaris*, *Caenorhabditis elegans*, *Necator* (gusanos en forma de gancho), *Trichinella*.

PHYLUM DE LOS ARTRÓPODOS.

- Subphylum de los quelicerados. Quelicerados. Cangrejos herradura, arañas, escorpiones, garrapatas, ácaros.
- Subphylum de los crustáceos. Camarones, langostinos, langostas y cangrejos, percebes, copépodos, isópodos (cochinillas de tierra).
- Subphylum de los miriápodos. Ciempiés, milpiés.
- Subphylum de los hexápodos. Insectos y colémbolos (cola de resorte).

PHYLUM DE LOS EQUINODERMOS Equinodermos.

- Clase de los Asteroideos. Estrellas de mar. *Asterias*.
- Clase de los Ofiuroideos. Estrellas quebradizas.
- Clase de los Equinoideos. Erizos de mar, erizos tipo corazón, dólar de arena.
- Clase de los Holotúridos. Pepinos de mar.
- Clase de los Crinoideos. Estrellas plumosas, lirios de mar.
- Clase de los Concentricicloideos. Margaritas de mar.

PHYLUM DE LOS CORDADOS. Cordados.

Subphylum de los urocordados. Tunicados, formas relacionadas.

Subphylum de los cefalocordados. Lancetas.

CRANIADOS

- Clase de los Mixinos. Peces bruja.

VERTEBRADOS (SUBGRUPO DE LOS CRANEADOS)

- Clase de los Cefalospidomorfos. Lampreas.
- Clase de los Condriictios. Peces cartilaginosos (tiburones, rayas, quimeras).
- Clase de los "Osteictios". Peces óseos. No monofiléticos. (esturiones, peces espátula, arenques, carpas, bacalaos, truchas, caballitos de mar, atunes, peces pulmonados y celacantos).

TETRÁPODOS (SUBGRUPO DE LOS VERTEBRADOS)

- Clase de los Anfibios. Anfibios. Requieren del agua para reproducirse.
- Orden de los Caudados. Salamandras y tritones.
- Orden de los Anuros. Ranas, sapos.
- Orden de los Ápodos. Ápodos (cecilias).

AMNIOTES (SUBGRUPO DE LOS TETRÁPODOS)

Clase de los "Reptiles". Piel con escamas, embrión protegido y nutricionalmente apoyado por membranas extraembrionarias.

- Subclase de los Anápsidos. Tortugas marinas y terrestres.
- Subclase de los Lepidosaurios. *Esfenodon*, lagartos, serpientes.
- Subclase de los Arcosaurios. Cocodrilos, caimanes.

Clase de las Aves. Aves. En algunos sistemas de clasificación, las aves se agrupan en la categoría de los arcosaurios.

- Orden de los Estrutinoformes. Avestruz.
- Orden de los Esfenisciformes. Pinguinos.
- Orden de los Procelariformes. Albatros, petreles.
- Orden de los Ciconiiformes. Garzas, avetoros, grullas, flamings.
- Orden de los Anseriformes. Gansos, patos, cisnes.
- Orden de los Falconiformes. Águilas, halcones, buitres.
- Orden de los Galliformes. Perdiz, pavos, gallinas.
- Orden de los Columbiformes. Paloma, tórtolas.
- Orden de los Estringiformes. Búhos.
- Orden de los Apodiformes. Vencejos, colibríes.
- Orden de los Paseriformes. Gorrión, azulejos, pinzones, cuervos, petirrojos, estorninos, reyezuelos.
- Orden de los Piciformes. Pájaro carpintero, tucán.
- Orden de los Psitaciformes. Loros, cacaúas, guacamayas.

Clase de los Mamíferos. Piel con pelo; las crías son amamantadas mediante las glándulas secretoras de leche de la madre.

- Subclase de los Prototerios. Mamíferos que ponen huevos (monotremas; ornitorrinco, osos hormigueros con púas).
- Subclase de los Metaterios. Mamíferos con bolsa o marsupiales (zarigüeyas, canguros, wombats, demonios de Tasmania).
- Subclase de los Euterios. Mamíferos placentarios.

- Orden de los Edentados. Osos hormigueros, perezosos, armadillos.
- Orden de los Insectívoros. Musarañas, topos, erizo.
- Orden de los Quirópteros. Murciélagos.
- Orden de los Escadentados. Musarañas arborícolas insectívoras.
- Orden de los Primates.
- Suborden de los Estrepsirrinios (prosimios). Lemures, loris.
- Suborden de los Haplorinidos (tarsioides y antropoides).
- Infraorden de los Tarsiformes. Tarsieros.
- Infraorden de los Platinirinos (monos del Nuevo Mundo).
- Familia de los Cébidos. Mono araña, mono aullador, capuchino.
- Infraorden de los Catarrinos (monos del Viejo Mundo y hominoides).
- Superfamilia de los Cercopitecoides. Mandriles, macacos, langures.
- Superfamilia de los Hominoides. Grandes monos y humanos.
- Familia de los Hilobátidos. Gibón.
- Familia de los "Pongidios". Chimpancés, gorilas, orangutanes.
- Familia de los Homínidos. Especies humanas extintas y actual (*Homo*) y especies similares al humano incluyendo los australopitecos.

- Orden de los Lagomorfos. Conejos, liebres, pikas.
- Orden de los Roedores. La mayoría de los animales que roen (ardillas, ratas, ratones, cobayos, puercoespín, castor, etc.).
- Orden de los Carnívoros. Carnívoros (lobos, gatos, osos, etc.).
- Orden de los Pinípedos. Focas, leones marinos, morsas.
- Orden de los Proboscídeos. Elefantes, mamuts (extintos).
- Orden de los Sirénidos. Vacas de mar (manatíes, dugongos).
- Orden de los Perisodáctilos. Ungulados con número impar de dedos (caballos, tapires, rinocerontes).
- Orden de los Tubulidentados. Cerdo hormiguero africano.
- Orden de los Artiodáctilos. Ungulados con número par de dedos (camellos, venados, bisontes, ovejas, cabras, antílopes, jirafas, etc.).
- Orden de los Cetáceos. Ballenas, delfines (marsopas).

En este artículo se describen los movimientos de una loba durante el verano de 2002 en el noroeste de Canadá. Y también un proceso científico de investigación, observación e interpretación para aprender dónde, cómo y por qué la loba siguió ese recorrido.

En algunos aspectos el artículo aborda el proceso de “cómo hacer ciencia” que se explicó en la sección 1.5 del libro. Estos apuntes le ayudarán a leer y entender cómo trabajan los científicos y cómo comunican los resultados.

1 Título de la revista, que ofrece información sobre trabajos científicos efectuados en las regiones del ártico.

2 Número del volumen, número de la revista y páginas que incluye el artículo.

3 Título del artículo: una descripción breve pero concreta del tema de estudio: el largo viaje de una loba en busca de alimento en las tundras del ártico.

4 Autores del artículo: científicos que trabajan en las instituciones citadas al pie de página. La nota #2 indica que P.F. Frame es el *autor corresponsal*, es decir, al que se le envían las preguntas o comentarios. Se incluye su correo electrónico.

5 Fecha en que el editor de la revista recibió el artículo y luego la fecha en que se aceptó la revisión del borrador para su publicación. Entre ambas el manuscrito fue estudiado y criticado por otros científicos, proceso llamado evaluación. Los autores revisaron el artículo para hacerlo más claro siguiendo las sugerencias de los colegas.

6 ABSTRACT: descripción sucinta del trabajo de investigación que contiene los elementos principales del informe. En la primera oración se sintetizan los *antecedentes*. En la segunda se describe el *método* usado. En el resto del párrafo se sintetizan los *resultados*. Después los autores introducen el *tema* principal de su investigación —una loba (#388) con sus cachorros en una madriguera— y mencionan la *discusión* posterior sobre las explicaciones posibles de la conducta de la loba.

7 Se incluyen los términos básicos para que los investigadores utilicen más fácilmente la base de datos. Obtienen así una lista de estudios relacionados con su trabajo.

8 RÉSUMÉ: traducción al francés del resumen y las palabras clave. Muchos investigadores en este campo son canadienses francoparlantes. Algunas revistas proporcionan traducciones en francés u otros idiomas.

9 INTRODUCCIÓN Se dan los antecedentes de esta investigación acerca de los lobos. En el párrafo se comenta su comportamiento conocido o sospechado que es importante. Nótese que a) las especies principales aquí mencionadas siempre se acompañan del nombre científico y b) que los hechos (afirmaciones o *suposiciones* sobre lo que probablemente es cierto) se complementan con citas de estudios que las prueban o apoyan.

10 Este párrafo se centra directamente en las conductas de los lobos que se investigaron.

11 Este párrafo comienza con una formulación de la *hipótesis* que va a probarse: proviene de otros estudios y cuenta con el respaldo de éste. La hipótesis se resume en la última oración del párrafo. Es la parte *inquisitiva* del proceso científico: se hacen preguntas y se proponen respuestas.

1 ARTÍCULO

2 VOL. 57, NÚM. 2 (JUNIO DE 2004), PP. 196-203

3 El largo viaje de una loba de las tundras en busca de alimento

4 Paul F. Frame,^{1,2} David S. Hik,¹ H. Dean Cluff³ y Paul C. Paquet⁴

5 (Recibido el 3 de septiembre de 2003; aceptado en su forma revisada el 16 de enero de 2004)

6 **ABSTRACT** Los lobos (*Canis lupus*) en las tundras sin árboles de Canadá están estrechamente vinculados a las manadas emigrantes de caribúes o renos (*Rangifer tarandus*). A una loba adulta le colocamos un collar con un radio del Sistema de Posicionamiento Global o radiocollar satelital para registrar los movimientos en respuesta a la densidad cambiante de los caribúes cerca de sus madrigueras durante el verano. La loba junto con otras hembras fueron observadas amamantando un grupo de 11 cachorros. La loba cubrió un mínimo de 341 km durante una travesía de 14 días. La distancia en línea recta entre la madriguera y el lugar más lejano fue 103 km, con un promedio global mínimo de 3.1 km/h. La distancia entre ella y el caribú disminuyó de 242 km una semana antes del viaje a 8 km 4 días después de iniciado. Ofrecemos varias explicaciones posibles de un viaje tan largo en busca de forraje.

7 **Términos básicos:** lobo, seguimiento con el Sistema de Posicionamiento Global, *Canis lupus*, forraje, caribú, territorios del noroeste.

8 **RÉSUMÉ** Les loups (*Canis lupus*) dans la toundra canadienne sont étroitement liés aux hardes de caribous des toundras (*Rangifer tarandus*). On a équipé une louve adulte d'un collier émetteur muni d'un système de positionnement mondial (GPS) afin d'enregistrer ses déplacements en réponse au changement de densité du caribou près de sa tanière durant l'été. On a observé cette louve ainsi que deux autres en train d'allaiter un groupe de 11 louveteaux. Elle a parcouru un minimum de 341 km durant une sortie de 14 jours. La distance en ligne droite de la tanière à l'endroit le plus éloigné était de 103 km, et la vitesse minimum durant tout le voyage était de 3,1 km/h. La distance entre la louve et le caribou muni du collier émetteur a diminué de 242 km une semaine avant la sortie à 8 km quatre jours après la sortie. On commente diverses explications possibles pour ce long épisode de recherche de nourriture.

Mots clés: loup, repérage GPS, déplacements, *Canis lupus*, recherche de nourriture, caribou, Territoires du Nord-Ouest

Traduit pour la revue *Arctic* par Nésida Loyer.

9 Introducción

Los lobos (*Canis lupus*) que habitan en las tundras centrales del Canadá continental siguen los movimientos estacionales de su presa más importante: el caribú migratorio (*Rangifer tarandus*) (Kuyt, 1962; Kelsall, 1968; Walton *et al.*, 2001). Sin embargo, la mayoría de ellos no viven cerca de los territorios donde se reproduce el caribú, sino en algunos sitios más al sur y más cerca de la línea de árboles (Heard y Williams, 1992). En general los caribúes emigran a mediados de junio más allá de las áreas primarias donde viven los lobos; regresan entre mediados y fines de julio (Heard *et al.*,

1996; Gunn *et al.*, 2001). En consecuencia, su densidad cerca de las madrigueras es baja durante una parte del verano.

En este periodo de separación espacial de las principales manadas de caribúes, los lobos deben cazar cerca del hábitat los pocos caribúes que queden allí o buscar otras presas (o bien hacer ambas cosas), viajar a donde abundan las presas o utilizar una combinación de esas estrategias.

Walton y sus colegas (2001) propusieron que el viaje de los lobos de las tundras fuera de su hábitat se debe a la escasez de caribúes y no a una exploración antes de dispersarse como la observada en los lobos territoriales (Fritts y Mech, 1981; Messier, 1985). Esta hipótesis se debe a que los lobos se dirigieron especialmente a los territorios donde se reproducen los caribúes. Para registrar los detalles de un recorrido tan largo, creamos una loba y le pusimos un collar de radio con el Sistema de Posicionamiento Global, es decir, un radiocollar satelital. Explicamos la relación entre el viaje y los movimientos del caribú con este dispositivo satelital (Gunn y otros, 2001). Así corroboramos la hipótesis de que los lobos de las tundras realizan movimientos direccionales, rápidos y de grandes distancias atendiendo a la disponibilidad estacional de su presa.

¹ Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Alberta, Edmonton, Alberta T6G 2E9, Canadá.

² Autor responsable: pframe@ualberta.ca

³ Departamento de Recursos, Vida Silvestre y Desarrollo Económico, Región Norte de Slave, Gobierno de los Territorios del Noroeste, Apartado postal 2668, 3803 Bretzlaiff Dr., Yellowknife, Noewest Territorios X1A 2P9, Canadá; Dean.Cluff@gov.nt.ca

⁴ Facultad de Diseño Ambiental, Universidad de Calgary, Alberta T2N 1N4, Canadá; dirección actual: apartado postal 150 © Instituto Ártico de Estados Unidos.

12

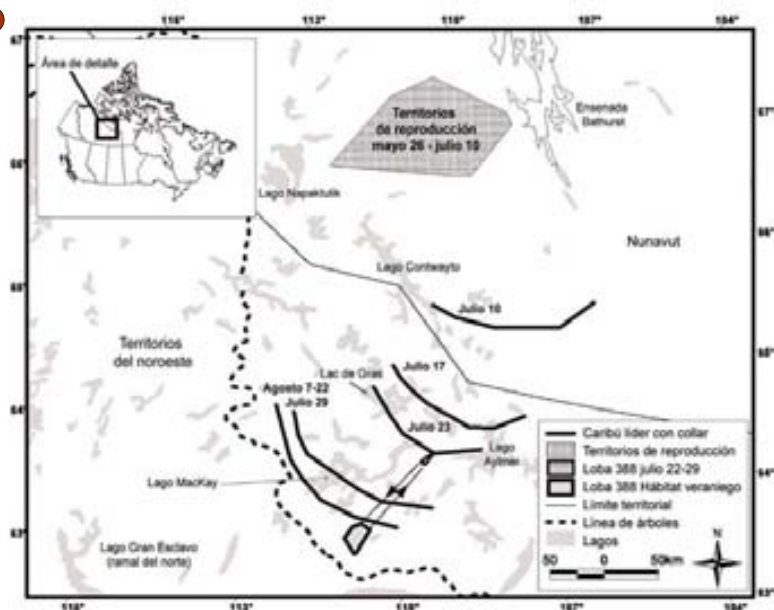


Figura 1. Mapa que muestra los movimientos de los caribúes con collar de radio respecto al hábitat de verano de la loba 388 y un largo recorrido en busca de alimento durante el verano de 2002.

13 Área de la investigación

Nuestra investigación tuvo lugar en la zona de transición entre los bosques boreales del norte y las tundras del Ártico bajo ($63^{\circ} 30' N$, $110^{\circ} 00' W$; figura 1, Timoney y otros, 1992). El permafrost del área cambia de discontinuo a continuo (Harris, 1986). Zonas de abetos (*Picea mariana*, *P. glauca*) se observan en el sur y luego aparecen tundras abiertas en el noreste. Lomos de cascabo, morenas y otros depósitos glaciales están dispersos a lo largo del área de investigación. Ésta se caracteriza por agua estancada y lechos de roca expuestos.

14 Detalles del sistema caribú-lobo

La manada de caribúes o renos Bathurst utiliza esta área de estudio. La mayoría de las hembras caribúes han empezado a migrar a fines de abril, llegando en junio a los territorios de reproducción (Gunn y otros, 2001; figura 1). La reproducción alcanza su nivel máximo el 15 de junio

(Gunn y otros, 2001) y los terneros empiezan a viajar con la manada a la semana de nacidos (Kelsall, 1968). Se conocen menos los patrones de emigración de los caribúes machos, pero a mediados de junio frecuentan zonas cercanas a los territorios de reproducción (Heard y otros, 1996; Gunn y otros, 2001). En verano las hembras de los renos Bathurst suelen dirigirse de allí al sur y luego al noroeste, siempre en línea paralela a los árboles. En octubre el celo generalmente se realiza en la línea de árboles (Gunn y otros, 2001). El sitio donde la manada pase el invierno varía según los años: abarca desde la taiga y hasta la línea de árboles, desde el sur del Lago Gran Oso hasta el sureste del Lago Gran Esclavo. Algunos caribúes invernan en la tundra (Gunn y otros, 2001; Thorpe y otros, 2001).

En invierno los osos que los cazan no muestran una conducta territorial. Más bien siguen la manada a través del territorio donde invernan (Walton y otros, 2001; Musiani, 2003). Pero durante la reproducción (mayo-agosto, parto de fines de mayo a mediados de junio) los

12 Este mapa muestra el área de estudio y describe la ubicación y los movimientos de la loba y del caribú durante un verano. Parte de la información se explica en seguida.

13 ÁREA DE LA INVESTIGACIÓN. Esta sección sienta las bases del estudio: lo sitúa exactamente mediante las coordenadas de latitud y longitud y describiendo el área (ilustrada por el mapa de la figura 1).

14 Aquí inicia la historia de cómo la presa (caribú) y los depredadores (lobos) interactúan en la tundra. Los autores describen los movimientos de esos animales nómadas a lo largo del año.

15 Nos concentramos en la temporada de vida en la madriguera (verano) y nos enteramos de cómo los lobos la ubican y se desplazan según el movimiento de las manadas de caribúes.

16 Se analizan otras variables: Otras presas además de los caribús y su abundancia relativa en el 2002.

17 MÉTODOS: No hay uno sino varios métodos científicos. Es necesario explicar detenidamente los procedimientos a seguir en cada investigación.

18 Los autores explican cuándo y cómo siguieron los caribús y los lobos, describiendo además las herramientas usadas y los procedimientos exactos.

19 En esta importante subsección se explica cuáles datos se calcularon (distancia promedio...) y con qué medios, entre otras cosas el software y su procedimiento. (Los cálculos se incluyen en la tabla 1.) Nótese que la conducta medida (viajar) se define rigurosamente.

20 RESULTADOS: Son la esencia del informe y la parte de la investigación correspondiente a la *observación*. Esta sección está organizada paralelamente a la de métodos.

21 Esta subsección se divide en periodos de observación. El periodo de excursión abarca el tiempo transcurrido entre la captura de la loba 388 y el inicio de su largo viaje. Los investigadores utilizaron la observación visual junto con la telemetría (mediante el Sistema de Posicionamiento Global para recabar datos). Observaron cómo la loba 388 cuidaba a sus cachorros, interactuaba con otros adultos y se desplazaba por el área de su madriguera.

Tabla 1. Distancias diarias de la loba 388 y de la madriguera respecto al caribú más cercano con collar de radio durante una larga excursión en el verano de 2002.

Fecha (2002)	Distancia media entre el caribú y la loba (km)	Distancia diaria del caribú más cercano y la madriguera
12 de julio	242	241
13 de julio	210	209
14 de julio	200	199
15 de julio	186	180
16 de julio	163	162
17 de julio	151	148
18 de julio	144	137
19 de julio ¹	126	124
20 de julio	103	130
21 de julio	73	130
22 de julio	40	110
23 de julio ²	9	104
29 de julio ³	16	43
30 de julio	32	43
31 de julio	28	44
1 de agosto	29	46
2 de agosto ⁴	54	52
3 de agosto	53	53
4 de agosto	74	74
5 de agosto	75	75
6 de agosto	74	75
7 de agosto	72	75
8 de agosto	76	75
9 de agosto	79	79

¹ Inicia la excursión.

² La loba más cercana al caribú con collar.

³ Ubicación no disponible del caribú en los cinco días anteriores.

⁴ Termina la excursión.

movimientos de los lobos se ven limitados por la necesidad de llevar alimento a la madriguera. Para facilitar en lo posible el acceso a los caribúes que emigran, muchos lobos escogen sitios de madriguera más cercanos a la línea de árboles que al territorio donde se reproduce su presa (Heard y Williams, 1992). Debido a los patrones de movimiento de los caribúes, en cierto momento del verano cientos de kilómetros separan a los lobos de la manada principal de su presa (Williams, 1990:19; figura 1; tabla 1).

16 No existen toros almizcleños en el área de estudio (Fournier y Gunn, 1998) y los alces escasean (H.D. Cluff, observaciones personales). Por tanto, otras presas de los lobos son las aves acuáticas, las aves que anidan en el suelo, sus huevos, los roedores y libres (Kuyt, 1972; Williams, 1990:16; H.D. Cluff y P.F. Frame, datos inéditos). Observamos las madrigueras durante 56 horas y no vimos ardillas ni liebres, sólo aves. Sin duda hubo pocas presas alternas en el 2002.

17 Métodos

Monitoreo de los lobos

18 Con una arma lanzarredes capturamos desde un helicóptero la loba 388 cerca de su madriguera el 22 de junio de 2002 (Walton y otros, 2001). Le pusimos un radiocollar satelital (Merrill y otros, 1998), programado para transmitir la ubicación a intervalos de 30 minutos. Por medios electró-

nicos se le quitó el collar (por ejemplo, Mech y Gese, 1992) el 20 de agosto de 2002. Del 27 de junio al 3 de julio del mismo año, observamos desde una distancia de 390 m su madriguera con una mira de precisión de 78 mm.

Monitoreo de los caribúes (renos)

En la primavera de 2002 capturamos 10 caribúes hembras con el mismo método que los lobos y también les pusimos el mismo tipo de collar; el número total de hembras fue de 19. Ocho de ellas pasaron ese verano en el sur del Golfo Queen Maud, muy al este del hábitat normal de los caribúes Bathurst. Usamos 11 en este análisis. Los collares nos daban una ubicación diaria durante la investigación, exceptuados 5 días del 24 al 28 de julio. La localización de los collares satelitales la obteníamos de Service Argos, Inc. (Landover, Maryland).

Análisis de los datos

Los datos de localización fueron analizados con el programa ArcView GIS (Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, California). Todos los días de la investigación calculamos la distancia promedio del caribú más cercano respecto a la loba y su madriguera.

Sus excursiones en busca de alimento las calculamos desde el momento en que la loba 388 salía de una zona amortiguadora (500 m de radio alrededor de la madriguera) hasta que regresaba. Suponíamos que viajaba cuando había más de 100 m entre dos lugares consecutivos. La distancia mínima recorrida era la suma de las que había entre cada lugar y el siguiente durante la excursión.

Comparemos los datos anteriores y posteriores a la excursión mediante el análisis de variancia (ANOVA; Zar, 1999). Primero efectuamos pruebas de la homogeneidad de la variancia aplicando la prueba de Levene (Brown y Forsythe, 1974). No hubo necesidad de transformar esta información.

Resultados 20

Monitoreo de los lobos

Periodo preexcursión: La loba 388 estaba amamantando cuando fue capturada el 22 de junio. La observamos junto con otras dos hembras que amamantaban un grupo de 11 cachorros, entre el 27 de junio y el 3 de julio. Durante nuestras observaciones el grupo estaba formado al menos por 4 adultos (3 hembras y 1 macho) y 11 cachorros. El 30 de junio tres de estos últimos fueron llevados a un lugar a 310 m de los ocho restantes donde los cuidaba una hembra sin collar. El macho no fue visto en la madriguera después de la noche del 30 de junio.

Antes de la excursión la telemetría indicaba 18 excursiones en busca de forraje. La distancia promedio recorrida durante ellas fue de 25.29 km (± 4.5 al sudeste con un intervalo de 3.1-82.5 km). La distancia promedio máximo

22

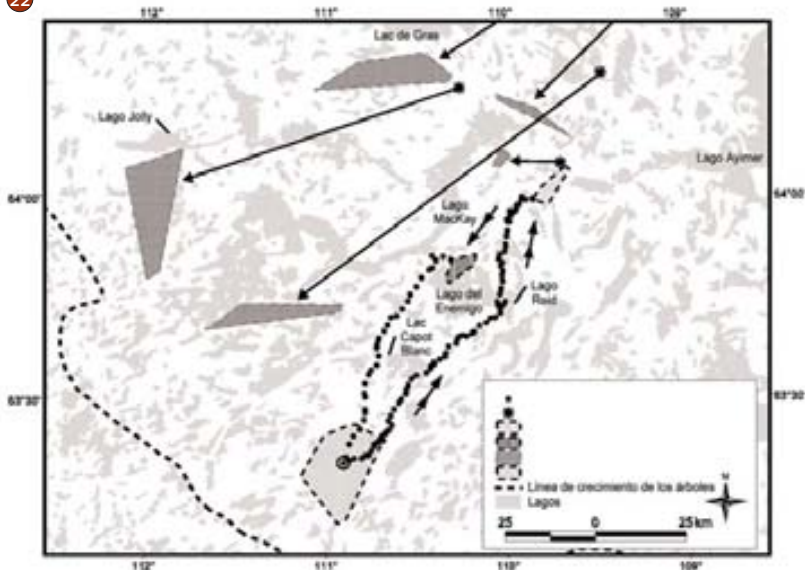


Figura 2. Detalles de un largo recorrido en busca de alimento de la hembra 388 entre el 19 de julio y el 2 de agosto de 2002. También se muestra la localización y los movimientos de 3 caribúes o renos con radiocollar satelital del 23 de julio al 21 de agosto de 2002. El 23 de julio la loba se encontraba a 8 km de distancia de los caribúes (renos). El punto más lejano de la madriguera (103 km de distancia) se registró el 27 de julio. Las flechas indican la dirección del viaje.

respecto a la madriguera en las excursiones fue 7.1 km (± 0.9 sudeste, con un intervalo de 1-7 h). La duración promedio de las excursiones en busca de forraje durante el periodo de 20.9 h (± 4.5 SE, intervalo 1-71 h).

La distancia promedio diaria entre la loba y el caribú más cercano provisto de collar disminuyó de 242 km en el 12 de julio —una semana antes del periodo de excursión— a 126 km en el 19 de julio, día en que comenzó la excursión (tabla 1).

23 Periodo de excursión: El 19 de julio de 2003, después de pasar 14 h en la madriguera, la loba 388 se dirigió al noreste y no regresó durante 336 h (14 d; figura 2). No sabemos si viajaba sola o con otros lobos. Durante la excursión se registraron 476 ubicaciones (71%) de 672 posibles. La loba cruzó el extremo sudeste de Lac Capot Blanc sobre un pequeño puente de terracería, donde se detuvo 4.5 h luego de

recorrer 19.5 h (37.5 km). Después de descansar viajó 9 h (26.3 km) llegando a la península en el Lago Reid, donde pasó 2 h antes de dar marcha atrás y detenerse a 8 h de la península. El siguiente periodo de viaje duró 16.5 h (32.7 km) terminando en un descanso de 9.5 h, a 3.8 km de la concentración de lugares en el extremo de su excursión, donde suponemos que se encontró con los caribúes. La duración promedio de estos tres periodos de movimiento fue de 15.7 h (± 2.5 sudeste); los descansos fueron de 7.3 h (± 1.5). La loba tardaba 72.5 h (3.0 d) en cubrir un mínimo de 95 km desde su madriguera hasta esta área cercana a los caribúes (figura 2). Permaneció allí (35.5 km²) 151.5 h (6.3 d) para luego dirigirse al sur rumbo al Lago del Enemigo donde se detuvo (31.9 km²) 74 h (3.1d) antes de regresar a su madriguera. La distancia máxima respecto a ésta —103 km— se registró 174.5 h (7.3 d) después de iniciarse la excursión, a 0433 del 27 de julio. El 23 de ese mes se

22 La clave colocada en el rectángulo de la parte inferior derecha del mapa incluye las áreas (sombreadas) donde se desplazaron los lobos y los caribúes, así como la ruta punteada de la loba 388 durante su excursión. Basándose en los resultados descritos en el mapa, los investigadores determinaron cuándo y dónde la loba podría haber encontrado al caribú y cómo los sitios de ambos habrían influido en su conducta de viaje.

23 El estudio se centra en la excursión de la loba (un largo viaje lejos del área de su madriguera). En el párrafo se incluyen mediciones detalladas de los movimientos diarios durante su viaje de dos semanas: hasta dónde llegó, a qué distancia se hallaba del caribú o reno con radiocollar, el tiempo de viaje y de reposo, la rapidez con que se desplazaba. Los autores usan la designación “distancia mínima recorrida” para indicar que no podían seguirla paso por paso, pues se limitaban a tomar muestras de los movimientos. Sabían que llegaría por lo menos hasta donde habían medido. Esto muestra cómo los científicos tratan de ser precisos al comunicar los resultados. Los obtenidos en este trabajo se describen gráficamente en el mapa de la figura 2.

24 Las mediciones de la loba 388 después de la excursión se hicieron para compararla con las del periodo previo a la excursión. Cuando efectúan una comparación, los científicos a menudo se sirven de *medias* —o promedios— de una serie de mediciones: distancia promedio, duración media, etcétera.

25 En las comparaciones los autores utilizaron cálculos estadísticos (F y df) a fin de averiguar si las diferencias entre las mediciones realizadas antes de la excursión y después de ella eran *estadísticamente significativas*, o sea lo bastante cercanas para ser consideradas esencialmente idénticas o similares.

26 Igual que en el caso de la loba 388, los investigadores midieron los movimientos de los caribúes durante el periodo de estudio. Las áreas donde éstos se desplazaron se muestran en la figura 2 con los polígonos sombreados que se mencionan en el segundo párrafo de la subsección.

27 En esta subsección se indica la distancia que separa a los depredadores de su presa, varió durante el periodo de estudio.

28 EXPLICACIÓN: Esta sección es la parte del proceso científico correspondiente a la *interpretación*.

29 En esta subsección se revisan las observaciones hechas en otros trabajos y se señala que éste encaja en los patrones de ellas.

30 Los autores exponen una *teoría* dominante que podría explicar por qué un lobo iría tan lejos con tal de satisfacer sus necesidades de energía, al mismo tiempo que lleva a sus cachorros el alimento atrapado cerca de la madriguera. Los resultados de la investigación parecen corresponder a este patrón.

encontraba a 8 km del caribú con collar, 4 días después de comenzada la excursión (tabla 1).

El viaje de regreso inició 0403 en el 2 de agosto, 318 h (13.24) después de dejar la madriguera. La loba siguió una ruta bastante directa de 18 h en el viaje de regreso, recorriendo una distancia de 75 km.

La distancia mínima cubierta durante la excursión fue 339 km. Se calcula que la velocidad mínima global fue 3.1 km/h en el viaje de ida y 4.2 km/h en el viaje de regreso.

24 **Periodo posexcursión:** Vimos a tres becerros cuando recobraron el collar el 20 de agosto, pero probablemente otros se habían ocultado en la vegetación.

La telemetría registró 13 series en busca de forraje durante el periodo posexcursión. La distancia promedio cubierta durante ellas fue 18.3 km (+ 2.7 sudeste, intervalo 1.2-47.7 km) y la distancia media más grande respecto a la madriguera fue de 7.1 km (+ 0.7 sudeste, intervalo 1.1-11.0 km). La duración promedio de las series fue 10.9 h (+ 2.4 sudeste, intervalo 1-33 h).

Cuando la loba 388 llegó a su madriguera el 2 de agosto, la distancia al caribú más cercano provisto de collar era 54 km y de 79 km (tabla 1) el 9 de agosto, una semana después de haber regresado.

Comparación entre la preexcursión y la posexcursión

25 No hallamos diferencias en la distancia promedio de las series en busca de alimento antes y después del periodo de excursión ($F = 1.5$, $df = 1$, 29 , $p = 0.24$). Asimismo la distancia máxima respecto a la madriguera era similar antes y después de la excursión ($F = 0.0004$, $df = 1$, 29 , $p = 0.95$). Sin embargo, la duración promedio de las series en busca de alimento de la loba 388 disminuyó 10.0 h después de terminado su largo viaje ($F = 3.1$, $df = 1$, 29 , $p = 0.09$).

26 **Monitoreo de los caribúes (renos)**

Movimientos de verano: El 10 de julio, cinco de los 11 caribúes provistos de collar con radio estaban dispersos en una distancia de 10 km, 140 al sur de sus territorios de reproducción (figura 1). En el mismo día tres de ellos se hallaban todavía allí, dos se encontraban entre esos territorios y los líderes; el tercero estaba perdido. Una semana después (julio 17), las hembras caribúes líderes provistas de collar se hallaban a 100 km más al sur (figura 1). Dos se encontraban a 5 km de distancia una de otra delante de las demás que estaban más dispersas. El 23 de julio, el caribú líder había recorrido 35 km más al sur y toda la manada estaba más dispersa. Las dos vacas más cercanas a él se encontraban a 26 y 33 km de distancia, con 37 km entre ellas. En el siguiente lugar (julio 29), el caribú situado más al sur se hallaba a 60 km. Todos estaban ahora en las áreas donde permanecieron durante toda la investigación (figura 2).

200 P.F. Frame, et al

Un polígono convexo mínimo (Mohr y Stumpf, 1966) alrededor de todos los sitios de los caribúes o renos —que había sido adquirido durante la investigación— abarcaba 85 119 km².

Respecto a la distancia con la madriguera de la loba: La distancia entre el caribú más cercano con collar y la madriguera se redujo de 241 km una semana antes de la excursión a 124 km el día en que comenzó. Lo más cerca que un caribú con collar llegó a la madriguera fue 43 km los días 29 y 30 de julio. Durante la investigación se localizaron cuatro caribúes con collar a una distancia de 100 km de la madriguera. Los cuatro estuvieron más cerca de la loba por lo menos un día durante el periodo registrado.

28 Explicación

Abundancia de las presas

Los caribúes o renos son la presa más importante de los lobos de las tundras (Clark, 1971; Kuyt, 1972; Stephenson y James, 1982; Williams, 1990). Pastan en extensas áreas; durante una parte del verano escasean o no están en el hábitat de los lobos (Heard y otros, 1996). Lo siguiente indica que había pocos cerca de la madriguera: por una parte, la larga distancia entre los provistos de radio y la madriguera la semana antes de la excursión; por la otra, el aumento del tiempo que la loba 388 dedicó a buscar alimento. Las observaciones de que los becerros eran dejados solos hasta 18 h —supuestamente mientras los adultos buscaban comida— vienen a corroborar el pequeño número de caribúes en esas áreas. La duración promedio de las series en busca de forraje disminuyó 10.0 h una vez concluida la excursión, cuando los caribúes estaban más cerca de la madriguera. Eso significa un aumento de los caribúes cercanos.

Excursión en busca de alimento

Un aspecto de la teoría de llevar forraje a un sitio central se refiere a la ventaja de devolver a los dependientes situados en un lugar central (la madriguera) las cargas de alimentos de diferente tamaño acarreados desde distancias variables (Orians y Pearson, 1979). Esto lo probó Carlson (1985) demostrando lo siguiente: el depredador en general consumía lejos de ese sitio la presa capturada; en cambio, daba a sus dependientes la capturada cerca. La loba 388 pasó 7.2 días en un área cercana a los caribúes antes de dirigirse a un lugar situado a 23 km de regreso a la madriguera donde pasó otros 3.1 días, seguramente cazando caribúes. Inició el viaje de regreso desde este sitio más cercano, dirigiéndose hacia la madriguera. Mientras se hallaba lejos, quizá hizo una o más cacerías exitosas y satisfizo sus necesidades de energía antes de regresar a la madriguera. Otra posibilidad consiste en que haya efectuado varios intentos de cazar y que luego se haya alimentado

antes de emprender el viaje de regreso. No sabemos si llevó comida a sus crías, pero esa conducta estaría apoyada por la teoría de llevar alimento a un sitio central.

31 Otros investigadores describieron los viajes redondos hechos por los lobos y los llamaron incursiones “extraterritoriales” o “predispersión” (Fritts y Mech, 1981; Messier, 1985; Ballard y otros, 1997; Merrill y Mech, 2000). Por lo regular los lobos jóvenes (1-3 años de edad) son los que hacen esos movimientos en áreas donde los territorios anuales se mantienen y las presas son bastante sedentarias (Fritts y Mech, 1981; Messier, 1985). La larga excursión de la loba 388 se distingue en que esos lobos de la tundra no mantienen territorios anuales (Walton y otros, 2001) y en que las presas principales emigran a través de extensas zonas (Gunn y otros, 2001).

Otra diferencia entre la excursión de la loba 388 y las registradas anteriormente radica en que ella es una hembra madura en edad de procrear. Ningún estudio dedicado a los lobos territoriales ha señalado que las adultas en edad de reproducirse realizan movimientos extraterritoriales durante el verano (Fritts y Mech, 1981; Messier, 1985; Ballard y otros, 1997; Merrill y Mech, 2001). No obstante, Walton y sus colegas (2001) también aseguran que las lobas en edad de procrear realizaron excursiones.

Dirección del movimiento

32 La explicación de las rutas bastante directas que la loba 388 tomó hacia los caribúes (renos) incluye la influencia del paisaje y la experiencia. Teniendo en cuenta la duración de su viaje y los sitios de los caribúes, podría haberlos perdido por completo o el encuentro con ellos se habría retrasado de haberse dirigido al noreste.

Según una posibilidad razonable, su ruta estuvo subordinada al territorio. Las planicies sin árboles están entrecruzadas con senderos que durante siglos recorrieron miles de caribúes y otros animales para llegar a las tundras (Kelsall, 1968; Thorpe y otros, 2001). En el cruce de ríos, de lagos y de penínsulas estrechas los senderos convergen y conducen hacia los territorios de reproducción y veranigos de los caribúes. Los lobos los utilizan para viajar (Paquet y otros, 1996; Mech y Boitani, 2003; P. Frame, observación personal). En conclusión, posiblemente el paisaje rige los movimientos del animal guiándolo a donde las pistas —entre ellas el olor de los caribúes en el viento o de otros lobos— pueden conducirlo a los caribúes.

33 Otra posibilidad es que la loba 388 supiera dónde encontrar los caribúes en el verano. A veces los lobos sexualmente inmaduros de las tundras los siguen hacia los territorios de reproducción (D. Heard, datos inéditos). Quizá esta loba había emprendido esos viajes en años anteriores y había cazado caribúes. De ser así, en épocas de una escasez local de presas podría dirigirse a zonas donde ya había cazado antes con éxito. El monitoreo continuo de los lobos de las tundras podría contestar las preguntas sobre cómo satisfacen sus necesidades alimenticias cuando hay pocos caribúes cerca de sus madrigueras.

A menudo los caribúes forman grandes grupos al desplazarse al sur de la línea de árboles (Kelsall, 1968). Después que una manada cruza un área, su olor persiste semanas enteras (Thorpe y otros, 2001:104). Posiblemente la loba 388 lo olfateó en el viento, que soplaba del noreste en los días 19-21 de julio (Environment Canada, 2003) al mismo tiempo en que emprendió el viaje. Muchos factores —entre ellos la intensidad del olor, la dirección y fuerza del viento— hacen difícil examinar sistemáticamente en el campo la detección de olores por parte de los lobos (Harrington y Asa, 2003). Sin embargo, la gente percibe a más de 100 km algunos olores como los de incendios forestales o los de refinerías de petróleo. La capacidad olfativa de los perros, que se asemeja a la de los lobos, es de 100 a un millón de veces mayor (Harrington y Asa, 2003). Es, pues, razonable suponer que en condiciones adecuadas de viento el olor de muchos caribúes que viajen juntos podría ser detectado por lobos desde grandes distancias. Se desencadenaría así una larga serie de excursiones en busca de forraje.

Rapidez del viaje

Mech (1994) señaló que la rapidez con que los osos del Ártico recorren suelos áridos es 8.7 km/h durante un viaje normal y de 10.0 km/h cuando regresan a su madriguera, lo cual significa una diferencia de 1.3 km/h. Estas velocidades se basan en la observación directa y excluyen los periodos en que los lobos se desplazan lentamente o no se desplazan en absoluto. Las velocidades calculadas por nosotros no incluyen dichos periodos. Pero nuestro patrón se parece al de Mech (1994): el viaje de regreso era 1.6 km/h más rápido que el regular. Quizá se debió a la necesidad de llevar alimento a la madriguera. La supervivencia de las crías aumenta con el número de adultos de la manada que pueden llevarlo (Harrington y otros, 1983). Por tanto, al aumentar la velocidad del viaje de regreso, también podría mejorar la capacidad reproductiva de la loba al proporcionar con más rapidez alimento a sus crías.

Destino de los cachorros de la loba 388

La loba 388 cuidaba a sus cachorros durante las observaciones de la madriguera. Se estima que los cachorros tenían seis semanas de edad y se vio que se alejaban hasta 800 m de la madriguera. Recibían un poco de alimento regurgitado de dos de las hembras, pero se les desatendía por periodos prolongados. La excursión comenzó 16 días después de nuestras observaciones; así que es poco probable que los cachorros hayan cubierto la distancia recorrida por la loba 388. En caso de que hubieran muerto, la habrían liberado de la responsabilidad parental y le habrían permitido un movimiento largo.

Nuestras observaciones y la ubicación de los caribúes provistos de collar con radio indican que las presas iban

31 En estos dos párrafos los autores ofrecen explicaciones alternas de la excursión de los lobos ofrecidas por otros investigadores, pero al parecer el trabajo no las apoya.

32 Los autores exponen los motivos por los que la loba 388 se dirigió a donde se hallaban los caribúes. Aplican a este caso lo que aprendieron en trabajos anteriores, señalando que la configuración del terreno influyó ciertamente. Nótese que nos dan una descripción clara del paisaje.

33 Los autores dicen que posiblemente la loba 388 aprendió en viajes de veranos anteriores el lugar donde estaban los caribúes. Las dos últimas oraciones proponen ideas para investigaciones futuras.

34 O quizá la loba 388 siguió el olor de los caribúes. Los autores admiten la dificultad de demostrarlo, pero mencionan otro campo de investigaciones futuras.

35 Los autores aseguran que los resultados de este estudio corroboran los anteriores sobre la rapidez con que los lobos se dirigen hacia la madriguera y se alejan de ella. En la última oración señalan la manera en que los patrones observados encajarían en la teoría de la evolución.

36 Los autores también se refieren a la suerte de los cachorros de la loba 388, mientras estaba de viaje. Esto nos lleva a...

37 La descripción de la crianza cooperativa de los cachorros y luego la idea de cómo este estudio y lo que conocemos sobre la crianza cooperativa podrían encajar en las estrategias del animal tendientes a la supervivencia de la especie. Una vez más los autores presentan la teoría más general de la evolución y la manera en que podría explicar algunos de sus resultados.

38 Y otra vez insisten en que este experimento muestra varias áreas donde otros trabajos arrojarán un poco de luz.

39 En conclusión, a juicio de los autores su investigación apoya la hipótesis que se prueba aquí. Se refieren a los efectos que el aumento de la actividad humana tiene en las tundras y que predijeron sus resultados.

40 AGRADECIMIENTOS: Los autores mencionan el apoyo de otras instituciones, compañías e individuos. También se mencionan los permisos y subsidios que permitieron llevar a cabo la investigación.

41 BIBLIOGRAFÍA: Lista de los trabajos citados en el informe. Puede parecer tediosa pero es parte esencial de los informes científicos. Contiene las fuentes en que se basa la investigación. Ofrece a los lectores abundantes recursos para profundizar el tema. Gran parte de ellos constituirán el fundamento de estudios científicos futuros como éste.

escaseando en el área de la madriguera conforme avanzaba el verano. La loba 388 pudo haber abandonado a sus cachorros para buscar alimento para ella. Pero regresó al finalizar la excursión y fue vista cerca de ellos. De hecho, buscó alimento con un patrón similar antes y después de la excursión, lo cual indica que volvió a ocuparse de sus cachorros al regresar a la madriguera.

37 He aquí una posibilidad más probable: una o las otras dos hembras que amamantaban cuidaban a los cachorros en ausencia de la loba 388. Las tres hembras de esta madriguera no fueron vistas con ellos al mismo tiempo. Sin embargo, dos semanas antes observamos en otra madriguera a tres hembras que atendían a seis cachorros. Allí las tres fueron vistas alimentándose unas a otras e intercambiando lugares mientras los amamantaban. Esa situación en la madriguera de la loba 388 podría haber creado condiciones que permitieran a una o a varias alejarse de allí durante un tiempo, reanudando después sus deberes parentales. Sin embargo, los cachorros habrían sido destetados a las ocho semanas de edad (Packard y otros, 1992); así que las adultas que no amamantaban podrían haberlos atendido, como sucede con tanta frecuencia entre las manadas de lobos (Packard y otros, 1992; Mech y otros, 1999).

La crianza cooperativa de muchos cachorros por un grupo podría facilitar que algunas lobas en edad reproductiva buscaran alimento en sitios distantes durante los periodos veraniegos de escasez. Desde 1997 hemos visto en una o varias madrigueras a muchas hembras que amamantan. Esta estrategia reproductiva quizá refleja la adaptación a recursos alimenticios temporal y espacialmente impredecibles. Todas las posibilidades citadas requieren estudio ulterior, pero ponen de manifiesto tanto la adaptabilidad de los lobos a vivir en sitios áridos como su dependencia de los caribúes o renos.

38 Según otros investigadores (Kuyt, 1972; Walton y otros, 2001) y el conocimiento ecológico tradicional (Thorpe y otros, 2001), el movimiento de largo alcance de los lobos se debe a la disponibilidad de caribúes. Nuestro informe demuestra una rápida y extrema respuesta a la distribución y movimientos de esos animales durante el verano. La intensificación de la actividad humana en las tundras (minería, construcción de carreteras, oleoductos y ecoturismo) puede influir en los patrones de los movimientos, modificando además las interacciones entre los lobos y caribúes de la región. El monitoreo continuo de ambas especies nos ayudará a determinar si el cambio antropogénico está afectando a la asociación.

40 Agradecimientos

Esta investigación contó con el apoyo de los siguientes organismos e instituciones: Department of Resources, Wildlife and Economic Development, Government of the Northwest Territories; Department of Biological Sciences de la University of Alberta; Natural Sciences and Engineer-

ing Research Council of Canada; Department of Indian and Northern Affairs Canada; Canadian Circumpolar Institute; DeBeers Canada, Ltd. Lorna Ruechel colaboró realizando las observaciones de las madrigueras. A. Gunn aportó datos sobre la ubicación de los caribúes. Agradecemos a Dave Mech habernos permitido utilizar los radio-collares. M. Nelson, A. Gunn y tres revisores anónimos hicieron comentarios útiles a los primeros borradores del manuscrito. Esta investigación se hizo con el Wildlife Research Permit-WL002948 concedido por el Government of the Northwest Territories, Department of Resources, Wildlife, and Economic Development.

41 Bibliografía

- BALLARD, W.B., AYRES, L.A., KRAUSMAN, P.R., REED, D.J. y FANCY, S.G. 1997. Ecology of wolves in relation to a migratory caribou herd in northwest Alaska. *Wildlife Monographs* 135: 47 p.
- BROWN, M.B. y FORSYTHE, A.B. 1974. Robust tests for the equality of variances. *Journal of the American Statistical Association* 69: 364-367.
- CARLSON, A. 1985. Central place foraging in the red-backed shrike (*Lanius collurio* L.): Allocation of prey between forager and sedentary consumer. *Animal Behaviour* 33: 664-666.
- CLARK, K.R.F. 1971. Food habits and behavior of the tundra wolf on central Baffin Island. Tesis doctoral. University of Toronto, Ontario, Canadá.
- ENVIRONMENT CANADA. 2003. National climate data information archive. Disponible en línea: http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/Welcome_e.html
- FOURNIER, B. y GUNN, A. 1998. Musk ox numbers and distribution in the NWT, 1997. File Report No. 121. Yellowknife: Department of Resources, Wildlife, and Economic Development, Government of the Northwest Territories. 55 p.
- FRITTS, S.H. y MECH, L.D. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northwestern Minnesota. *Wildlife Monographs* 80: 79 p.
- GUNN, A., DRAGON, J. y BOULANGER, J. 2001. Seasonal movements of satellite-collared caribou from the Bathurst herd. Final Report to the West Kitikmeot Slave Study Society, Yellowknife, NWT. 80 p. Disponible en línea: http://www.wkss.nt.ca/HTML/08_ProjectsReports/PDF/SeasonalMovementsFinal.pdf
- HARRINGTON, F.H. y ASA, C.S. 2003. Wolf communication. In: Mech, L.D., y Boitani, L., eds. *Wolves: Behavior, ecology, and conservation*. Chicago: University of Chicago Press. 66-103.
- HARRINGTON, F.H., MECH, L.D. y FRITTS, S.H. 1983. Pack size and wolf pup survival: Their relationship under varying ecological conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13: 19-26.
- HARRIS, S.A. 1986. Permafrost distribution, zonation and stability along the eastern ranges of the cordillera of North America. *Arctic* 39(1): 29-38.
- HEARD, D.C. y WILLIAMS, T.M. 1992. Distribution of wolf dens on migratory caribou ranges in the Northwest

- Territories, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1504–1510.
- HEARD, D.C., WILLIAMS, T.M. y MELTON, D.A. 1996. The relationship between food intake and predation risk in migratory caribou and implication to caribou and wolf population dynamics. *Rangifer Special Issue* No. 2: 37–44.
- KELSALL, J.P. 1968. The migratory barren-ground caribou of Canada. *Canadian Wildlife Service Monograph Series* 3. Ottawa: Queen's Printer. 340 p.
- KUYT, E. 1962. Movements of young wolves in the Northwest Territories of Canada. *Journal of Mammalogy* 43: 270–271.
- . 1972. Food habits and ecology of wolves on barren-ground caribou range in the Northwest Territories. *Canadian Wildlife Service Report Series* 21. Ottawa: Information Canada. 36 p.
- MECH, L.D. 1994. Regular and homeward travel speeds of Arctic wolves. *Journal of Mammalogy* 75: 741–742.
- MECH, L.D. y BOITANI, L. 2003. Wolf social ecology. In: Mech, L.D. y Boitani, L., eds. *Wolves: Behavior, ecology, and conservation*. Chicago: University of Chicago Press. 1–34.
- MECH, L.D. y GESE, E.M. 1992. Field testing the Wildlink capture collar on wolves. *Wildlife Society Bulletin* 20: 249–256.
- MECH, L.D., WOLFE, P. y PACKARD, J.M. 1999. Regurgitative food transfer among wild wolves. *Canadian Journal of Zoology* 77: 1192–1195.
- MERRILL, S.B. y MECH, L.D. 2000. Details of extensive movements by Minnesota wolves (*Canis lupus*). *American Midland Naturalist* 144: 428–433.
- MERRILL, S.B., ADAMS, L.G., NELSON, M.E. y MECH, L.D. 1998. Testing releasable GPS radiocollars on wolves and white-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin* 26: 830–835.
- MESSIER, F. 1985. Solitary living and extraterritorial movements of wolves in relation to social status and prey abundance. *Canadian Journal of Zoology* 63: 239–245.
- MOHR, C.O. y STUMPF, W.A. 1966. Comparison of methods for calculating areas of animal activity. *Journal of Wildlife Management* 30: 293–304.
- MUSIANI, M. 2003. Conservation biology and management of wolves and wolf-human conflicts in western North America. Tesis doctoral. University of Calgary, Calgary, Alberta, Canada.
- ORIAN, G.H. y PEARSON, N.E. 1979. On the theory of central place foraging. In: Mitchell, R.D., and Stairs, G.F., eds. *Analysis of ecological systems*. Columbus: Ohio State University Press. 154–177.
- PACKARD, J.M., MECH, L.D. y REAM, R.R. 1992. Weaning in an arctic wolf pack: Behavioral mechanisms. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1269–1275.
- PAQUET, P.C., WIERZCHOWSKI, J. y CALLAGHAN, C. 1996. Summary report on the effects of human activity on gray wolves in the Bow River Valley, Banff National Park, Alberta. In: Green, J., Pacas, C., Bayley, S., and Cornwell, L., eds. *A cumulative effects assessment and futures outlook for the Banff Bow Valley*. Prepared for the Banff Bow Valley Study. Ottawa: Department of Canadian Heritage.
- STEPHENSON, R.O. y JAMES, D. 1982. Wolf movements and food habits in northwest Alaska. In: Harrington, F.H., and Paquet, P.C., eds. *Wolves of the world*. New Jersey: Noyes Publications. 223–237.
- THORPE, N., EYEGETOK, S., HAKONGAK, N. y QITIRMIUT ELDERS. 2001. The Tuktu and Nogak Project: A caribou chronicle. Final Report to the West Kitikmeot/Slave Study Society, Ikaluktuutiak, NWT. 160 p.
- TIMONEY, K.P., LA ROY, G.H., ZOLTAI, S.C. y ROBINSON, A.L. 1992. The high subarctic forest-tundra of northwestern Canada: Position, width, and vegetation gradients in relation to climate. *Arctic* 45(1): 1–9.
- WALTON, L.R., CLUFF, H.D., PAQUET, P.C. y RAMSAY, M.A. 2001. Movement patterns of barren-ground wolves in the central Canadian Arctic. *Journal of Mammalogy* 82: 867–876.
- WILLIAMS, T.M. 1990. Summer diet and behavior of wolves denning on barren-ground caribou range in the Northwest Territories, Canada. Tesis de maestría en ciencias. University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4a. ed. Nueva Jersey: Prentice Hall. 663 p.

Apéndice III. Respuestas a ejercicios de autoevaluación y problemas de genética

Los números en cursivas hacen referencia a las secciones correspondientes.

CAPÍTULO 1

1. Átomos	1.1
2. célula	1.1
3. Animales	1.3
4. energía, nutrientes	1.2
5. Homeostasis	1.2
6. Dominios	1.3
7. d	1.2
8. d	1.2
9. Reproducción	1.2
10. observable	1.5
11. Mutaciones	1.4
12. adaptativo	1.4
13. b	1.6
14. c	1.1
e	1.4
d	1.6
f	1.6
a	1.6
b	1.3

CAPÍTULO 2

1. marcadores	2.2
2. b	2.3
3. compuesto	2.3
4. electronegatividad	2.3
5. covalente polar	2.4
6. número atómico	2.1
7. e	2.5
8. hidrofóbico	2.5
9. d	2.6
10. soluto	2.5
11. ácido	2.6
12. iones hidrógeno (H ⁺) o iones hidroxilo (OH ⁻)	2.6
13. sistema amortiguador	2.6
12. c	2.5
b	2.1
d	2.1
a	2.5

CAPÍTULO 3

1. cuatro	3.1
2. carbohidrato	3.3
3. f	3.3, 3.7
4. dobles enlaces covalentes	3.4
5. Falso	3.4
6. colas de ácidos grasos	3.4
7. e	3.4
8. d	3.3, 3.5
9. d	3.6
10. d	3.7
11. c	3.4
12. c	3.5
e	3.7
b	3.4
d	3.7
a	3.3
f	3.4

CAPÍTULO 4

1. célula	4.2
2. Falso (todos los protistas son eucariontes)	4.6
3. fosfolípidos	4.2
4. c	4.2
5. eucariontes	4.6
6. lípidos, proteínas	4.9
7. núcleo	4.8
8. pared celular	4.12
9. Falso (las paredes celulares encapsulan la membrana plasmática de muchas células)	4.12
10. lisosomas	4.9
11. c	4.11
f	4.11

a	4.2
e	4.9
d	4.9
b	4.9

CAPÍTULO 5

1. c	5.1
2. c	5.1
3. mosaico fluido	5.1
4. a	5.2
5. a	5.2
6. adhesión	5.2
7. más, menos	5.3
8. oxígeno (CO ₂ , agua, etc.)	5.3
9. b	5.4
10. a	5.6
11. presión hidrostática (o presión de turgencia)	5.6
12. e	5.5
13. d, b, e, a	5.5
14. d	5.5
g	5.4
a	5.2
e	5.4
c	5.1
b	5.3
f	5.2

CAPÍTULO 6

1. c	6.1
2. d	6.1
3. b, c	6.1
4. d	6.2
5. b	6.2
6. c, d	6.2, 6.4
7. d	6.3
8. e	6.4
9. c	6.4
10. c	6.3
11. a	6.3
12. c	6.2
g	6.3
d	6.1
b	6.2
f	6.4
a	6.3
e	6.1

CAPÍTULO 7

1. dióxido de carbono, luz (o luz solar)	7.1, 7.8
2. b	7.1
3. a	7.3
4. b	7.3
5. c	7.3
6. d	7.4
7. c	7.3
8. b	7.6
9. e	7.6
10. PGA; oxaloacetato	7.7
11. oxígeno gaseoso (O ₂)	7.8
12. El gato, el ave y la oruga son heterótrofos. Las algas son autótrofas	7.8
13. c	7.6
a	7.6
b	7.4
d	7.4

CAPÍTULO 8

1. Falso (las plantas fabrican ATP también por respiración aeróbica)	8.1
2. d	8.2
3. a	8.1
4. c	8.2
5. b	8.1

6. e	8.3
7. b	8.3
8. c	8.4
9. c	8.5
10. b	8.5
11. d	8.7
12. b	8.1
c	8.5
a	8.3
d	8.4

CAPÍTULO 9

1. d	9.1
2. b	9.1
3. c	9.1
4. d	9.2
5. a	9.2
6. c	9.2
7. a	9.2
8. Véase la figura 9.6	9.3
9. b	9.2
10. a	9.5
11. cinasa, factor de crecimiento, factor de crecimiento epidérmico, supresor tumoral se mencionan en su totalidad en este capítulo	9.5
12. d	9.3
b	9.3
c	9.3
a	9.3

CAPÍTULO 10

1. c	10.1
2. d	10.1
3. alelos	10.1
4. d	10.1
5. d	10.2
6. b	10.2
7. d	10.2
8. d	10.3
9. la meiosis da origen a combinaciones de alelos distintas a las de los padres	10.1, 10.4
10. las cromátidas hermanas se han separado	10.3
11. d	10.2
a	10.1
c	10.3
b	10.2

CAPÍTULO 11

1. a	11.1
2. variación continua	11.7
3. b	11.1
4. a	11.1
5. b	11.1
6. c	11.2
7. a	11.4
8. b	11.2
9. d	11.3
10. c	11.5
11. a	11.5
12. b	11.3
d	11.2
a	11.1
c	11.1

CAPÍTULO 12

1. d	12.1
2. c	12.1
3. b	12.2
4. b	12.2
5. las tres mencionadas en el texto son la hemofilia, el daltonismo y la	

distrofia muscular de Duchenne (DMD)	12.4
6. Los genes para los fotoreceptores a la luz roja y verde se encuentran localizados en el cromosoma X	12.4
7. Falso	12.4
8. d	12.4
9. e	12.5
10. d	12.6
11. Verdadero	12.6
12. c	12.6
13. a	12.7
14. c	12.6
e	12.5
f	12.6
b	12.5
a	12.1
d	12.6

CAPÍTULO 13

1. bacterias	13.1
2. c	13.2
3. d	13.2
4. c	13.2
5. a	13.3
6. d	13.3
7. b	13.3
8. 3'-CCAAAGAAGTCTCT-5'	13.3
9. d	13.4
10. d	13.1
b	13.4
a	13.2
f	13.2
e	13.3
g	13.3
c	13.2

CAPÍTULO 14

1. c	14.1
2. promotor	14.2
3. enlaces fosfato de alta energía de nucleótidos libres	14.1
4. solo	14.1
5. b	14.1
6. b	14.3
7. 64	14.3
8. c	14.3
9. a	14.3
10. d	14.4
11. Glicina-Fenilalanina-Fenilalanina-Lisina-Arginina	14.3
12. Se mencionan en el texto el error durante la replicación, la ionización de radiación no ionizante, los elementos de transposición y los químicos tóxicos	14.5
13. c	14.3
d	14.1
e	14.4
a	14.3
f	14.3
g	14.3
b	14.5

CAPÍTULO 15

1. d	15.1
2. b	15.1
3. d	15.1
4. factores de transcripción	15.1
5. b	15.1
6. c	15.1

7. a	15.2
8. b	15.2
9. b	15.2
10. c	15.2
11. c	15.3
12. d	15.3
13. c	15.4
14. operón	15.4
15. f	15.2
a	15.2
b	15.4
e	15.2
c	15.1
d	15.1

CAPÍTULO 16

1. c	16.1
2. plásmido	16.1
3. b	16.1
4. b	16.2
5. biblioteca de ADN	16.2
6. d	16.2
7. b	16.3
8. d	16.3
9. b	16.10
d	16.1
e	16.10
f	16.7
10. Terapia génica	16.10
11. c	16.4
g	16.7
d	16.2
e	16.10
a	16.6
f	16.6
b	16.1

CAPÍTULO 17

1. d	17.1
2. c	17.1
3. b	17.1
4. d	17.2-17.4
5. d	17.6
6. d	17.5, 17.6, 17.9
7. a	17.7
8. 65.5	17.7
9. a, c, e, f, g, h	Introducción, 17.2, 17.8
10. Gondwana	17.8
11. a	17.3
g	17.1
e	17.3
f	17.6
c	17.2
b	17.2
d	17.5

CAPÍTULO 18

1. poblaciones	18.1
2. b	18.1
3. a	18.1
4. c	18.3
5. b, c	18.5
6. d	18.4
7. a, d	18.5
8. c	18.6
9. polimorfismo equilibrado	18.6
10. Flujo génico	18.8
11. especiación	18.10
alopátrica	18.8
12. c	18.3
d	18.1
f	18.7
b	18.12
e	18.12
a	18.12

CAPÍTULO 19		CAPÍTULO 23		6. c	26.7	10. Un melocotón es una	13. d	34.9
1. d	19.2	1. c	23.1	7. f	26.7	drupa.	g	34.5
2. b	19.2	2. a	23.2	8. a	26.9	30.3, 30.5	f	34.7
3. c	19.4	3. a	23.2	9. c	26.10	f	a	34.5
4. b	19.3	4. falso	23.4	10. f	26.14	g	c	34.9
5. d	19.4	5. a	23.3	11. b	26.1	e	e	34.3
6. neutral	19.4	6. b	23.3	h	26.4	d	b	34.4
7. c	19.1	7. c	23.4	g	26.5	b	h	34.2
8. c	19.1	8. a	23.5	f	26.9	a		
9. b	19.1	9. d	23.3, 23.4	c	26.10			
10. b	19.1	10. b	23.6	d	26.11	CAPÍTULO 31		
a	19.1	11. cierto	23.6	a	26.11	1. c	31.2	35.1
d	19.3	12. b	23.8	e	26.13	2. e	31.2	35.2
c	19.2	13. d	23.3			3. d	31.4	35.3
e	19.4	c	23.4	CAPÍTULO 27		4. a	31.6	35.4
f	19.2	a	23.7	1. crecimiento	27.1	5. b y d	31.3, 31.4	35.6
		b	23.8	2. b	27.1	6. c	31.5	35.6
CAPÍTULO 20		14. c	23.6	3. d	27.2	7. c	31.2	35.8
1. b	20.1	h	23.2	4. c	27.2	e	31.2	35.8
2. oxígeno	20.1	a	23.2	5. a	27.2	b	31.2, 31.4	35.10
3. b	20.1	b	23.2	6. c	27.3	a	31.2	35.12
4. c	20.2	e	23.8	7. positivo	27.3	d	31.2	
5. a	20.2	f	23.9	8. a	25.5			
6. ribozima	20.2	d	23.4	9. c	27.6	CAPÍTULO 32		
7. a	20.3	g	23.4	10. a	27.6	1. Epitelial	32.1	35.13
8. c	20.3			11. b	27.5	2. c	32.1	35.10
9. b	20.4	CAPÍTULO 24		d	27.1	3. a	32.2	35.3
10. d	20.4	1. c	24.1	a	27.6	4. b	32.2	35.8
11. endosimbiosis	20.4	2. a	24.1	c	27.3	5. b	32.3	35.12
12. estromatolito	20.3	3. b	24.3	e	27.3	6. plasma	32.3	
13. c	20.3	4. c	24.4	f	27.3	7. c	32.3	
14. b	20.6	5. d	24.5			8. c	32.4	
15. f	20.1	6. c	24.5	CAPÍTULO 28		9. d	32.5	
c	20.2	7. c	24.5	1. izquierda, eudicotiledó-		10. músculo esquelético	32.4	
d	20.5	8. c	24.4	neas; derecha, monocoti-		11. neurona motora	32.5	
a	20.5	9. a	24.6	ledóneas	28.1	12. a	32.7	
b	20.5	10. mutualismo	24.6	2. a	28.1	13. c	32.7	
e	20.5	11. b	24.3	3. d	28.6	14. b	32.2	
		12. Falso	24.6	4. c	28.6	i	32.2	
CAPÍTULO 21		13. d	24.7	5. c	28.2	e	32.6	
1. c	21.1	14. c	24.4	6. c	28.2	c	32.6	
2. b	21.3	15. b	24.2	7. b	28.2	a	32.3	
3. d	21.2	a	24.4	8. b	28.2	d	32.4	
4. ARN	21.2	f	24.6	9. d	28.6	f	32.4	
5. d	21.5	d	24.5	10. b	28.1	h	32.3	
6. c	21.5	e	24.3	d	28.6	g	32.1	
7. c	21.6	g	24.6	e	28.2			
8. d	21.6	c	24.3	c	28.2	CAPÍTULO 33		
9. b	21.6			f	28.5	1. a	33.1	
10. c	21.6	CAPÍTULO 25		a	28.6	2. c	33.3	
11. c	21.5	1. Cierta	25.1			3. d	33.3	
12. ADN	21.5	2. celoma	25.1	CAPÍTULO 29		4. Falso	33.4	
13. b	21.8	3. coanoflagelados	25.2	1. e	29.1	5. a	33.5	
14. pandémico	21.8	4. a	25.4	2. Casparia	29.2	6. a	33.5	
15. d	21.5	5. a	25.5	3. e	29.2	7. c	33.6, 33.7	
e	21.5	6. a	25.6	4. b	29.2	8. c	33.8	
b	21.1	7. c	25.6, 25.7	5. c	29.3	9. b	33.8	
f	21.5	8. c	25.12	6. d	29.3	10. c	33.9	
g	21.7	9. b	25.8	7. a	29.4	11. a	33.8, 33.13	
a	21.3	10. c	25.4	8. d	29.3	12. Cierta	33.13	
c	21.5	11. c	25.12, 25.17	9. c	29.5	13. f	33.9	
CAPÍTULO 22		12. equinodermos	25.18	10. c	29.4	d	33.6	
1. Cierta	22.1	13. b	25.2	11. c	29.4	g	33.11	
2. mitocondria	22.2	j	25.3	g	29.1	b	33.10, 33.12	
3. sílice	22.3, 22.7	d	25.4	e	29.5	h	33.11	
4. c	22.5	i	25.5	b	29.2	a	33.10	
5. b	22.7	c	25.6	d	29.3	e	33.13	
6. cianobacteria	22.1, 22.9	a	25.11	a	29.3	i	33.9	
7. rojo	22.1	g	25.7	f	29.5	c	33.10	
8. alternancia de		e	25.12					
generaciones	22.7	f	25.8	CAPÍTULO 30		CAPÍTULO 34		
9. a	22.4	h	25.18	1. b	30.1	1. a	34.1	
10. c	22.11	CAPÍTULO 26		2. c	30.5, 30.6	2. c	34.1	
11. c	22.10	1. notocordia, cordón ner-		3. b	30.3	3. c	34.2	
12. d	22.2	vioso dorsal, faringe con		4. b	30.3	4. e	34.3	
g	22.6	hendiduras branquiales,		5. a	30.5	5. a	34.2	
a	22.5	cola extendida más allá		6. c	30.5	6. b	34.4	
b	22.7	del ano	26.1	7. por ejemplo, polen o		7. b	34.5	
f	22.7	2. Todos ellos	26.1	néctar	30.2	8. a	34.5	
h	22.10	3. a	26.2	8. c	30.7	9. b	34.9	
e	22.9	4. c	26.3, 26.4	9. Una papaya es una		10. a	34.8	
c	22.11	5. peces de aletas		baya.	30.6	11. b	34.8	
		lobuladas	26.4			12. Véase la figura 34.17		

antígenos, aproximadamente	38.4	7. a	40.4	a	42.2	3. c	45.2	14. a	47.9
5. autorreconocimiento y reconocimiento de agentes externos, especificidad, diversidad, memoria	38.5	8. b	40.5	i	42.4	4. b	45.3	15. d	47.1
6. d	38.6	9. b	40.9	e	42.4	5. a	45.3	e	47.1
7. b	38.9	10. Cierto	40.7	f	42.8	6. d	45.4	c	47.1
8. b	38.7	11. b	40.7	g	42.4	7. d	45.5	b	47.1
9. e	38.8	12. a	40.7			8. b	45.7	a	47.1
10. b	38.8	13. c	40.8	CAPÍTULO 43		9. d	45.9	f	47.4
11. b	38.9	14. f	40.4	1. b	43.1	10. a	45.10		
12. g	38.8	9. b	40.6	2. Falso	43.2	11. c	45.4	CAPÍTULO 48	
b	38.7	a	40.4	3. a	43.4	d	45.3	1. d	48.1
a	38.1	d	40.4	4. d	43.4	a	45.3	2. c	48.2
e	38.7	e	40.4	5. c	43.4	e	45.4	3. d	48.3
f	38.10	c	40.4	d	43.3	b	45.4	4. a	48.3
c	38.4			a	43.1			5. a	48.1
CAPÍTULO 39		CAPÍTULO 41		b	43.1	CAPÍTULO 46		6. e	48.4
1. a	39.1	1. c	41.2	e	43.4	1. d	46.1	7. d	48.4
2. d	39.1	2. b	41.3	6. c	43.7	2. d	46.1	8. c	48.7
3. a	39.3	3. a	41.4	7. a	43.7	3. d	46.1	9. a	48.11
4. a	39.4	4. b	41.4	8. c	43.9	4. e	46.3	10. d	48.12, 48.16
5. c	39.5	5. a	41.5	9. c	43.10	5. b	46.3	11. d	48.16
6. d	39.6	6. b	41.6	10. b	43.12	6. b	46.4	12. d	48.11
7. a	39.6	7. a	41.6	11. 4	43.8	7. a	46.4	h	48.7
8. Cierto	39.6	8. d	41.7	3	43.7	b	46.2	e	48.6
9. a	39.7	9. Falso	41.4	2	43.7	c	46.1	c	48.7
10. c	39.9	10. c	41.4	1	43.7	d	46.6	b	48.14
11. b	39.1, 39.9	a	41.4	5	43.8	e	46.3	g	48.10
12. Falso	39.7	b	41.4	6	43.8	8. b	46.8	a	48.8
13. d	39.5	e	41.6	12. a	43.8	9. Falso	46.6	f	48.16
h	39.5	d	41.10			10. c	46.9		
f	39.5	11. d	41.9	CAPÍTULO 44		d	46.11	CAPÍTULO 49	
e	39.1	12. b	41.10	1. d	44.1	a	46.8	1. Cierto	49.1
g	39.5	13. False		2. b	44.1	e	46.8	2. b	49.1
c	39.5	CAPÍTULO 42		3. c	44.3	b	46.9	3. b	49.1
b	39.5	1. b	42.1	4. a	44.4	g	46.9	4. a	49.2
a	39.5	2. a	42.2	5. a	44.4	f	46.3	5. b	49.2
CAPÍTULO 40		3. c	42.2	6. b	44.5	CAPÍTULO 47		6. c	49.3
1. d	40.1	4. b	42.3	7. d	44.6	1. a	47.1	7. c	49.4
2. b	40.4	5. b	42.4	8. c	44.6	2. d	47.1	8. a	49.4
3. c	40.5	6. c	42.4	9. e	44.7	3. d	47.1	9. Cierto	49.5
4. b	40.5	7. c	42.5	10. c	44.7	4. d	47.1	10. d	49.5
5. a	40.5	8. a	42.5	11. Cierto	44.7	5. d	47.3	11. a	49.7
6. c	40.6	9. d	42.8	12. c	44.2	6. d	47.4	12. f	49.8
		10. a	42.9	d	44.7	7. c	47.6	d	49.4
		11. a	42.3	b	44.1, 44.2	8. b	47.7	a	49.1
		c	42.3	a	44.2	9. d	47.7	g	49.4
		b	42.4	e	44.4	10. d	47.8	b	49.6
		d	42.2	CAPÍTULO 45		11. d	47.10	c	49.8
		12. a, c, a, c, a, c, b	42.10	1. a	45.1	12. c	47.10	e	49.8
		13. d	42.2	2. f	45.1	13. d	47.9, 47.10	h	49.4
		h	42.2						

CAPÍTULO 11: PROBLEMAS DE GENÉTICA

1. a. AB
b. AB, aB
c. Ab, ab
d. AB, Ab, aB, ab
2. a. Toda la descendencia será AaBB.
b. 1/4 AaBb (25% de cada genotipo)
1/4 AABb
1/4 AaBB
1/4 AaBb
c. 1/4 AaBB (25% de cada genotipo)
1/4 Aabb
1/4 aaBb
1/4 aabb
d. 1/16 AaBB (25% de cada genotipo)
1/8 AaBB (12.5%)
1/16 aaBB (6.25%)
1/8 AaBb (12.5%)
1/4 AaBb (25%)

- 1/8 aaBb (12.5%)
1/16 AaBb (6.25%)
1/8 Aabb (12.5%)
1/16 aabb (6.25%)

3. a. ABC
b. ABC, aBC
c. ABC, aBC, ABc, aBc
d. ABC
aBC
AbC
abC
ABc
aBc
Abc
abc

4. a. Ambos padres son heterocigotos (Aa). Sus hijos pueden ser albinos (aa) o sin afectación alguna (AA o Aa).
b. Todos son homocigotos recesivos (aa).
c. Padre homocigoto recesivo (aa) y madre heterocigoto (Aa). El hijo albino es aa, el hijo sin afectación, Aa.

5. Un apareamiento de dos gatos M^L produce $1/4$ MM , $1/2$ $M^L M$ y $1/4$ $M^L M^L$. Debido a que $M^L M^L$ es letal, la probabilidad de que algún gatito entre los sobrevivientes sea heterocigoto es de $2/3$.

6. Los resultados posibles de una cruce experimental entre plantas de rosas F_1 heterocigas para la altura (Aa):

	(A)	(a)	
(A)	AA trepadora	Aa trepadora	3:1 posible proporción de genotipos y fenotipos en la generación F_2
(a)	Aa trepadora	aa arborescente	

Los resultados posibles de una cruce de prueba entre una planta de rosas F_1 heterociga trepadora y una planta de rosas arborescente:

Gametos F_1 híbridos:

	(A)	(a)	
Gametos de la planta arborescente:	(a)	(a)	
	Aa trepadora	aa trepadora	1:1 posible proporción de genotipos y fenotipos en la generación F_2
	Aa trepadora	aa trepadora	

7. El amarillo es recesivo. Debido a que las plantas F_1 tienen un fenotipo verde y deben ser heterocigotas, el verde debe ser dominante sobre el amarillo recesivo.

8. Un apareamiento entre un ratón de linaje puro de piel blanca y un ratón también de linaje puro pero de piel color café o marrón podría proporcionar la evidencia más directa. Debido a que los linajes puros de los organismos generalmente son homocigotos para el carácter bajo estudio, toda la descendencia F_1 de este apareamiento podría ser de tipo heterocigoto. Se registra el fenotipo de cada ratón y posteriormente se dejan aparearse entre sí. Suponiendo que únicamente se encuentra involucrado un locus genético, a continuación se presentan los posibles resultados para la descendencia F_2 :

a. Todos los ratones F_1 son marrones y sus descendientes F_2 producen 3 marrones, 1 blanco. **Conclusión:** el color marrón es dominante con respecto al color blanco.

b. Todos los ratones F_1 son de color blanco, mientras que sus descendientes F_2 producen 3 blancos y 1 marrón. **Conclusión:** el color blanco es dominante con respecto al color marrón.

c. Todos los ratones F_1 son de color canela, mientras que sus descendientes F_2 producen 1 marrón, 2 color canela y 1 blanco. **Conclusión:** los alelos de este locus muestran una dominancia incompleta.

9. Los datos revelan que estos genes se segregan de manera independiente porque la proporción observada está muy lejos de la proporción $9:3:3:1$ esperada con una segregación independiente. En su lugar, los resultados pueden ser explicados si los genes están localizados en sitios próximos uno del otro en el mismo cromosoma, lo que se conoce como genes ligados.

10. a. $\frac{1}{2}$ rojo $\frac{1}{2}$ rosa $\frac{1}{2}$ blanco
 b. $\frac{1}{2}$ rojo Todos rosa $\frac{1}{2}$ blanco
 c. $\frac{1}{4}$ rojo $\frac{1}{2}$ rosa $\frac{1}{4}$ blanco
 d. $\frac{1}{2}$ rojo $\frac{1}{2}$ rosa $\frac{1}{2}$ blanco

11. Debido a que ambos padres son heterocigotos, ($Hb^A Hb^S$), a continuación se presentan las probabilidades para cada hijo:

- a. $1/4$ $Hb^S Hb^S$
 b. $1/4$ $Hb^A Hb^A$
 c. $1/2$ $Hb^A Hb^S$

CAPÍTULO 12: PROBLEMAS DE GENÉTICA

1. a. Los varones humanos (XY) heredan el cromosoma X directamente de su madre.

b. Un varón puede producir dos clases de gametos. La mitad lleva un cromosoma X mientras que la otra mitad transporta un cromosoma Y. Todos los gametos que llevan el cromosoma X transportan el mismo alelo ligado a X.

c. Una mujer homocigota para un alelo ligado a X produce únicamente una clase de gametos.

d. El cincuenta por ciento de los gametos de una mujer que es heterocigota para un alelo ligado a X transporta uno de los dos alelos para ese locus; el otro cincuenta por ciento lleva su alelo asociado para ese locus.

2. Debido a que el síndrome de Marfán es un caso de herencia autosómica dominante y ya que uno de los padres lleva el alelo, la probabilidad de que cualquiera de los hijos herede el alelo mutante es de 50%.

3. a. Se puede presentar una no disyunción en la anafase I o en la anafase II de la meiosis.

b. Como resultado de la translocación, el cromosoma 21 puede unirse al extremo del cromosoma 14. El nuevo número de cromosomas del individuo seguiría siendo 46, pero sus células somáticas tendrían el cromosoma 21 translocado además de dos cromosomas 21 normales.

4. Una hija podría desarrollar esta distrofia muscular únicamente si heredara dos alelos recesivos ligados a X: uno por cada padre. Los varones que llevan el alelo tienen pocas probabilidades de engendrar hijos porque desarrollarán el trastorno y morirán a temprana edad.

5. En la madre, un entrecruzamiento entre los dos genes en la meiosis genera un cromosoma X que no transporta ninguno de los alelos mutantes.

6. El fenotipo apareció en cada generación que se muestra en el diagrama, de modo que éste debe ser un patrón de herencia autosómica dominante.

7. No hay una respuesta científica a esta pregunta, que simplemente te invita a reflexionar acerca de la diferencia entre una interpretación científica y una subjetiva para la condición de este individuo.

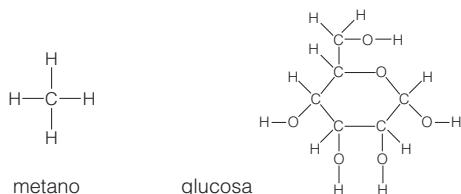
Apéndice IV. Tabla periódica de los elementos

Grupo																		Gases nobles	
IA(1)																		(18)	
Periodo	1																	2	
	1																	He	
	1.008																	4.003	
	IIA(2)																		
	3	4															10		
	Li	Be															Ne		
	6.941	9.012															20.18		
Las masas atómicas están basadas en el carbono 12. Los números que se encuentran entre paréntesis corresponden a la masa de los isótopos más estables o más conocidos de los elementos radiactivos.																			
Número atómico →																			
Símbolo →																			
Masa atómica →																			
11 Na 22.99																			
Elementos de transición																			
VIII																			
(8) (9) (10) IB(11) IIB(12)																			
IIIB(3) IVB(4) VB(5) VIB(6) VIIB(7)																			
19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36		
K	Ca	Sc	Ti	V	Cr	Mn	Fe	Co	Ni	Cu	Zn	Ga	Ge	As	Se	Br	Kr		
39.10	40.08	44.96	47.90	50.94	52.00	54.94	55.85	58.93	58.7	63.55	65.38	69.72	72.59	74.92	78.96	79.90	83.80		
37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54		
Rb	Sr	Y	Zr	Nb	Mo	Tc	Ru	Rh	Pd	Ag	Cd	In	Sn	Sb	Te	I	Xe		
85.47	87.62	88.91	91.22	92.91	95.94	98.91	101.1	102.9	106.4	107.9	112.4	114.8	118.7	121.8	127.6	126.9	131.3		
55	56	57*	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86		
Cs	Ba	La	Hf	Ta	W	Re	Os	Ir	Pt	Au	Hg	Tl	Pb	Bi	Po	At	Rn		
132.9	137.3	138.9	178.5	180.9	183.9	186.2	190.2	192.2	195.1	197.0	200.6	204.4	207.2	209.0	(210)	(210)	(222)		
87	88	89**	104	105	106	107	108	109											
Fr	Ra	Ac	Unq	Unp	Unh	Uns	Uno	Une											
(223)	226.0	(227)	(261)	(262)	(263)	(262)	(265)	(266)											
Elementos de transición interna																			
Serie de los lantánidos																			
58 59 60 61 62 63 64 65 66 67 68 69 70 71																			
Ce Pr Nd Pm Sm Eu Gd Tb Dy Ho Er Tm Yb Lu																			
140.1 140.9 144.2 (145) 150.4 152.0 157.3 158.9 162.5 164.9 167.3 168.9 173.0 175.0																			
Serie de los actínidos																			
90 91 92 93 94 95 96 97 98 99 100 101 102 103																			
Th Pa U Np Pu Am Cm Bk Cf Es Fm Md No Lr																			
232.0 231.0 238.0 237.0 (244) (243) (247) (247) (251) (252) (257) (258) (259) (260)																			

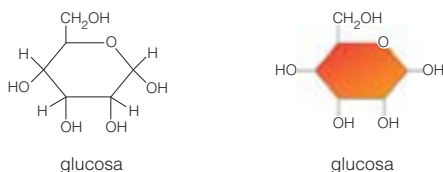
Apéndice V. Modelos moleculares

La estructura de una molécula puede ser representada mediante diferentes tipos de modelos moleculares. Tales modelos nos permiten visualizar características diferentes de la misma estructura.

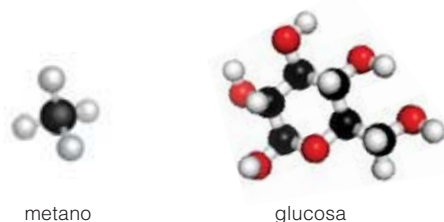
Los modelos estructurales muestran cómo se conectan entre sí los átomos en una molécula:



En tales modelos, cada línea indica un enlace covalente: los enlaces dobles se representan con dos líneas; los enlaces triples con tres. Algunos átomos o enlaces pueden estar implícitos pero no se muestran. Por ejemplo, las estructuras que contienen un anillo de carbono, como las de la glucosa y otros azúcares, se representan a menudo como polígonos. Si no se muestra ningún átomo en la esquina de un polígono, está implícito que se trata de un átomo de carbono. Los átomos de hidrógeno enlazados a uno de los átomos en el eje de carbono de una molécula también se pueden omitir:



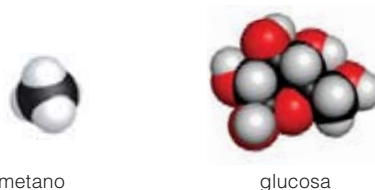
Los modelos de esferas y barras muestran los tamaños relativos de los átomos y sus posiciones en tres dimensiones:



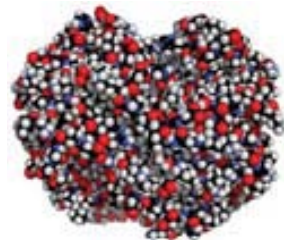
Todos los tipos de enlaces covalentes (simple, doble o triple) se muestran como una barra. Por lo regular, los elementos que aparecen en tales modelos se encuentran codificados en colores estandarizados:



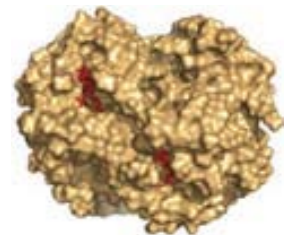
Los modelos de relleno de espacio muestran las fronteras externas de los átomos en tres dimensiones:



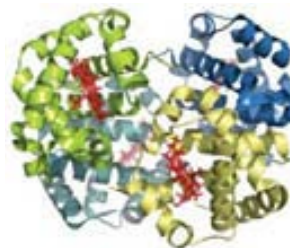
Un modelo de una molécula grande puede ser bastante complejo si se muestran todos los átomos. Este modelo de relleno de espacio de la hemoglobina es un ejemplo:



Para reducir la complejidad visual, otros tipos de modelos omiten a los átomos individuales. Los modelos superficiales de grandes moléculas pueden mostrar características tales como una hendidura del sitio activo (figura 5.7). En este modelo superficial de la hemoglobina, puedes observar dos grupos hemo (en rojo) acomodados en las bolsas de la proteína:

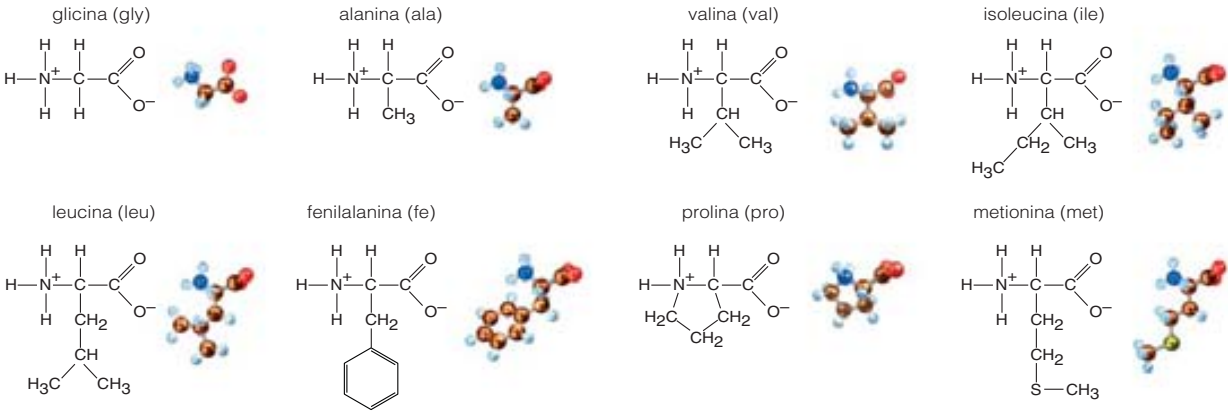


Las moléculas grandes, como las proteínas, a menudo se muestran como modelos de listones. Tales modelos resaltan las estructuras secundarias como las hélices o las láminas. En este modelo de listón de la hemoglobina, puedes apreciar las cuatro cadenas de polipéptidos atadas, cada una de las cuales se pliega alrededor de un grupo hemo:

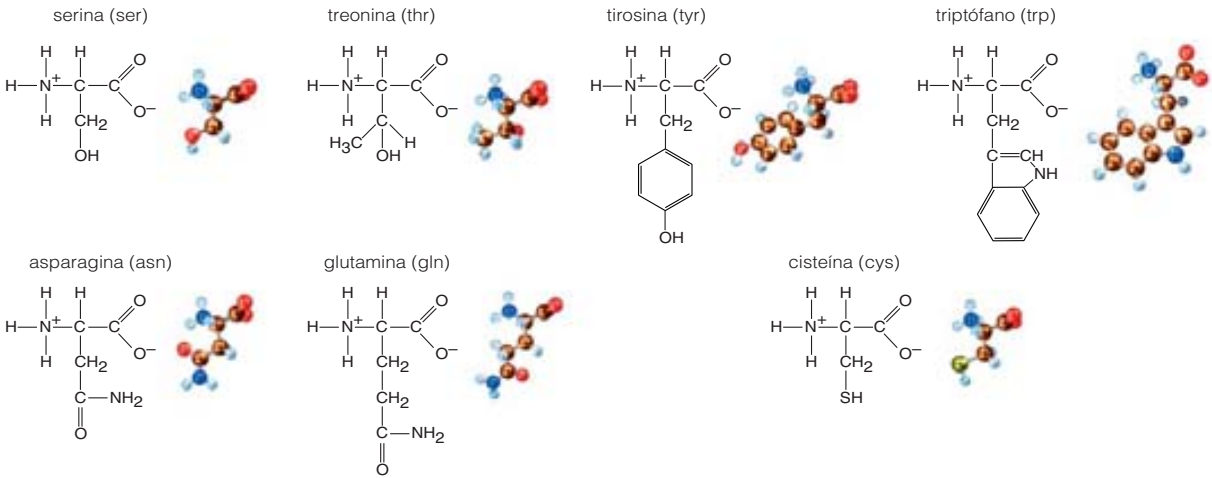


Tales detalles estructurales son pistas para saber cómo funciona una molécula. La hemoglobina es el principal portador de oxígeno en la sangre de los vertebrados. El oxígeno se une a los grupos hemo, de manera que una molécula de hemoglobina puede sostener cuatro moléculas de oxígeno.

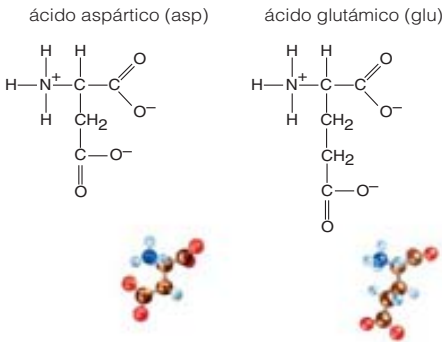
Neutros, grupo lateral no polar



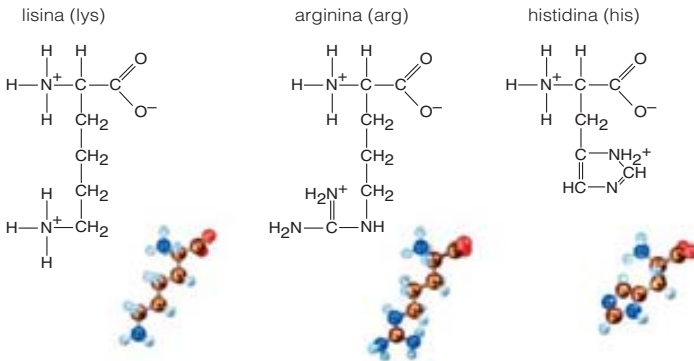
Neutros, grupo lateral polar



Grupo lateral ácido

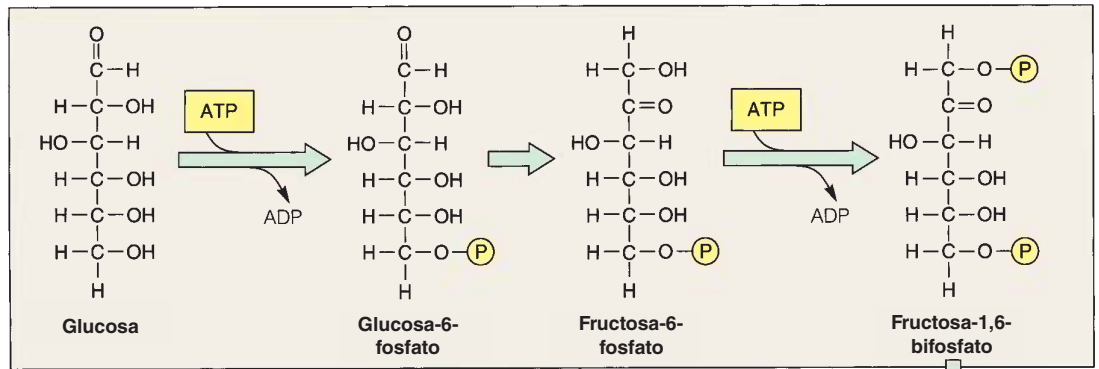


Grupo lateral básico



PASOS DE LA GLUCÓLISIS CON REQUERIMIENTOS DE ENERGÍA

(Se invierten dos ATP)



PASOS DE LA LIBERACIÓN DE ENERGÍA EN LA GLUCÓLISIS

(Se producen cuatro ATP)

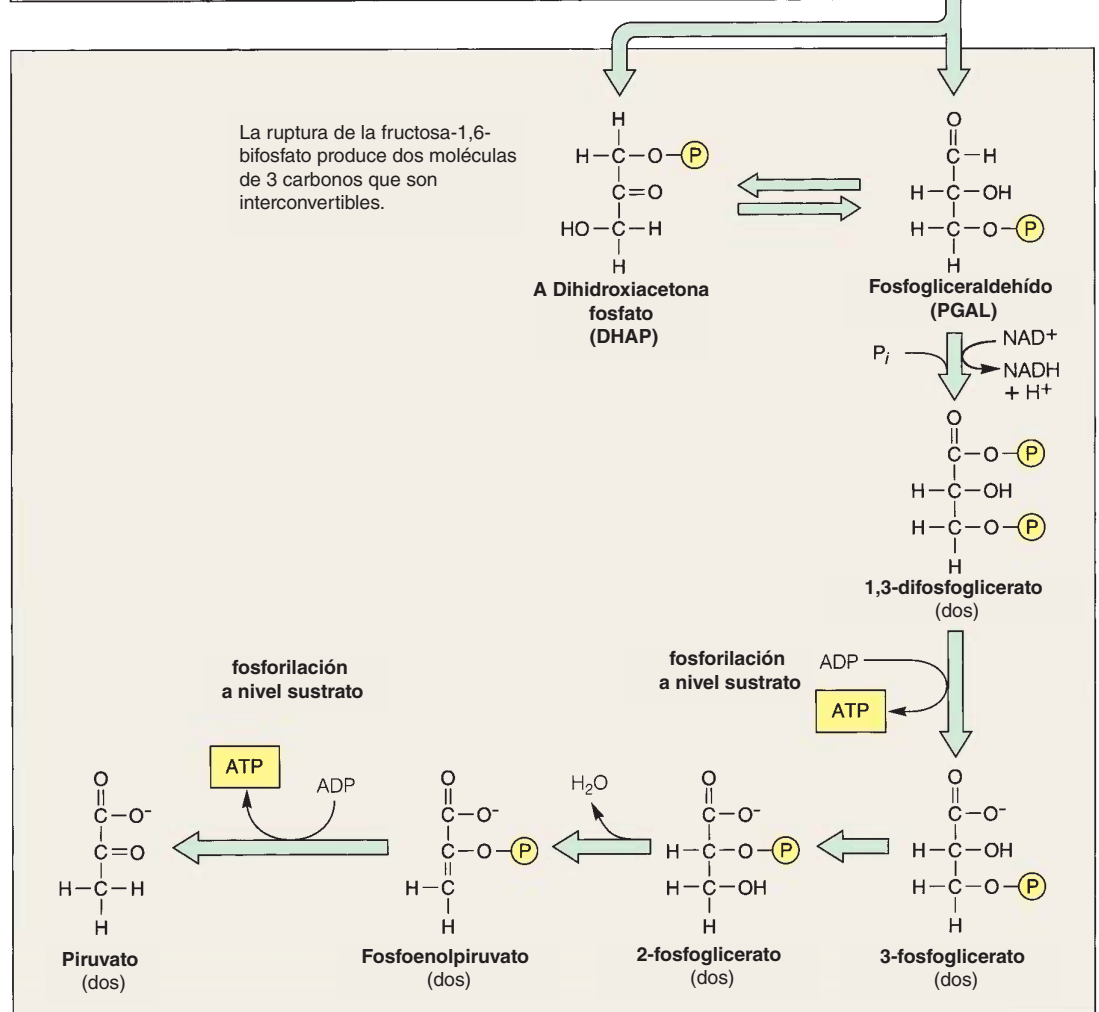
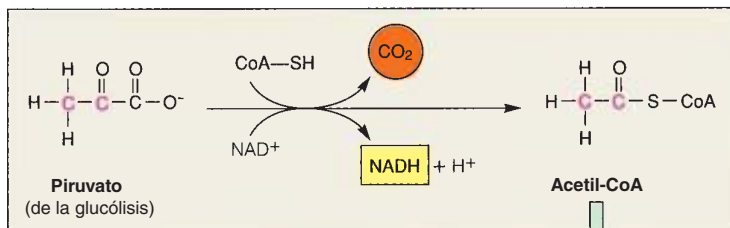


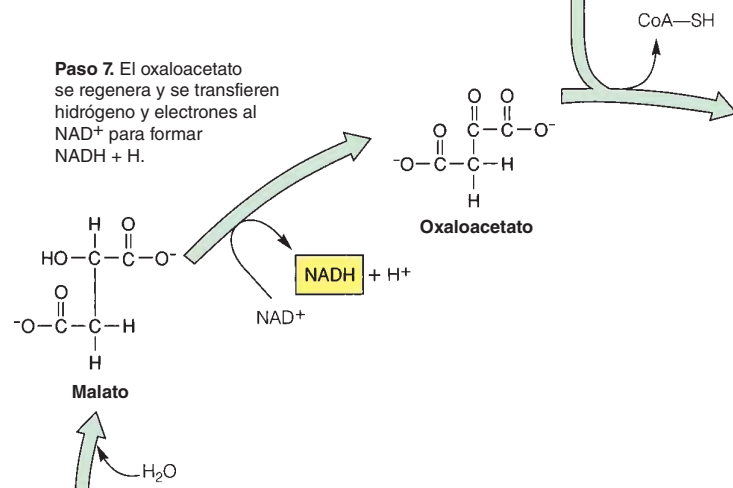
Figura A La glucólisis da como resultado dos moléculas de piruvato de 3 carbonos por cada molécula de glucosa de 6 carbonos que entra en las reacciones. El rendimiento neto de energía es de dos moléculas de ATP (se invierten dos, se producen cuatro).



Paso 1. Conversiones preparatorias. El grupo COO^- del piruvato se pierde (en forma de CO_2); Hidrógeno y electrones son transferidos al NAD^+ , para formar $\text{NADH} + \text{H}^+$. El fragmento de acetil de 2 carbonos se enlaza con la coenzima A para formar acetil-CoA.

Paso 2. El fragmento de acetilo se transfiere al oxaloacetato (el punto de entrada al ciclo de Krebs), para formar citrato de 6 carbonos.

Paso 3. Se pierde una molécula de H_2O y después se agrega otra molécula de H_2O para convertir el citrato en su isómero, el isocitrato. Se pierde el grupo COO^- del isocitrato (en forma de CO_2). Hidrógeno y electrones del compuesto resultante son transferidos hacia el NAD^+ , para formar $\text{NADH} + \text{H}^+$.



CICLO DE KREBS

Paso 6. Transferencia de electrones al FAD para formar FADH_2 .

Paso 5. Fosforilación a nivel sustrato. Desplazamiento del grupo CoA por el fosfato y su transferencia al GDP (para formar GTP que dona el grupo fosfato al ADP).

Paso 4. El grupo COO^- se pierde (en forma de CO_2) del compuesto resultante; se transfieren hidrógeno y electrones para formar otro $\text{NADH} + \text{H}^+$. El compuesto resultante queda unido a la CoA.

Figura B Ciclo de Krebs, también conocido como el ciclo del ácido cítrico. El color *rojo* identifica los átomos de carbono que se introducen a la trayectoria cíclica (a través de la acetil-CoA) y salen (a través del dióxido de carbono). Estas reacciones cíclicas se efectúan dos veces por cada molécula de glucosa que ha sido degradada a dos moléculas de piruvato.

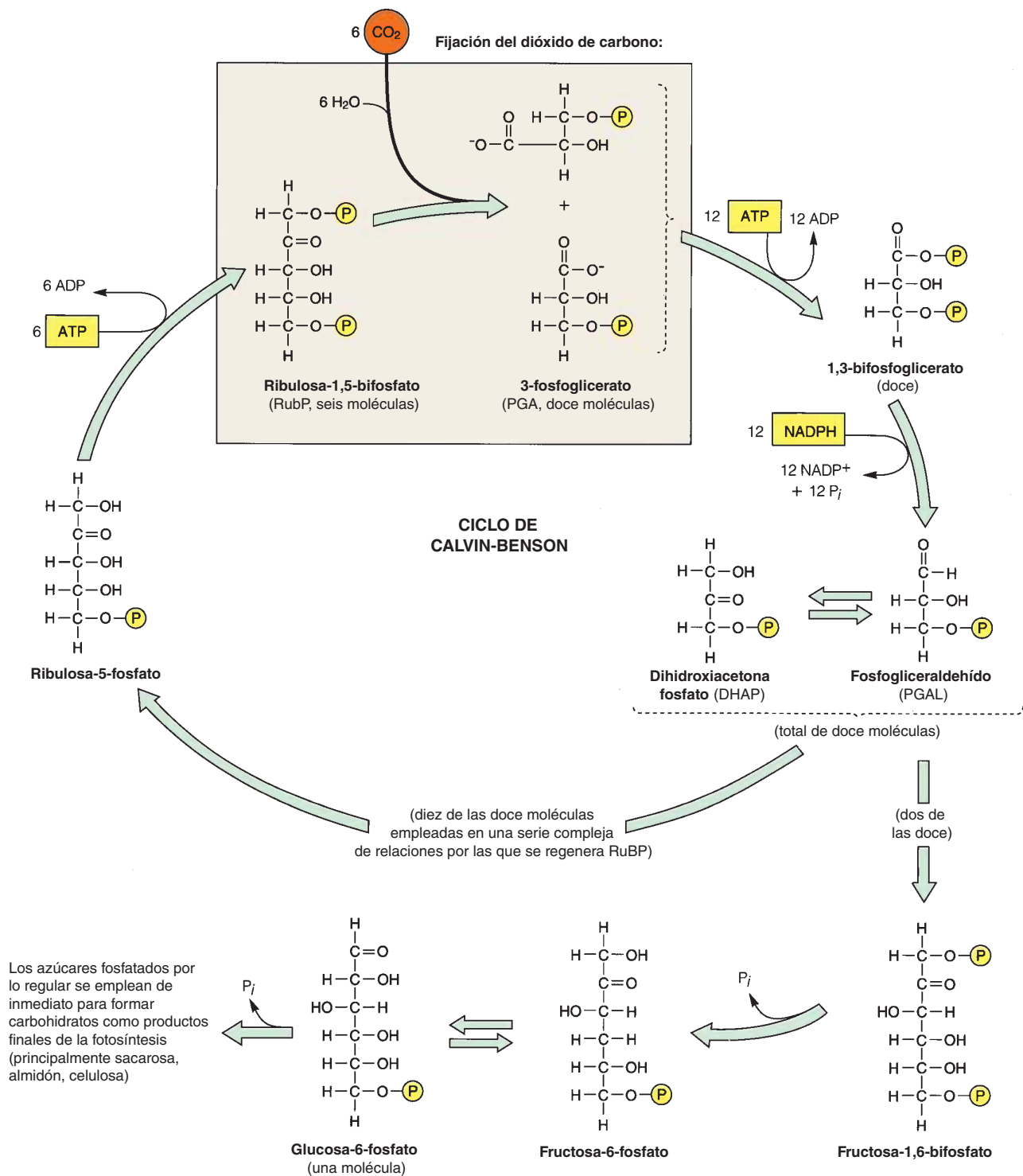
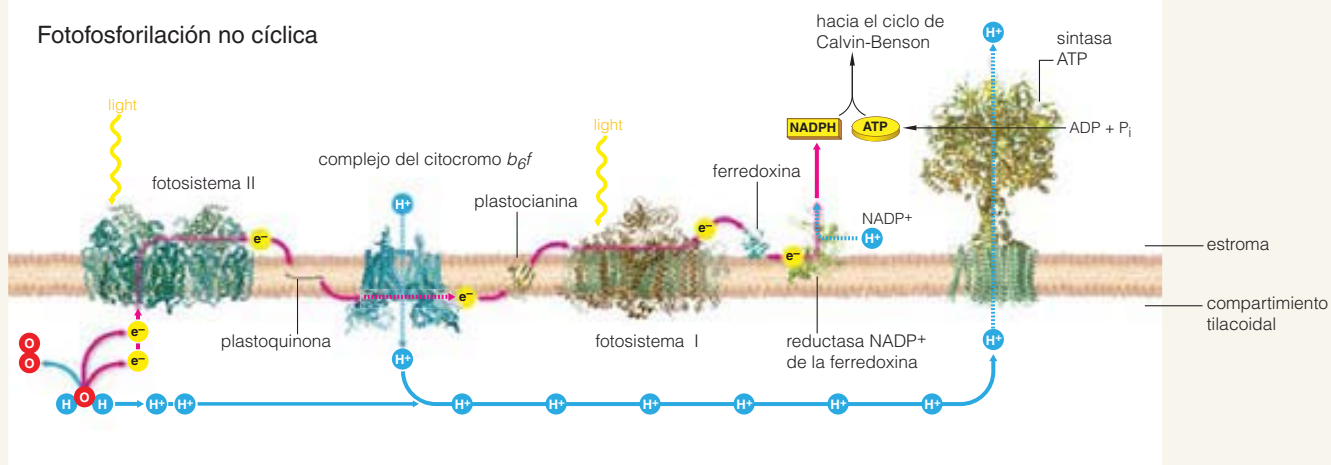
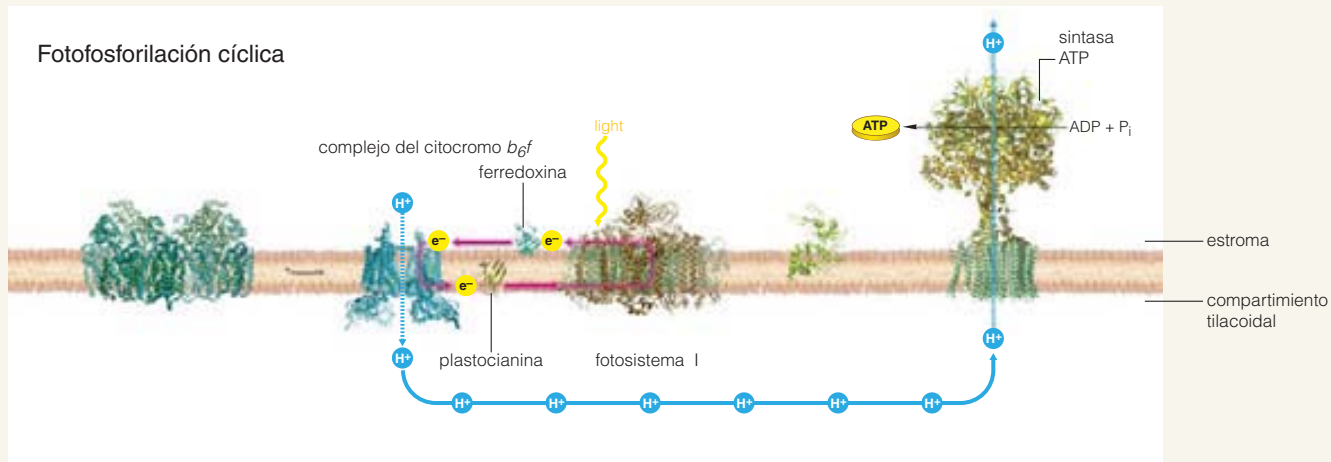


Figura C Ciclo de Calvin-Benson de las reacciones de fotosíntesis que se llevan a cabo de manera independiente de la luz.

Fotofosforilación no cíclica



Fotofosforilación cíclica



El arreglo de los componentes de la cadena de transferencia de electrones en membranas tilacoidales sumamente plegadas maximiza la eficacia de la producción de ATP. Las ATP sintasas se ubican únicamente sobre las superficies exteriores de los grupos de tilacoides, y están en contacto con el estroma y sus suministros de NADP⁺ y ADP.

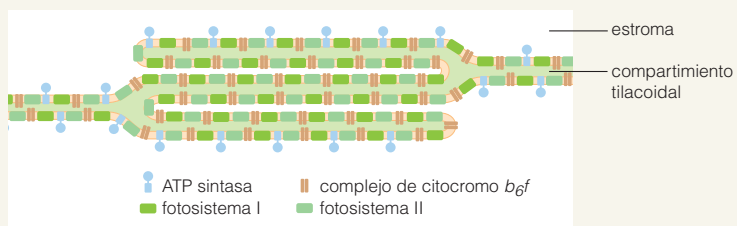


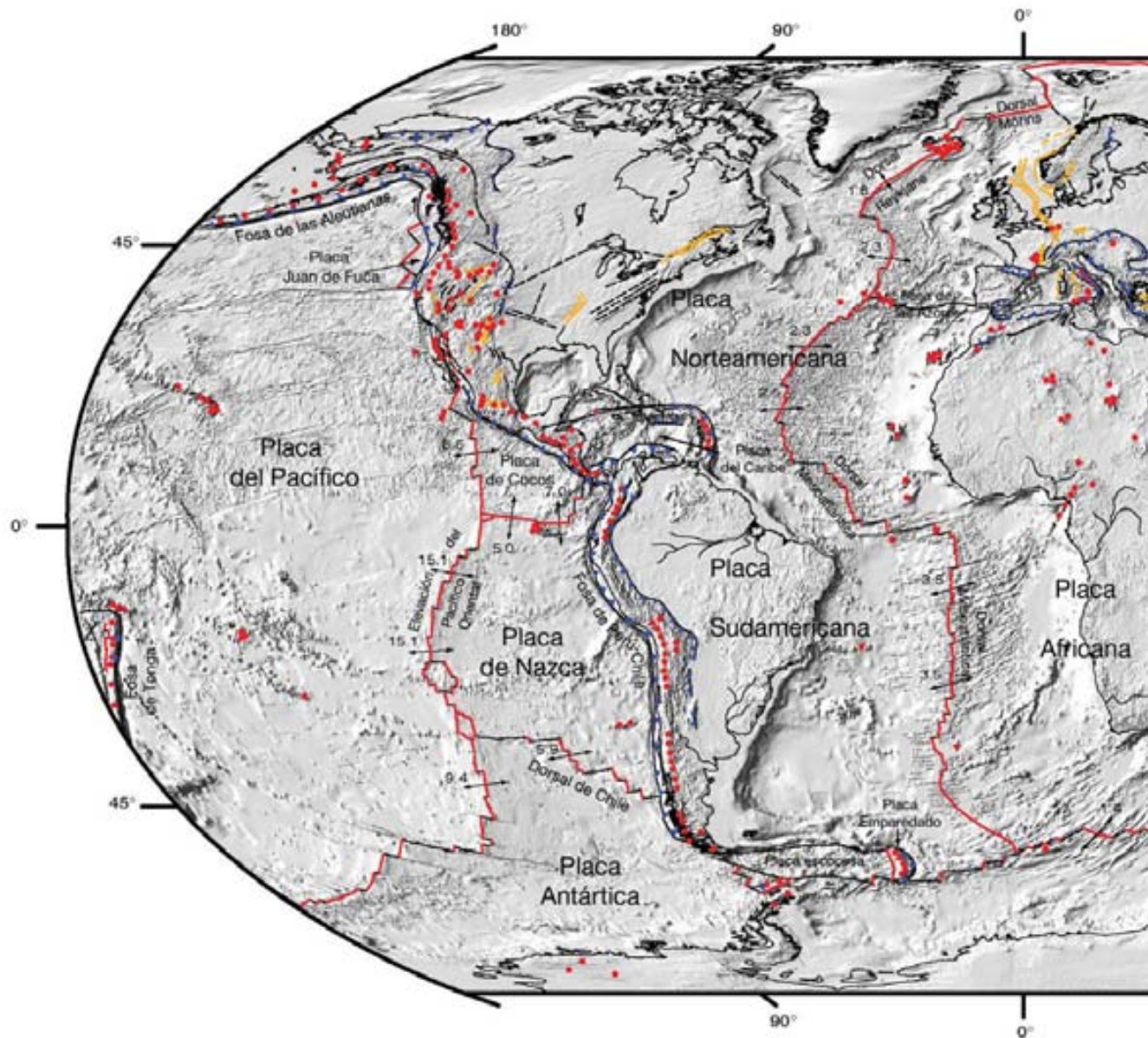
Figura D La transferencia de electrones en las reacciones fotosintéticas dependientes de la luz. Los miembros de las cadenas de transferencia de electrones se encuentran densamente empaquetados en membranas tilacoides; los electrones son transferidos directamente de una molécula a la siguiente. Con fines didácticos, se muestran los componentes de las cadenas exageradamente espaciados.

Apéndice VII. Un mapa simplificado de los cromosomas humanos



© 2002 Susan Offner/SK45176-02

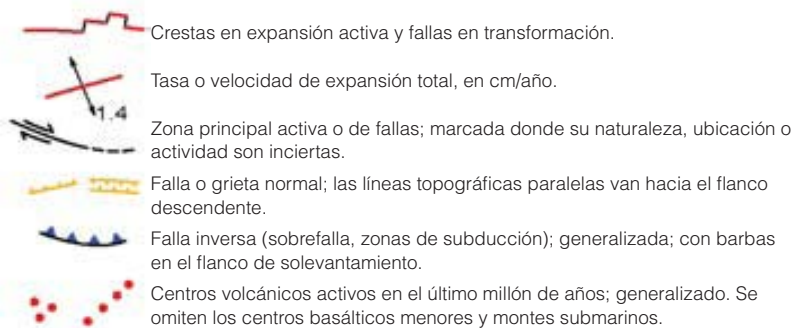
Conjunto haploide de cromosomas humanos. Los patrones de banda característicos de cada tipo de cromosoma aparecen después de que son teñidos con un reactivo conocido como Giemsa. Se indican las ubicaciones de algunos de los 20,065 genes conocidos (hasta noviembre de 2005). También se muestran las ubicaciones donde pueden provocar algunas de las enfermedades genéticas discutidas en el texto, cuando mutan los genes.



Apéndice VIII.

La Tierra en movimiento: la etapa geológica del cambio de la vida

Este mapa de la NASA resume la actividad tectónica y volcánica de la Tierra durante el pasado millón de años. Las reconstrucciones que puedes apreciar a la extrema derecha indican las posiciones de las principales masas terrestres de la Tierra a través del tiempo.





Hace 10 millones de años

Periodo Mioceno medio. Las regiones polares se cubren de hielo nuevamente, como en el periodo Cámbrico. Todas las masas terrestres han asumido su distribución actual.



Hace 65 millones de años

Periodo Cretácico entrando al Terciario:
Extinción de los dinosaurios; surgimiento
de los mamíferos.



Hace 240 millones de años

Periodo Pérmico entrando al Triásico.
Inmensos bosques pantanosos (fuente eventual de carbono); surgieron las plantas con semillas.



Hace 370 millones de años

Periodo Devónico. Surgen los peces mandibulados, los ancestros diversificados de los anfibios invaden la tierra.



Hace 420 millones de años

Período Silúrico. Aumenta el nivel de los mares, variada vida marina; plantas e invertebrados invaden la tierra.



Hace 540 millones de años

Periodo Cámbrico. Quedan fragmentos de Rodinia, el primer supercontinente. Principal radiación adaptativa en los mares ecuatoriales; las regiones polares se cubren de hielo.



Apéndice IX. Unidades de medida

Longitud

- 1 kilómetro (km) = 0.62 millas (mi)
- 1 metro (m) = 39.37 pulgadas (in)
- 1 centímetro (cm) = 0.39 pulgadas (in)

Para convertir	multiplica por	para obtener
pulgadas	2.25	centímetros
pies	30.48	centímetros
centímetros	0.39	pulgadas
milímetros	0.039	pulgadas

Área

- 1 metro cúbico = 35.31 pies cúbicos
- 1 litro = 1.06 cuartos de galón
- 1 mililitro = 0.034 onzas líquidas = 1/5 cucharaditas

Volumen

- 1 kilómetro cuadrado = 0.386 millas cuadradas
- 1 metro cuadrado = 1.196 yardas cuadradas
- 1 centímetro cuadrado = 0.155 pulgadas cuadradas

Para convertir	multiplica por	para obtener
cuartos de galón	0.95	litros
onzas líquidas	28.41	mililitros
litros	1.06	cuartos de galón
mililitros	0.03	onzas líquidas

Peso

- 1 tonelada métrica (tm) = 2,205 libras (lb) = 1.1 toneladas (t)
- 1 kilogramo (kg) = 2.205 libras (lb)
- 1 gramo (g) = 0.035 onzas (oz)

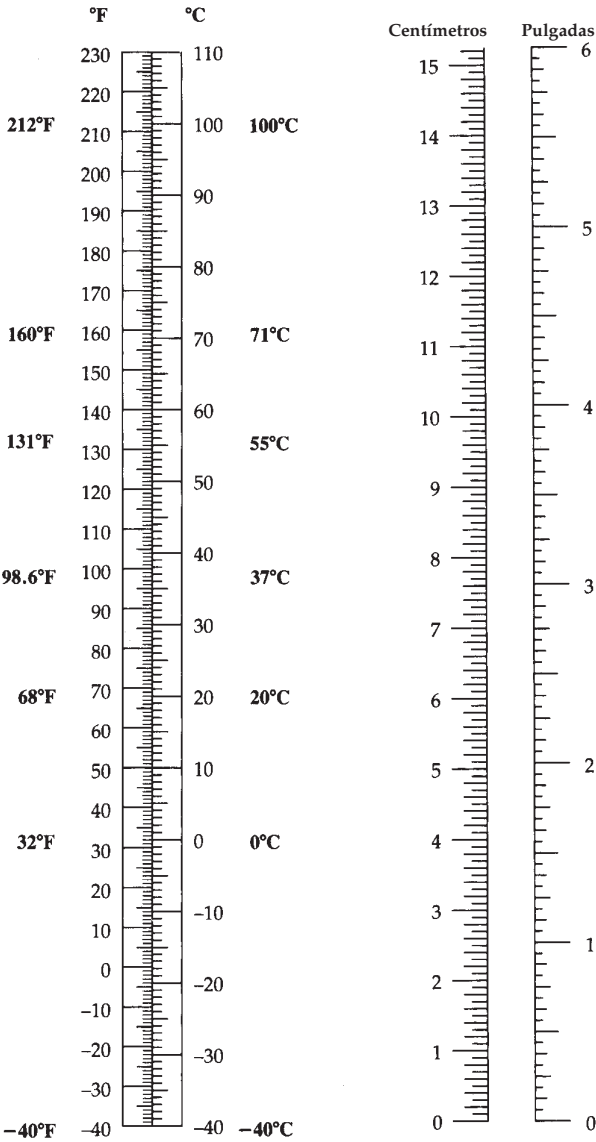
Para convertir	multiplica por	para obtener
libras	0.454	kilogramos
libras	454	gramos
onzas	28.35	gramos
kilogramos	2.205	libras
gramos	0.035	onzas

Temperatura

Grados Celsius o centígrados (°C) a Fahrenheit (°F):
 $^{\circ}\text{F} = 1.8 (^{\circ}\text{C}) + 32$

Fahrenheit (°F) a Celsius (°C):
 $^{\circ}\text{C} = \frac{(^{\circ}\text{F} - 32)}{1.8}$

	°C	°F
Punto de ebullición del agua	100	212
Temperatura del cuerpo humano	37	98.6
Punto de congelación del agua	0	32



Apéndice X. Una vista comparativa de la mitosis en células vegetales y animales

Para la descripción detallada de las etapas de la mitosis, consulta la figura 9.6.

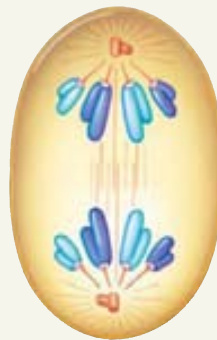
La mitosis en una célula animal. Por simplicidad, se muestran únicamente un par de cromosomas.



Profase



Metafase

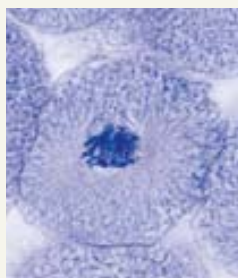


Anafase

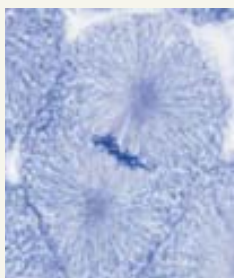


Telofase

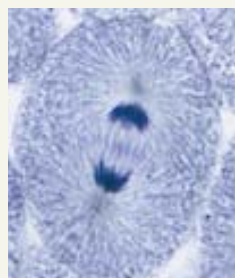
Mitosis en una célula sanguínea blanca de un pez.



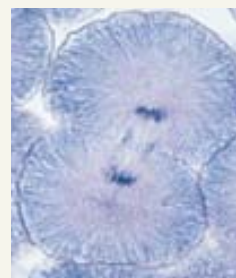
Profase



Metafase



Anafase



Telofase

Mitosis en una célula de lirio.



Profase



Metafase



Anafase



Telofase

Glosario de términos biológicos

abscisión Las partes de la planta caen en respuesta a cambios estacionales, sequía, lesiones o alguna deficiencia de nutrientes. **534**

ácido abscísico (ABA) Hormona vegetal que estimula el cierre de los estomas en respuesta a la falta de agua; induce latencia en yemas y semillas. **527**

ácido Cualquier sustancia que libera iones hidrógeno en agua. **30**

ácido desoxirribonucleico Véase ADN.

ácido graso Compuesto orgánico simple con un grupo carboxilo y una cadena principal de 4 a 36 átomos de carbono; es componente de muchos lípidos. La cadena principal de los tipos saturados tiene únicamente enlaces simples, mientras que las de los tipos insaturados tienen uno o más dobles enlaces. **42**

ácido graso esencial Cualquier ácido graso que el organismo no puede sintetizar por sí mismo y debe obtener de los alimentos. **713**

ácido nucleico Cadena de nucleótidos única o doble, unida por enlaces azúcar-fosfato; p. ej., ADN, ARN. **48**

aclimatación El cuerpo se ajusta a un nuevo entorno, p. ej., al cambiar de un hábitat en el nivel del mar a uno de mayor altitud. **696**

acomodo visual Ajustes de la porción del cristalino o su forma para enfocar los rayos de luz sobre la retina. **589**

actina Proteína globular; desempeña funciones en relación con la forma celular, la motilidad celular y la contracción muscular. **628**

activador Proteína regulatoria que aumenta la tasa de transcripción cuando se enlaza con un promotor o aumentador. **230**

acuífero Capas de roca permeables que contienen agua. **848**

adaptación sensorial Después de un lapso, las neuronas sensoriales dejan de responder a un estímulo continuo. **579**

adaptación Un carácter hereditario que mejora la aptitud de un individuo es un carácter adaptativo. **265**

adecuación Grado de adaptación a un entorno, medido según la contribución genética relativa del individuo a generaciones futuras. **265**

adenina (A) Tipo de base nitrogenada en los nucleótidos; también, nucleótido con una base de adenina. Forma apareamiento de bases con timina en el ADN y con uracilo en el ARN. **206**

adicción a fármacos Dependencia de un fármaco que adopta un papel “esencial”; se produce tras la habituación y la tolerancia. **563**

ADN Ácido desoxirribonucleico, ácido nucleico de doble cadena torcida en forma de hélice; contiene el material hereditario en todos los organismos vivos y muchos virus. La información en su secuencia de bases es el fundamento de la forma y el funcionamiento del organismo. **7, 48**

ADN ligasa Enzima que sella roturas en el ADN de doble cadena. **208**

ADN polimerasa Enzima de replicación del ADN; ensambla una nueva cadena de ADN a partir de nucleótidos libres, basándose en la secuencia del patrón de ADN. **208**

ADN recombinante Molécula de ADN que contiene material genético de más de un organismo. **242**

ADNc ADN sintetizado a partir de ARN por la enzima transcriptasa reversa. **243**

aerobio Que requiere oxígeno. **124**

agalla Órgano respiratorio. En los vertebrados suele ser un par de pliegues delgados con un rico suministro de sangre que intercambia gases con el agua circundante. **416, 437, 684**

aglutinación Agrupamiento de células extrañas, como eritrocitos, después de que los anticuerpos se enlazan con los antígenos en su superficie. **642**

aguas subterráneas Agua contenida en el suelo y los mantos acuíferos. **848**

aislamiento reproductivo Cualquier mecanismo que impide flujo de genes entre poblaciones; parte de la especiación. **290**

alantoides Membrana extraembrionaria de los amniotas. En reptiles, aves y en algunos mamíferos, realiza intercambio de gases y almacena desechos; en los humanos ayuda a la formación de la placenta. **769**

albura En un tallo o raíz antiguos, el crecimiento secundario húmedo entre el *cambium* vascular y el duramen. **487**

aldosterona Hormona secretada por la corteza suprarrenal que actúa en los riñones promoviendo la reabsorción de sodio; concentra la orina. **610, 731**

alelo Una de dos o más formas posibles de un gen; los alelos surgen por mutación y codifican versiones ligeramente distintas del mismo producto genético. **156, 278**

alérgeno Sustancia normalmente inofensiva que provoca una respuesta inmune en ciertas personas. **673**

alergia Sensibilidad a un alérgeno. **673**

aleta Apéndice que ayuda a la mayoría de los peces a estabilizarse e impulsarse en el agua. **437**

alga café Un estraminópilo, autótrofo marino multicelular con abundante pigmento fucoxantina; p. ej., los kelps. **360**

alga cariófita Linaje de algas verdes relacionado de manera más cercana con las plantas terrestres. **362**

alga roja Protista autótrofo acuático, generalmente multicelular, con abundancia de ficobilinas. **364**

alostérico Región de una enzima distinta al sitio activo que puede enlazar moléculas regulatorias. **100**

alternancia de generaciones Alternancia de fases multicelulares haploides (productoras de gametos) y diploides (productoras de esporas) en el ciclo de vida de un organismo. **353**

alveolado Tipo de eucarionte unicelular con muchos sacos diminutos recubiertos de membrana debajo de su membrana plasmática; p. ej., un ciliado, un apicomplexa o un dinoflagelado. **357**

alveolo En los pulmones de los vertebrados, uno de los muchos sacos diminutos de pared delgada donde se realiza el intercambio de gases con la sangre. **689**

ameba Protista amebozoario solitario que se desplaza mediante pseudópodos. Todos son depredadores o parásitos. **365**

amilasa salival Enzima de la saliva que hidroliza el almidón, descomponiéndolo en disacáridos. **705**

aminoácido esencial Cualquier aminoácido que un organismo no puede sintetizar para sí mismo y debe obtener de los alimentos. **713**

aminoácido Pequeño compuesto orgánico con un grupo de ácido carboxílico, un grupo amino y un grupo lateral característico (R); monómero en las cadenas polipeptídicas. **44**

amnios Membrana extraembrionaria de los amniotas; capa más externa de un saco lleno de líquido dentro del cual se desarrolla el embrión. **768**

amniota Miembro de un linaje de vertebrados que produce huevos con cuatro membranas extraembrionarias (corion, alantoides, saco vitelino y amnios). Los grupos modernos son reptiles, aves y mamíferos. **442**

amonificación Proceso por el cual las bacterias y los hongos descomponen la materia orgánica nitrogenada liberando amoníaco e iones amonio. **855**

anaerobio Que tiene lugar en ausencia de oxígeno. **124**

anafase Etapa de la mitosis en la cual las cromátides hermanas se separan y se desplazan a polos opuestos del huso acromático. **146**

anélido Invertebrado celomado bilateral con cuerpo altamente segmentado; los principales grupos son poliquetos, oligoquetos y sanguijuelas. **414**

aneuploidia Anormalidad cromosómica, en la cual hay demasiadas o muy pocas copias de un determinado cromosoma; p. ej., tres copias del cromosoma 21, provocan el síndrome de Down. **194**

anfíbio Vertebrado de piel delgada que pasa tiempo en tierra firme, pero pone huevos en el agua; p. ej., ranas, renacuajos y salamandras. **440**

anfíoxo Cordado invertebrado, pequeño animal que se alimenta por filtración y tiene forma de pez. **434**

angiosperma Planta con flores; forma semillas dentro del ovario de la flor que se convierten en fruto. **382**

anhidrasa carbónica Enzima de los eritrocitos que acelera la interconversión de CO₂ y agua en bicarbonato. **693**

anillo de contracción Delgada banda de filamentos de actina y miosina que dividen la sección media de una célula animal sometida a división del citoplasma. Al contraerse divide en dos el citoplasma. **148**

animal Heterótrofo multicelular con células sin pared. Se desarrolla al pasar por una serie de etapas embrionarias y tiene motilidad durante parte o todo su ciclo de vida. **9, 404**

ano Apertura terminal para expulsión de desechos en el sistema digestivo completo. **705**

antenas En algunos artrópodos, apéndices sensoriales que aparecen en pares sobre la cabeza, éstos actúan en las funciones de tacto, olfato, gusto y en la detección de vibraciones y temperatura. **421**

anticodón Conjunto de tres nucleótidos del ARNt; forma apareamiento de bases con el codón del ARNm. **221**

anticuerpo Proteína receptora de antígeno con forma de Y fabricada únicamente por las células B. **668**

antígeno Molécula o partícula que el sistema inmune reconoce como ajena al individuo; desencadena una respuesta inmune. **660**

antioxidante Sustancia que neutraliza radicales libres y otros oxidantes fuertes. **99**

aorta Principal arteria de la circulación sistémica humana que recibe sangre del ventrículo izquierdo. **644**

aparato de Golgi Organelo del sistema endomembranal; las enzimas dentro de su membrana, que está muy replegada, modifican las cadenas polipeptídicas y los lípidos; los productos se clasifican y empaquetan en vesículas. **67**

aparato vestibular En los vertebrados, un órgano del equilibrio en el oído interno. **583**

apicomplejo Protista alveolado parasitario que penetra a la célula hospedera mediante una estructura de microtúbulos singular; p. ej., la especie *Plasmodium* que causa el paludismo. **359**

apoptosis Muerte celular programada. Una célula comete suicidio en respuesta a señales moleculares; forma parte de un programa de desarrollo y mantenimiento del cuerpo del animal. **470, 765**

aprendizaje observacional Un animal adquiere un nuevo comportamiento observando e imitando el comportamiento de otro. **785**

arquea Miembro del dominio de los procariontes llamado *Archaea*. Tienen algunas características singulares; comparten algunos caracteres con las bacterias y otros caracteres con especies eucariontes. **8**

arcilla Tierra con cantidades aproximadamente iguales de arena, barro y limo. **494**

ARN Ácido ribonucleico. Tipo de ácido nucleico típicamente de una sola cadena, que es importante en la transcripción, transducción y en el control de los genes; algunos son catalíticos. Véase también ARN ribosomal, ARN de transferencia, ARN mensajero, ribozima. **48**

ARN de transferencia (ARNt) Tipo de ARN que lleva aminoácidos a un ribosoma durante la transducción. Su anticodón se aparea con un codón de ARNm. **216**

ARN mensajero (ARNm) Tipo de ARN que lleva un mensaje para síntesis de proteínas; es intermediario entre el ADN y la síntesis de proteína. **216**

ARN polimerasa Enzima que cataliza la transcripción de ADN a ARN. **218**

ARN ribosomal (ARNr) Un tipo de ARN que se hace parte de los ribosomas; algunos catalizan la formación de enlaces peptídicos. **216**

arrecife de coral Formación que consta principalmente de carbonato de calcio secretado por corales que construyen arrecifes. **882**

arteria Vaso muscular de paredes gruesas que lleva la sangre que procede del corazón. **648**

arteriola Vaso sanguíneo que lleva sangre de una arteria a un lecho capilar. **648**

articulación Área de contacto entre huesos. **624**

artrópodo Tipo de invertebrado con exoesqueleto endurecido y segmentos especializados con apéndices articulados; p. ej., milpiés, arañas, langostas, insectos. **421**

asa de Henle Parte tubular con forma de horquilla en una nefrona, donde el agua y los solutos son reabsorbidos por el fluido intersticial. **727**

ascomicetos Hongo que produce esporas sexuales en células con forma de sáculo. **394**

astrobiología Campo que estudia el origen, la evolución y la persistencia de vida sobre la Tierra en relación con la vida en el universo. **328**

átomo Partícula que considerada como el bloque constitutivo fundamental de la materia; consta de un número variable de electrones, protones y neutrones. **4, 22**

ATP Adenosín trifosfato. Nucleótido que consta de una base de adenina, el azúcar de cinco carbonos ribosa y tres grupos fosfato. Es el principal transportador de energía entre los sitios de reacción de las células. **48, 97**

aurícula Una de las dos cámaras superiores del corazón que recibe sangre de las venas. **646**

australopiteco Miembro de una de las diversas especies actualmente extintas clasificadas como homínidos, pero que no eran miembros del género *Homo*. **454**

autosoma Cualquier cromosoma distinto a un cromosoma sexual. **186**

autótrofo Organismo que fabrica su propio alimento usando el carbono de moléculas inorgánicas como el CO₂ y la energía de la luz o las reacciones químicas. **118**

auxina Hormona vegetal que estimula la división y elongación celular; participa en el gravitropismo y el fototropismo. **527**

ave Amniota de sangre caliente y con plumas que desciende de ciertos dinosaurios. **446**

axón Zona conductora de señales de una neurona; los potenciales de acción de manera típica se autopropagan alejándose del cuerpo de la célula a lo largo del axón. **556**

bacteria Miembro del dominio de los procariontes llamado bacteria; es el linaje de procariontes más antiguo y diverso. **8**

bacteriófago Tipo de virus que infecta a las bacterias. **205, 335**

balance de polimorfismo En algunas poblaciones preservación de dos o más alelos para un carácter como resultado de la selección natural en contra de los homocigotos. **287**

banda de Caspari Banda cerosa a prueba de agua; sella las paredes celulares colindantes de las células del endodermo de la raíz, para impedir que el agua y las sustancias en ella disueltas se cuelen a través de las paredes celulares hacia el cilindro vascular. **497**

barrera hematoencefálica Capilares sanguíneos que protegen el cerebro y la médula espinal; ejercen un control cercano sobre los solutos que pueden penetrar al líquido cefalorraquídeo. **569**

base reproductiva Número de individuos de una población que en realidad y potencialmente pueden reproducirse. **798**

base Sustancia que al disolverse en agua acepta iones hidrógeno. **30**

basidiomicetes (mohos) Hongo que produce esporas sexuales con forma de garrote o maza en una célula; la mayoría de los hongos conocidos. **396**

basófilo Leucocito que circula en la sangre; participa en la inflamación. **661**

bastón Fotorreceptor de los vertebrados que detecta luz muy tenue; contribuye a la percepción burda del movimiento. **590**

bazo Órgano linfático de mayor tamaño con leucocitos fagocitarios y células B; filtra antígeno y plaquetas desgastadas y eritrocitos muertos o desgastados. En los embriones únicamente es un sitio de formación de eritrocitos. **655**

biblioteca de ADN Conjunto de células que albergan diferentes fragmentos de ADN extraño que a menudo representa todo el genoma de un organismo. **244**

bicapa lipídica Fundamento estructural de la membrana celular; consta de muchos fosfolípidos ordenados, cola con cola en dos capas. **57**

bilis Mezcla de sales, colesterol y pigmentos que se producen en el hígado, se almacenan en la vejiga y se emplean en la digestión de la grasa. **707**

biodiversidad Variedad de formas de vida en términos de diversidad genética, de especies y de ecosistemas. **896**

biogeografía Estudio de patrones en la distribución geográfica de especies y comunidades. **260, 834**

bioluminiscencia Luz emitida como resultado de las reacciones en un organismo vivo. **102**

bioma Subdivisión de un reino biogeográfico; suele describirse en términos de las plantas dominantes; p. ej., bosque tropical perennifolio, pradera, tundra. **868**

biopelícula Comunidad de diferentes tipos de microorganismos que viven dentro de una masa de fango compartida. **61**

biosfera Todas las regiones de agua, corteza y atmósfera de la Tierra, donde viven organismos. **5**

bípodo Que habitualmente se para sobre dos piernas. **452**

bivalvo Miembro de un subgrupo de moluscos sin cabeza encerrados en una concha bivalva articulada. **417**

blastocisto Tipo de blástula con capa superficial de blastómeros, cavidad llena de secreciones y una masa de células internas que se desarrolla formando el embrión. **763**

blástula Bola de células y cavidad llena con sus propias secreciones; resultado de la etapa de segmentación en el desarrollo de un animal. **760**

bomba de calcio Proteína de transporte activo; bombea iones calcio a través de una membrana celular en contra de su gradiente de concentración. **85**

bosque caducifolio Bioma de los trópicos húmedos que incluyen una mezcla de árboles de hoja ancha que retienen las hojas todo el año, y árboles caducos de hojas anchas que cambian las hojas una vez al año en la estación seca o de frío. **874**

bosque caducifolio templado Bioma que recibe de 50 a 150 centímetros de precipitación durante el año, en el cual hay veranos cálidos e inviernos fríos. La vegetación predominante son árboles que cambian hojas en otoño. **874**

bosque deciduo tropical Bioma ecuatorial que recibe menos de 2.5 centímetros de lluvia en la estación de sequía. La mayoría de los árboles cambia de hojas al comenzar la estación de sequía. **874**

bosque seco Bioma de áreas que reciben entre 40 y 100 centímetros de lluvia; muchos tienen varios árboles altos, pero no presentan un dosel denso. **873**

bosque tropical perennifolio Bioma entre las latitudes 10° norte y sur del ecuador donde el promedio anual de lluvia es de 130 a 200 centímetros; selva tropical. **874**

bosques de coníferas Bioma donde predominan las coníferas, que toleran el frío y la sequía, y la tierra con bajo contenido de nutrientes. **876**

briofitas Planta terrestre no vascular. La etapa haploide predomina en su ciclo de vida y sus espermatozoides requieren agua estancada para llegar a los óvulos. Un musgo, una hepática o un antocero. **374**

bronquio Vía respiratoria que lleva aire de la tráquea al pulmón. **689**

bronquiolo Una de las diminutas vías respiratorias que llevan aire a los alveolos del pulmón. **689**

brote apical Zona principal de crecimiento primario de un brote. **480**

brote lateral Brote axilar. Brote latente que se forma en la axila de una hoja. **480**

brote Partes de la planta encima del suelo; p. ej., tallos, hojas, flores. **476**

bursa Saco lleno de líquido con funciones de amortiguación entre las partes de diversas articulaciones. **625**

cadena de transferencia de electrones Conjunto de enzimas y otras moléculas en una membrana celular que

aceptan y ceden electrones en secuencia, liberando la energía de los electrones por incrementos pequeños y útiles. **101**

cadena trófica de los herbívoros Cadena trófica en la que la energía fluye de los productores a los herbívoros. **842**

cadena trófica detritívora Cadena trófica en la cual la energía fluye de los productores a los detritívoros y descomponedores (más que hacia los herbívoros). **843**

cadena trófica Secuencia lineal de pasos por los cuales la energía almacenada en los tejidos de un autótrofo entra a niveles tróficos más altos. **841**

calambre muscular Secuencia de contracción y relajación muscular en respuesta a un estímulo breve. **632**

calentamiento global Incremento a largo plazo en la temperatura de la atmósfera inferior de la Tierra; el aumento en los niveles de gases de invernadero contribuyen al mismo. **853**

cámara de Bowman Primera parte de una nefrona con forma de copa; el agua y los solutos filtrados de los capilares glomerulares penetran en ella. **727**

cambium suberígeno En plantas, un meristemo lateral que da lugar al peridermo. **487**

cambium vascular Meristemo lateral que se forma en tallos y raíces antiguos. **486**

camuflaje Coloración o patrón corporal, forma o comportamiento que ayuda a depredadores y presas a confundirse con los alrededores, y escapar a la detección. **824**

cáncer Enfermedad que tiene lugar cuando un neoplasma maligno altera física y metabólicamente los tejidos corporales. **151**

capa de ozono Capa atmosférica donde existe elevada concentración de ozono. **864**

capa germinal Una de las capas de tejido primario de un embrión (endodermo, ectodermo o mesodermo). **546, 768**

capa superior del suelo Capa que se encuentra en la superficie del suelo; contiene la mayor parte de los nutrientes para el crecimiento de las plantas. **495**

capacidad de carga Número máximo de individuos de una especie que puede sostener determinado entorno. **802**

capacidad vital Volumen máximo de aire que puede entrar y salir de los pulmones en inhalación y exhalación forzadas. **690**

capacidad volumétrica Volumen de aire que entra y sale de los pulmones durante una inhalación y una exhalación normales. **691**

capilar sanguíneo Vaso sanguíneo de diámetro más pequeño; la sangre intercambia sustancias con el líquido intersticial a través de sus paredes que sólo tienen una célula de espesor. **638, 648**

capilar sanguíneo Véase capilar, sangre.

capilares peritubulares Conjunto de capilares sanguíneos que rodean las partes tubulares de una nefrona renal. **727**

caracter adaptativo Caracter hereditario que mejora la aptitud de un individuo; adaptación evolutiva. **10, 265**

caracter Característica bioquímica o de comportamiento de un individuo. **7**

caracter Rasgo hereditario cuantificable. **303**

carbohidrato Molécula orgánica que consta principalmente de átomos de carbono, hidrógeno y oxígeno en proporción 1:2:1. **40**

carbón Fuente de energía no renovable que se formó hace más de 280 millones de años a partir de residuos de plantas sumergidas no descompuestas que se compactaron lentamente. **378**

carga Propiedad eléctrica. Las cargas opuestas se atraen y las cargas similares se repelen. **22**

cariotipo Imagen del complemento de cromosomas de un individuo ordenada por tamaño, longitud, forma y ubicación del centrómero. **187**

carpelo Estructura reproductiva femenina de la flor; estigma pegajoso o vellosa, a menudo con tallo, sobre la cámara (ovario) que contiene uno o más óvulos. **508**

cartilago Tejido conectivo especializado con fibras finas de colágeno en una matriz ahulada que resiste a la compresión. **542**

catastrofismo Hipótesis actualmente descartada que plantea que las fuerzas geológicas catastróficas diferentes de las actuales dieron forma a la superficie de la Tierra. **262**

cebador (primer) Cadena única y corta de ADN diseñada para hibridarse con un patrón; las ADN polimerasas inician la síntesis en los cebadores durante la PCR o la secuenciación. **245**

cefalización Durante la evolución de la mayoría de los tipos de animales, aumento de la concentración de las estructuras sensoriales y células nerviosas en el extremo anterior del cuerpo. **404, 554**

cefalópodo Molusco de cuerpo blando con sistema circulatorio cerrado. Se desplaza por propulsión a chorro expulsando agua de un sifón; p. ej., calamares, pulpos y nautilus. **417**

celoma En muchos animales, cavidad recubierta de tejido entre el intestino y la pared corporal. **405**

célula acompañante En el floema, célula del parénquima que carga azúcares a los tubos cribosos. **479**

célula asesina natural (célula NK) Tipo de linfocito que mata las células infectadas o cancerosas capaces de evadir a otros linfocitos. **661**

célula con borde de cepillo Tipo de célula especializada en la absorción; se encuentra a los lados y en la punta de una vellosidad del intestino delgado. **708**

célula de memoria Célula B o T sensibilizada por antígeno que se forma en la respuesta inmune primaria, pero no actúa de inmediato. Participa en una respuesta secundaria cuando el mismo antígeno vuelve a entrar en el cuerpo en un periodo posterior. **667**

célula dendrítica Leucocito fagocitario que patrulla los líquidos tisulares; presenta antígenos a células T. **661**

célula efectora Célula B o célula T sensibilizada por un antígeno; tiene actividad en la inmunidad adaptativa. **666**

célula eucarionte Tipo de célula que comienza a vivir con un núcleo. **56**

célula germinal Célula animal que puede experimentar meiosis y dar lugar a gametos. **156**

célula guarda Una de un par de células que definen un estoma a través de la epidermis de una hoja o tallo. **500**

célula madre Célula animal no diferenciada que se autoperpetúa. Una parte de sus células hijas se especializa. **546**

célula madre del endospermo Célula con dos núcleos ($n + n$) que forma parte de un gametofito femenino maduro en una planta con flores. En la fertilización un núcleo espermático se fusiona con ella formando un endospermo. **512**

célula neuroglial Cualquiera de las células del tejido nervioso que soportan estructural y metabólicamente a las neuronas. **545, 554**

célula pilosa Mecanorreceptor de tipo piloso; se dispara cuando está suficientemente doblado o inclinado. **583**

célula procarionte Véase Procarionte.

Célula Unidad más pequeña con las propiedades de los seres vivos: capacidad para realizar el metabolismo, crecer, mantener la homeostasis y reproducirse. **4, 56**

células flamígeras Células en la punta de los túbulos de los órganos excretorios en las planarias; contienen un haz de cilios con apariencia de flama brillante al microscopio. **722**

centriolo Estructura con forma de barril que participa en la formación de microtúbulos en cilios, flagelos y husos acromáticos de los eucariontes. **73**

centro de la sed Parte del hipotálamo que promueve el comportamiento para obtener agua cuando los osmorreceptores cerebrales detectan un aumento en el nivel de sodio en la sangre. **730**

centrómero Región constreñida en un cromosoma eucarionte, al cual están unidas las cromátides hermanas. **143**

cepa Subgrupo en una especie procarionte que puede ser caracterizado por algún carácter o caracteres identificables. **339**

cera Lípido repelente al agua con largas colas de ácidos grasos enlazados con alcoholes de cadena larga o anillos de carbón. **43**

cerebelo Región posterior del cerebro que contiene centros reflexivos que mantienen la postura y permiten movimientos armoniosos de los miembros. **568**

cerebro Región anterior del cerebro que lleva a cabo las respuestas motora y de recepción de señales olfativas. En los mamíferos evolucionó como un centro de integración compleja. **568**

chip de ADN Arreglo microscópico de fragmentos de ADN que colectivamente representan un genoma que se emplea para estudiar la expresión genética. **249**

cianobacteria Tipo de fotoautótrofo procarionte que efectúa fotosíntesis por la vía no cíclica y, por tanto, libera oxígeno. **342**

cícada Gimnosperma de hábitats subtropicales o tropicales; muchas se asemejan a las palmas. **380**

ciclo biogeoquímico Desplazamiento lento de un elemento desde los reservorios del entorno a través de redes tróficas y de regreso. **847**

ciclo cardíaco Secuencia recurrente de contracción y relajación muscular que corresponde a un latido cardíaco. **646**

ciclo celular Serie de eventos desde el momento en que la célula se forma hasta que se reproduce. En los eucariontes, un ciclo consta de interfase, mitosis y división del citoplasma. **144**

ciclo de ATP/ADP Manera en que la célula regenera su suministro de ATP. El ADP se forma cuando el ATP pierde un grupo fosfato, y el ATP se forma cuando el ADP adquiere un grupo fosfato. **97**

ciclo de Calvin-Benson Reacciones independientes de la luz en la fotosíntesis; vía cíclica donde se forma glucosa a partir de CO_2 . **115**

ciclo de Krebs La segunda etapa de la respiración aerobia; en ella se descomponen dos moléculas de piruvato en CO_2 y H_2O , para dar rendimiento neto de dos ATP y muchas coenzimas reducidas. **128**

ciclo del agua Proceso por el cual el agua se desplaza entre el océano, la atmósfera y los reservorios de agua dulce. **848**

ciclo del carbono Ciclo atmosférico. El carbono pasa de sus reservorios en el entorno (sedimentos, rocas, océano), a través de la atmósfera (principalmente como CO_2), a las redes alimenticias y de regreso a los reservorios. **850**

ciclo del fósforo Ciclo sedimentario. El fósforo (principalmente a manera de fosfato) se desplaza desde la tierra, pasando por las cadenas tróficas, hasta llegar a los sedimentos del océano y, posteriormente, regresar a la tierra. **856**

ciclo del nitrógeno Ciclo atmosférico. El nitrógeno se desplaza de su reservorio más grande (la atmósfera), pasa por el océano, los sedimentos oceánicos, los suelos y las cadenas tróficas, y luego regresa a la atmósfera. **854**

ciclo hidrológico Véase ciclo del agua.

ciclo menstrual Ciclo aproximadamente mensual en las mujeres en edad reproductiva. Los cambios hormonales conducen a la maduración del ovocito y su liberación, y preparan el recubrimiento uterino para el embarazo. Cuando el embarazo no ocurre, este revestimiento se desprende y el ciclo se inicia de nuevo. **747**

ciclo respiratorio Una inhalación y una exhalación. **690**

ciencia Estudio sistemático de la naturaleza. **11**

cigoto Célula formada por fusión de gametos; primera célula de un nuevo individuo. **157**

ciliado Protista alveolado heterótrofo con cilios en su superficie; conocido también como protozoario ciliado; p. ej., el *Paramecium*. **357**

cilindro vascular Arreglo cilíndrico con cubierta formado por xilema primario y floema en una raíz. **485**

cilio Estructura corta móvil que se proyecta de la membrana plasmática de ciertas células eucariontes. **73**

circuito pulmonar Vía cardiovascular, en la cual la sangre empobrecida en oxígeno fluye a los pulmones procedente del corazón, se oxigena y regresa de nuevo al corazón. **639**

circuito sistémico Ruta cardiovascular, en la cual la sangre oxigenada fluye del corazón pasando por el resto del cuerpo, donde cede el oxígeno, capta dióxido de carbono y después regresa al corazón. **639**

citocinas Moléculas señalizadoras con funciones importantes en la inmunidad de los vertebrados. **661**

citocinesis División del citoplasma. **148**

citocinina Hormona vegetal que promueve la división celular, libera brotes laterales de la dominancia apical, inhibe la senectud. **527**

citoesqueleto Marco dinámico de filamentos de proteínas que soportan estructuralmente, organizan y mueven a las células eucariontes y sus estructuras internas. Las células procariontes tienen filamentos proteicos similares. **72**

citoplasma Matriz semilíquida de la membrana plasmática de la célula y su núcleo o nucleóide. **56**

citosina (C) Tipo de base nitrogenada en los nucleótidos; también nucleótido con la base citosina. Forma apareamiento de bases con guanina en el ADN y el ARN. **206**

cladística Método para determinar relaciones evolutivas agrupando especies en clados. **303**

clado Grupo de especies que comparten un conjunto de caracteres. **303**

cladograma Diagrama de árbol evolutivo que muestra una red de relaciones evolutivas entre clados. **303**

clima Condiciones ambientales prevalentes en una región; p. ej., temperatura, cubierta de nubes, velocidad del viento, cantidad de lluvia y humedad. **862**

cloaca En peces, anfibios, reptiles y aves, abertura a través de la cual los desechos digestivos y urinarios salen del cuerpo; también puede tener funciones reproductivas. **444**

clon Copia de ADN, de una célula o de un organismo genéticamente idéntica. **156, 243**

clonación de ADN Grupo de procedimientos que emplean células vivas como materia para fabricar muchas copias idénticas de un fragmento de ADN. **242**

clonación reproductiva Tecnología que produce individuos genéticamente idénticos, p. ej., gemelos artificiales, SCNT. **210**

clonación terapéutica Producción de embriones humanos por SCNT. **211**

clorofila a Principal pigmento fotosintético en plantas, algas y cianobacterias. **109**

clorofita Miembro del linaje más diverso de algas verde. **362**

cloroplasto Organelo para la fotosíntesis en plantas y algunos protistas. Dos membranas externas encierran un estroma semilíquido. Una tercera membrana forma un compartimento que participa en la formación de ATP y NADPH; los azúcares se forman en el estroma. **69, 111**

cnidario Tipo de invertebrado con simetría radial que fabrica nematocitos; tiene dos tipos de tejidos epiteliales y una cavidad gastrovascular similar a un saco; p. ej., anémonas marinas, anémona, coral. **410**

coanoflagelados Protistas que son los parientes más cercanos conocidos de los protistas de los animales; se asemejan a las células de las esponjas. **406**

cóclea En el oído interno, estructura enrollada llena de líquido; traduce ondas de protección en potenciales de acción. **584**

código genético Conjunto de 64 codones del ARNm, cada uno de los cuales especifica un aminoácido o una señal de *para* en una transducción. **220**

codominancia Alelos no idénticos; ambos se expresan en su totalidad en heterocigotos; ninguno de ellos es dominante o recesivo. **176**

codón En el ARNm, triplete de bases nucleotídicas que codifican un aminoácido o una señal de *para* durante la traducción. Véase código genético. **220**

coenzima Cofactor orgánico. **99**

coevolución Evolución conjunta de dos especies que interaccionan de manera cercana; cada especie es un agente selectivo que desplaza el rango de variación de la otra. **296, 382, 818**

cofactor Ión metálico o coenzima que se asocia a una enzima y es necesaria para su funcionamiento; p. ej., NAD⁺. **99**

cohesión Tendencia de las moléculas a adherirse una a otra bajo tensión; propiedad del agua líquida. **29**

cohorte Grupo de individuos de la misma edad. **804**

colénquima Tejido de una planta simple; vivo en la madurez. Da apoyo flexible a partes de la planta que crecen con rapidez. **478**

colon Véase intestino grueso.

coloración de advertencia En muchas especies tóxicas y simuladoras, colores y patrones brillantes y otras señales que los depredadores aprenden a reconocer y a evitar. **824**

columna vertebral Espina dorsal, característica común de todos los vertebrados. **436, 620**

comensalismo Interacción interespecífica en la que una especie se beneficia y la otra no se ve afectada. **818**

compartimentalización En algunas plantas, respuesta de defensa en la cual la región atacada es circundada para separarla. **468**

compensación de dosis Teoría que plantea que la inactivación del cromosoma X iguala la expresión genética entre machos y hembras. **232**

competencia interespecífica Interacción en la cual los individuos de diferentes especies compiten por un recurso limitado; suprime el tamaño poblacional de ambas especies. **818**

complemento Conjunto de proteínas que circulan en forma inactiva en la sangre como parte de la inmunidad innata. Cuando se activan, destruyen a los invasores o los marcan para fagocitosis. **660**

comportamiento altruista Comportamiento social que puede reducir el éxito reproductivo de un individuo pero mejorar el de otros. **792**

comportamiento aprendido Modificación perdurable de un comportamiento como resultado de la experiencia en el entorno. **784**

comportamiento instintivo Comportamiento realizado sin haber sido aprendido en primer lugar. **784**

compuesto Tipo de molécula que tiene átomos de más de un elemento. **25**

comunidad Todas las poblaciones de una especie en un hábitat. **5, 818**

concentración Número de moléculas o iones por volumen unitario de líquido. **82**

condensación Reacción química en la cual dos moléculas se enlazan de manera covalente para formar una molécula de mayor tamaño; con frecuencia se forma agua como subproducto. **39**

condicionamiento clásico Respuesta involuntaria de un animal ante un estímulo que se asocia a otro estímulo que se presenta de manera simultánea. **785**

condicionamiento operante Tipo de aprendizaje en que el comportamiento voluntario del animal se modifica debido a las consecuencias del mismo. **785**

conducción De calor: transferencia de calor entre dos objetos que están en contacto mutuo. **733**

conducto colector En los riñones, pequeño tubo al cual drenan muchos túbulos distales y que a su vez drena hacia la pelvis renal. Sitio donde se determina la concentración final de la orina. **727**

conífera Tipo de gimnosperma adaptada para conservar agua durante los periodos de sequía y los inviernos fríos. Árboles leñosos productores de piñas o arbustos con hojas similares a agujas de cutícula gruesa o escamas. **380**

conjugación En los procariontes, transferencia de un plásmido de una célula a otra. **341**

conjuntiva Membrana mucosa que recubre la superficie interna de los párpados y se repliega para cubrir la esclerótica del ojo. **588**

conos Fotorreceptor de los vertebrados que responde a la luz intensa y contribuye a la visión bien definida y a la percepción de color. **590**

consumidor Heterótrofo que obtiene energía y carbono al alimentarse de tejidos, desechos o residuos de otros organismos. **6, 840**

contaminante Sustancia natural o sintética liberada al suelo, la atmósfera o el agua en

cantidades mayores de lo normal; altera los procesos naturales, porque los organismos evolucionaron en su ausencia, o están adaptados a niveles menores. **864**

conteo de células Número de células de determinado tipo presentes en un microlitro de sangre. **641**

convección Transferencia de calor por desplazamiento de moléculas de aire o agua. **733**

convergencia morfológica Patrón evolutivo en el cual partes similares del cuerpo evolucionan por separado en distintos linajes. **305**

corazón Bomba muscular; sus contracciones hacen circular la sangre por el cuerpo del animal. **638**

corcho Componente de la corteza; sus capas suberígenas aíslan, impermeabilizan y protegen la superficie de tallos y raíces leñosos. **487**

cordado Animal con un embrión que tiene una notocorda, un cordón nervioso dorsal hueco, hendiduras para las agallas en la pared de la faringe y una cola que se prolonga más allá del ano. En el adulto pueden persistir algunos, ninguno o todos estos caracteres. **434**

cordón nervioso En animales bilaterales, una línea de comunicación que corre paralela al eje anteroposterior. En los vertebrados, se desarrolla como tubo neural hueco que da lugar a la médula espinal y al cerebro. **412**

corion Membrana extraembrionaria de los amnios; en los mamíferos es parte de la placenta. En su superficie se forman vellosidades, las cuales facilitan el intercambio de sustancias entre el embrión y la madre. **769**

córnea En el ojo humano, capa externa transparente a través de la cual pasa la luz de camino a la pupila. **588**

coroide Capa del ojo medio, rica en vasos sanguíneos que está oscurecida por el pigmento marrón melanina e impide la dispersión luminosa. **588**

corteza celular Malla de microfilamentos que refuerza la membrana plasmática. **72**

corteza cerebral Capa superficial del cerebro; recibe, integra y almacena información sensorial y coordina las respuestas. **570**

corteza En las plantas leñosas, floema secundario y peridermo. **487**

corteza renal Porción más externa del riñón; justo bajo la cápsula renal donde se inician las nefronas. **726**

corteza somatosensorial Parte de la corteza cerebral que recibe información sensorial de nervios somáticos. **580**

corteza suprarrenal Zona externa de la glándula suprarrenal que secreta hormonas esteroides, incluyendo aldosterona y cortisol. **610**

cortisol Hormona esteroide secretada por la corteza suprarrenal; ayuda a mantener el nivel sanguíneo de glucosa entre comidas; su nivel aumenta bajo tensión. **610**

cotiledón Hoja de la semilla; parte de un embrión de planta con flores. **476**

cotransportador Proteína de transporte que puede desplazar dos o más sustancias a través

de una membrana, p. ej., la bomba de sodio y potasio. **85**

craneado Cordado que tiene el cerebro dentro de un cráneo (recubrimiento cerebral); cualquier pez, anfibio, reptil, ave o mamífero. **435**

crecimiento cero de la población (ZPG) Ausencia de aumento o reducción del tamaño poblacional durante un intervalo específico. **800**

crecimiento En especies multicelulares, aumento en el número, tamaño y volumen de la células. En procariontes unicelulares, aumento en el número de células. **462, 524**

crecimiento exponencial Aumento de tamaño poblacional en la misma proporción respecto a su total en cada intervalo sucesivo. **800**

crecimiento logístico Patrón de crecimiento poblacional. La población crece exponencialmente cuando es pequeña, y después se nivela en tamaño una vez que alcanza la capacidad de carga del entorno. **802**

crecimiento primario Crecimiento de una planta a partir del meristemo apical para formar brotes en la raíz y el tallo. **477**

crecimiento secundario Engrosamiento de tallos y raíces antiguos de los meristemas laterales. **477**

crystalino En los ojos de cámara, cuerpo transparente que dobla los rayos luminosos para que converjan adecuadamente sobre los fotorreceptores. **586**

cromátide hermana Uno de dos miembros unidos en un cromosoma eucarionte duplicado. **142**

cromatina Todas las moléculas de ADN y proteínas asociadas en un núcleo. **65**

cromosoma Molécula completa de ADN y las proteínas a ella unidas; contiene parte o todos los genes del organismo. Es lineal en células eucariontes y circular en células procariontes. **65**

cromosoma homólogo Miembro de un par de cromosomas en las células del cuerpo de organismos diploides; con excepción de los cromosomas sexuales que no son idénticos, ambos miembros de un par tienen los mismos genes forma y longitud. **156**

cromosoma procarionte Molécula de ADN circular de doble cadena junto con algunas proteínas unidas a él. **340**

cromosoma sexual Miembro de un par de cromosomas que difiere entre machos y hembras. **186**

crustáceo Uno de los artrópodos, en su mayoría marinos, que tienen dos pares de antenas; p. ej., copépodo, percebes, cangrejo o langosta. **423**

crucía de prueba Método para determinar el genotipo; cruce entre un individuo de genotipo desconocido y un individuo homocigoto recesivo. Se analizan los fenotipos de los descendientes. **172**

cuadrante Una de diversas áreas de muestreo del mismo tamaño y forma que se emplea para estimar el tamaño de una población. **799**

cuadro de Punnett Diagrama que se emplea para predecir el resultado de una cruce de prueba. **173**

cuello de botella Reducción severa en el tamaño de la población; puede reducir la diversidad genética. **288**

cuenca de agua Región de cualquier tamaño específico, en la cual toda la precipitación drena hacia un río o arroyo. **848**

cuerpo calloso Banda gruesa de conductos nerviosos que une los hemisferios cerebrales de mamíferos superiores, incluidos los humanos. **569**

cuerpo lúteo Estructura glandular que se forma a partir de las células de un folículo desprendido luego de la ovulación; sus secreciones de progesterona y estrógeno ayudan a engrosar el endometrio y prepararlo para el embarazo. **749**

cultura Suma de patrones de comportamiento de un grupo social que se transmite entre generaciones mediante aprendizaje y comportamiento simbólico. **453**

curva de campana Curva que es un resultado típico al graficar un rango de variación de un carácter continuo contra la frecuencia del mismo dentro de una población. **181**

curva de supervivencia Gráfica de supervivencia específica por edad de una cohorte, desde el momento del nacimiento hasta que el último individuo muere. **804**

cutícula En las plantas, cubierta de cera y cutina sobre la pared externa de las células de la epidermis. En los anélidos, capa delgada y flexible secretada. En los artrópodos, exoesqueleto ligero endurecido con quitina. **70, 372**

datación radiométrica Método para estimar la antigüedad de una roca o fósil al medir el contenido y las proporciones de un radioisótopo y sus elementos hijos. **268**

datos demográficos Estadísticas que describen a una población, p. ej., su tamaño y su estructura de edades. **798**

deleción Pérdida de parte de un cromosoma; también mutación en la cual se pierden uno o varios pares de bases. **192, 224**

dendrita En una neurona, una de las extensiones cortas y ramificadas que aceptan señales y las conducen al cuerpo de la célula. **556**

densidad de población Número de individuos de una población en un volumen específico o área de un hábitat. **798**

dentina Material rico en calcio, es similar pero más duro y denso que el hueso que constituye la masa principal del diente. **705**

depredación Interacción ecológica en la cual un depredador mata presas y las consume. **818**

depredador Heterótrofo que se alimenta de otros organismos vivos (su presa). **822**

deriva génica Cambio en las frecuencias de alelos de una población únicamente al azar. **288**

dermis Capa cutánea debajo de la epidermis; en su mayor parte es tejido conectivo denso. **548**

desalinización Eliminación de la sal del agua de mar. **849**

desarrollo Proceso que transforma un cigoto en un adulto con tejidos especializados y, generalmente, órganos. **7, 462**

descomponedor Uno de los heterótrofos procariontes o fúngicos que obtiene carbono y energía descomponiendo desechos o residuos de organismos. **840**

desertificación Conversión de praderas o tierras de cultivo irrigadas o estacionales en tierras con condiciones similares a las de un desierto. **900**

desierto Bioma de regiones donde la evaporación excede considerablemente a la lluvia, la tierra es delgada y la vegetación escasa. **871**

desintegración radioactiva Proceso por el cual los átomos de un radioisótopo emiten espontáneamente energía y partículas subatómicas cuando su núcleo se desintegra. **23**

desnaturalizar Hacer que una proteína o cualquier otra molécula biológica pierda su forma, empleando, por ejemplo, temperatura alta o cambios de pH. **46**

desnitrificación Conversión de nitratos o nitritos a nitrógeno gaseoso (N₂) u óxido de nitrógeno (NO₂) por medio de las bacterias del suelo. **855**

desplazamiento de caracteres Modificaciones de caracteres de una especie de manera que reduce la intensidad de la competencia con otra especie; ocurre en el transcurso de generaciones. **821**

detritívoro Cualquier animal que se alimenta de pequeñas partículas de materia orgánica; p. ej., cangrejo o lombriz de tierra. **840**

deuterostomado Animal bilateral que pertenece a un linaje en el que la segunda apertura que aparece en la superficie del embrión se transforma en boca; p. ej., un equinodermo o cordado. **405**

diafragma Capa amplia de músculo liso debajo de los pulmones; divide el celoma en cavidad torácica y cavidad abdominal. **689**

diagramas de árboles evolutivos Tipo de diagrama que resume relaciones evolutivas entre un grupo de especies. Cada rama representa un linaje de descendencia distinto y cada nodo, una divergencia. **303**

diatomea Estraminópilo fotosintético (protista) que vive como organismo unicelular dentro de una concha bivalva de sílice. **360**

diferenciación Proceso por el cual las células se especializan. Ocurre conforme los diferentes linajes celulares comienzan a expresar distintos subconjuntos de genes. **230, 765**

diferenciación celular Véase diferenciación.

difusión Desplazamiento neto de moléculas o iones de una región donde están concentrados a otra en la que están menos concentrados. **82, 464**

dimorfismo sexual Existencia de fenotipos femenino y masculino distintos. **286**

dinoflagelado Protista alveolado que, de manera típica, tiene dos flagelos; deposita celulosa en los alveolos. Son heterótrofos y fotoautótrofos; algunos dan lugar a las mareas rojas. **358**

dinosaurio Animal de un grupo de reptiles que surgieron en el Triásico y fueron los vertebrados

dominantes sobre la Tierra durante 125 millones de años. **443**

diploide Que tiene dos cromosomas de cada tipo característico de la especie (*2n*). **145**

disolvente Sustancia típica de un líquido que a su vez puede disolver otras sustancias; p. ej., el agua. **28**

distribución de la población Patrón en el cual los individuos de una población se encuentran dispersados en su hábitat. **798**

distribución de recursos Empleo de diferentes partes de un recurso; permite que dos o más especies similares coexistan en un hábitat. **821**

distribución independiente Teoría que plantea que los alelos de un gen se distribuyen a los gametos independientemente de los alelos de todos los demás genes durante la meiosis. **174**

divergencia morfológica Patrón evolutivo en el cual una parte del cuerpo de un ancestro cambia en los descendientes. **304**

doble fertilización Modo de fertilización en las plantas con flores, en el cual un núcleo espermático se fusiona con el óvulo y un segundo núcleo espermático se fusiona con la célula madre del endospermo. **512**

dolor diferido Dolor que se experimenta cuando el cerebro, de manera errónea, interpreta las señales acerca de un problema visceral como si procediera de la piel o las articulaciones. **581**

dolor Percepción de una lesión. **580**

dominancia apical Efecto de inhibición de crecimiento sobre los brotes laterales (axilares) mediada por la auxina, que se produce en las puntas de los brotes. **527**

dominancia incompleta Condición en la cual un alelo no domina totalmente respecto a otro, de modo que el fenotipo heterocigoto es intermedio entre dos fenotipos homocigotos. **176**

dominante Respecto a un alelo, que tiene la capacidad de enmascarar los efectos del alelo recesivo apareado con él. **171**

duplicación Secuencia de bases del ADN que se repite dos o más veces. **192**

duramen Tejido aromático, oscuro, denso en la parte interna de los tallos de árboles antiguos y raíces. **487**

ecdisona Hormona de los insectos que participa en la metamorfosis y la muda. **613**

ecorregión Amplia provincia en tierra firme o en el océano influida por factores abióticos y bióticos. **897**

ecosistema Comunidad que interactúa con su entorno a través del flujo unilateral de energía y reciclaje de materiales. **5, 840**

ectodermo Capa más externa de tejido primario de los embriones animales. **546, 764**

ectotermo Animal que permanece caliente principalmente al absorber calor del entorno, p. ej., asoleándose. **444, 733**

efecto de la distancia Un patrón biogeográfico. Las islas lejos de tierra firme tienen menos especies que las que están más cerca de la fuente potencial de colonizadores. **835**

efecto del área Patrón biogeográfico; las islas de mayor tamaño soportan más especies que las islas más pequeñas a distancias equivalentes de las fuentes de especies colonizadoras. **835**

efecto fundador Un tipo de cuello de botella. Cambio en las frecuencias de alelos que tiene lugar cuando unos individuos establecen una nueva población. **289**

efecto invernadero Algunos gases atmosféricos absorben longitudes de onda infrarrojas (calor) de la superficie calentada por el sol e irradian parte de éstas hacia la Tierra, calentándola. **852**

efector Músculo (o glándula) que responde a señales neurales o endocrinas. **466**

El Niño Desplazamiento hacia el Este de aguas superficiales tibias en el Pacífico ecuatorial occidental. Es repetitivo y altera el clima global. **885**

electroforesis Técnica para separar fragmentos de ADN por su tamaño. **246**

electrón Partícula subatómica con carga negativa que ocupa orbitales en torno al núcleo atómico. **22**

electronegatividad Medida de la capacidad de un átomo para atraer electrones y otros átomos. **25**

elemento Sustancia que consta únicamente de átomos con el mismo número de protones. **22**

elemento transponible Pequeño segmento de ADN que espontáneamente puede desplazarse a una nueva ubicación en el ADN cromosomal de una célula. **224**

embriofita Miembro del clado de plantas terrestres; sus óvulos y embriones se desarrollan en una estructura reproductiva multicelular. **370**

emulsificación En el intestino delgado, recubrimiento de gotitas de grasa con sales biliares para que las grasas queden suspendidas en el quimo. **707**

endocitosis Proceso por el cual una célula capta una sustancia englobándola en una vesícula formada por un poco de membrana plasmática. **86**

endodermo Capa más interna de tejido primario en los embriones animales. **546, 764**

endoesqueleto En los cordados, marco interno que consta de cartílago, hueso o ambos; trabaja con el músculo esquelético para posicionar el cuerpo, moverlo y darle apoyo. **436, 619**

endogamia Apareamiento no aleatorio entre parientes cercanos. **289**

endosimbiosis Interacción ecológica permanente e íntima en la cual una especie vive y se reproduce dentro del cuerpo de otra para beneficio de una o de ambas. **324**

endospermo Tejido nutritivo en las semillas de las plantas con flores. **384, 513**

endospora En ciertas bacterias, estructura de latencia que encierra un poco de citoplasma y el ADN; resiste el calor, la irradiación, la sequedad, los ácidos, los desinfectantes y el agua en ebullición. Cuando las condiciones favorecen su crecimiento, germina y surge una bacteria. **343**

endotérmica Tipo de reacción en la cual los reactivos tienen menos energía libre que

los productos; su realización requiere suministro neto de energía. **96**

endotermo Animal que se calienta principalmente por el propio calor que genera a través del metabolismo. **446, 733**

energía Capacidad de realizar trabajo. **6, 94**

energía de activación Cantidad mínima de energía para iniciar una reacción; las enzimas la reducen en reacciones metabólicas. **96**

energía libre Cantidad de energía disponible (libre) para realizar trabajo. **96**

enfermedad de transmisión sexual

(**EST**) Agente patógeno que se transfiere entre individuos por contacto sexual; p. ej., sífilis, SIDA. **754**

enfermedad Estado que surge cuando las defensas del cuerpo no pueden vencer la infección y las actividades de algún patógeno interfieren con el funcionamiento normal del organismo. **346**

enlace covalente Enlace químico en el cual dos átomos comparten un par de electrones. **26**

enlace iónico Tipo de enlace químico; fuerte atracción mutua entre iones de carga opuesta. **26**

enlace químico Fuerza de atracción que surge entre dos átomos cuando interaccionan sus electrones. **25**

entrecruzamiento Proceso en el cual cromosomas homólogos intercambian segmentos correspondientes durante la profase I de la meiosis. Coloca combinaciones no parentales de alelos en los gametos. **160**

envoltura nuclear Doble membrana que constituye el límite exterior del núcleo. **64**

enzima de restricción Tipo de enzima que corta secuencias específicas de bases del ADN. **242**

enzima Proteína o ARN que cataliza (acelera) una reacción sin sufrir modificaciones en ella. **80, 98**

eosinófilo Leucocito especializado en combatir parásitos. **661**

epidermis Capa de tejido más externo de las plantas y casi todos los animales. **479, 548**

epífita Planta que crece sobre el tronco o la rama de otra planta, pero no retira nutrientes de ella. **377**

epiglotis Estructura similar a un saco móvil entre faringe y laringe; su posición dirige el aire hacia la tráquea o el alimento hacia el esófago. **689**

epistasis Productos que interaccionan en dos o más pares de genes e influyen en un carácter. **177**

epitelio (tejido epitelial) Tejido animal que recubre las superficies externas del cuerpo, los órganos tubulares y las cavidades del organismo. **541**

equilibrio ácido-base Resultado del control de las concentraciones de solutos; el fluido extracelular nunca es demasiado ácido o excesivamente básico. **731**

equilibrio genético Estado teórico en el cual una población no evoluciona respecto a un gen específico. **279**

equinodermo Invertebrado radial con algunas características bilaterales y espinas o placas calcificadas sobre la pared del cuerpo; p. ej., estrella de mar. **428**

eritrocito Glóbulo rojo; célula sanguínea que contiene la hemoglobina; transporta oxígeno. **640**

eritropoyetina Hormona renal que induce a las células madre de la médula ósea a formar eritrocitos. **705**

erosión del suelo Pérdida de suelo por acción del viento y el agua. **495**

error de muestreo Diferencia entre los resultados que derivan de probar un grupo completo de eventos o individuos, y los resultados que derivan de probar un subconjunto de dicho grupo. **16**

escala de tiempo geológico Cronología de la historia de la Tierra. **270**

escala Una de las diversas estructuras similares a placas en la superficie corporal de peces y reptiles. **438**

esclerénquima Tejido vegetal simple; muere en la madurez y sus paredes celulares reforzadas de lignina dan apoyo estructural a las partes de la planta. **478**

esclerótica Capa fibrosa, blanca y densa en el globo ocular que cubre la mayor parte de la superficie externa del ojo. **588**

esfínter Anillo de músculos, que de manera alterna se contrae y se relaja, cerrando y abriendo un conducto entre dos órganos. **705**

esmalte El material más duro del cuerpo que recubre la corona dental expuesta y reduce el desgaste. **705**

esmog Condición atmosférica, en la cual los vientos no pueden dispersar los contaminantes atmosféricos atrapados por una inversión térmica. **864**

esófago Conducto muscular entre la laringe (la garganta) y el estómago. **705**

especiación Formación de especies hijas a partir de una población o subpoblación de especies madre; las rutas varían en sus detalles y duración. **290**

especiación alopátrida Vía de especiación en la cual una barrera física que separa a los miembros de una población pone fin al flujo genético entre ellos. **292**

especiación parapátrida Modelo de especiación, en el cual diversas presiones de selección conducen a divergencias dentro de una misma población. **295**

especiación simpátrida Modelo de especiación, en el cual ésta ocurre en ausencia de una barrera física; p. ej., por poliploidía en plantas con flores. **294**

especie amenazada Especie con probabilidades de estar en peligro de extinción en un futuro cercano. **893**

especie clave Especie que tiene un efecto desproporcionadamente grave sobre la estructura de la comunidad, en relación con su propia abundancia. **830**

especie endémica Especie confinada a un área limitada en la cual ha evolucionado. Tiene más

probabilidades de extinguirse que una especie con distribución más amplia. **894**

especie indicadora Cualquier especie que, a través de su abundancia o escasez, constituye una medida de la salud de su hábitat. **896**

especie pionera Colonizador oportunista de hábitats yermos o perturbados. Se encuentra adaptado al crecimiento y a la dispersión rápida. **828**

especie Un tipo de organismo. De las especies de reproducción sexual, uno o más grupos de individuos que potencialmente pueden experimentar endogamia y producir descendientes fértiles, y no se mezclan con otros grupos. **8**

especies amenazadas Especie endémica (nativa) de un hábitat que no se encuentra en otros sitios y es altamente vulnerable a la extinción. **893**

especies exóticas Especies que se han establecido en una nueva comunidad tras dispersarse de su sitio natal. **831**

espermatozoide Gameto masculino maduro. **162**

esponja Invertebrado acuático que se alimenta por filtración y carece de simetría y tejidos. **408**

esporangio Estructura multicelular formadora de esporas que protege las esporas en desarrollo y facilita su dispersión. **372**

esporofito Cuerpo diploide productor de esporas en una planta o alguna alga multicelular. **162, 372, 508**

esqueleto apendicular Estructura ósea que consta de cintura pectoral (hombros), cintura pélvica (caderas) y extremidades (o aletas óseas) unidas a ella. **620**

esqueleto axial El cráneo, la columna vertebral, las costillas y el esternón. **620**

esqueleto hidrostático Cavidad llena de líquido sobre la cual actúan contracciones musculares. **410, 618**

estado de transición En una reacción química, momento en el cual los enlaces de reactivos se encuentran en su punto de ruptura. **98**

estambre Parte reproductiva masculina de una planta con flores; consta de una antera productora de polen sobre un filamento. **508**

estasis Patrón macroevolutivo en el cual un linaje persiste con poco o ningún cambio con el transcurso del tiempo evolutivo. **296**

estatolito Organelo que actúa como mecanismo para percepción de la gravedad. **530**

esteroide Tipo de lípido con cuatro anillos de carbono y sin colas de ácido graso. **43**

estímulo Forma específica de energía que activa un receptor sensorial que puede detectarla; p. ej., presión. **782**

estoma Brecha que se abre entre dos células guardianas; permite difusión de vapor de agua y gases a través de la epidermis de una hoja o tallo primario. **116, 372**

estómago Saco muscular expandible, que mezcla y almacena los alimentos ingeridos y ayuda a descomponerlos mecánica y químicamente. **705**

estramenópilo Protista unicelular o multicelular de un grupo unido por estudios de ADN; algunos tienen células con filamentos en uno o dos flagelos; p. ej., una diatomea, un alga café o moho acuático. **360**

estróbilo En algunas plantas que no florecen, como los equisetos y las cícadas, un grupo de estructuras productoras de esporas. **376**

estrógeno Principal hormona sexual en las mujeres. Ayuda a los ovocitos a madurar y prepara el endometrio para el embarazo; afecta el crecimiento, el desarrollo y los caracteres sexuales secundarios. En los varones, una pequeña cantidad de la misma desempeña cierta función en la producción de espermatozoides. **612, 748**

estroma Matriz semilíquida entre la membrana tilacoidal y las dos membranas externas de un cloroplasto; sitio donde se realizan las reacciones de la fotosíntesis independientes de luz. **111**

estromatolito Tapetes fosilizados con forma de domo de bacterias fotoautótrofas acuáticas. **323**

estructura de edades En una población, número de individuos en cada categoría de edad. **798**

estructuras análogas Estructuras similares que evolucionaron por separado en diferentes linajes; p. ej., en las superficies de vuelo de las alas de los murciélagos y las alas de las aves. **305**

estructuras homólogas Partes similares del cuerpo entre linajes; refleja ancestros compartidos. **304**

estuario Región costera parcialmente cerrada donde el agua de mar se mezcla con agua dulce y con agua que se filtra de la tierra, como ocurre en los ríos. **880**

etileno Hormona vegetal gaseosa que inhibe la división celular en tallos y raíces; también promueve la abscisión y la maduración de los frutos. **527**

eucarionte Organismo cuyas células característicamente comienzan a vivir con un núcleo y otros organelos rodeados de membrana; un protista, una planta, un hongo o un animal. **8**

eudicotiledónea Planta con flores y con embriones que tiene dos cotiledones; típicamente tiene hojas ramificadas con vénulas y partes florales en cantidades de cuatro o cinco o múltiplos de estos números. **476**

euglenoide Protista flagelado con muchas mitocondrias. La mayoría son heterótrofos, otros son fotoautótrofos. **355**

eutroficación Enriquecimiento de nutrientes de un cuerpo de agua; promueve el desarrollo de poblaciones de fitoplancton. **857**

evaporación Transición de líquido a gas; requiere suministro de energía. **29, 733**

evolución Cambio en un linaje de descendencia. **10, 262**

exaptación (preadaptación) Adaptación de una estructura existente para un fin totalmente distinto; novedad evolutiva importante. **296**

exclusión competitiva Cuando dos especies requieren el mismo recurso limitado para

sobrevivir o reproducirse, la mejor empujará a la extinción a la menos competitiva en el hábitat que comparten. **820**

exocitosis Fusión de una vesícula de citoplasma con la membrana plasmática; al entrar a formar parte de la membrana, su contenido se libera al líquido extracelular. **86**

exodermis Capa cilíndrica de células bajo la epidermis de la raíz de muchas plantas. **497**

exoesqueleto Esqueleto externo; p. ej., cutícula endurecida de un artrópodo. **421, 618**

exón Secuencia de nucleótidos que no se libera a partir de ARN durante el procesamiento. **220**

exotérmica Tipo de reacción en la cual los productos tienen menos energía libre que los reactivos; termina con liberación neta de energía. **96**

experimento de hibridación Experimento en el cual individuos con alelos diferentes en dos locus se cruzan o autofertilizan; p. ej., *AaBb* x *AaBb*. La proporción de fenotipos en los descendientes resultantes ofrece información sobre relaciones de dominancia entre los alelos. **174**

experimento *knockout* Experimento en el cual un organismo se obtiene por ingeniería genética de tal manera que uno de sus genes no funciona. **234**

experimento monohíbrido Experimento en el que individuos con diferentes alelos en un locus se cruzan o autofertilizan, p. ej., *AA* x *Aa*. La proporción fenotípica de la descendencia resultante ofrece información sobre relaciones de dominancia entre los alelos. **172**

experimento Prueba a favor o para desacreditar alguna predicción. Incluye grupo experimental y grupo de control. **13**

expresión genética Proceso por el cual la información contenida en un gen se transforma en una parte estructural o funcional de la célula. **171, 217**

extinción en masa Pérdida simultánea de muchos linajes en la Tierra. **297**

extinción Pérdida permanente de una especie sobre la Tierra. **297**

extinto Se refiere a una especie que ha desaparecido permanentemente de la Tierra. **297**

facilitadores Sitio de enlace en el ADN para proteínas que aumentan la tasa de transcripción. **230**

factor de crecimiento Proteína producida por gen de control que estimula la división celular. **150**

factor de transcripción Proteína regulatoria que influye en la transcripción; p. ej., activador, represor. **230**

factor dependiente de la densidad Factor que alienta el crecimiento poblacional y surge o empeora con el apiñamiento. P. ej., enfermedades, competencia por los alimentos. **803**

factor independiente de la densidad Factor que hace más lento el crecimiento poblacional; su probabilidad de ocurrir y la magnitud del efecto no varían con la densidad de la población. **803**

factor limitante Cualquier recurso esencial que al escasear limita el crecimiento poblacional. **802**

fagocitosis “Consumo de células” vía endocítica, por la cual una célula engloba partículas como microbios o desechos celulares. **86**

falla de separación cromosómica Fallo de las cromátides hermanas o cromosomas homólogos al separarse durante la meiosis o mitosis. Las células resultantes reciben demasiados o muy pocos cromosomas. **194**

faringe Tubo que va desde la cavidad oral hasta el intestino. En los vertebrados terrestres, constituye la entrada al esófago y la tráquea. **412, 689, 705**

fatiga muscular Declinación de la tensión muscular cuando la contracción tetánica es continua. **632**

fenotipo Caracteres observables de un individuo. **171**

fermentación alcohólica Vía anaerobia en la que se descompone la glucosa, para formar etanol y ATP. Se inicia con la glucólisis y las reacciones finales regeneran NAD⁺, de modo que la glucólisis continúe. El rendimiento neto es de 2 ATP por molécula de glucosa. **132**

fermentación láctica Vía anaerobia donde se descompone la glucosa, se forma ATP y lactato. Se inicia con la glucólisis, en ella se regenera NAD⁺ para que la glucólisis continúe. Rendimiento neto: 2 ATP por molécula de glucosa. **133**

fermentación Vía metabólica anaerobia por la cual las células obtienen energía de moléculas orgánicas. Véase fermentación alcohólica y fermentación láctica. **124**

feromona Molécula señalizadora secretada por un individuo que afecta a otro de la misma especie; desempeña papeles en el comportamiento social. **582, 598, 786**

fertilización externa Liberación de gametos en el agua donde se combinan; se realiza en la mayoría de los invertebrados acuáticos, peces y anfibios. **741**

fertilización Fusión del núcleo espermático con el núcleo de un óvulo cuyo resultado es un cigoto unicelular. **162**

fertilización interna Unión del espermatozoide y el óvulo dentro del cuerpo de la hembra. **741**

feto En el desarrollo de los mamíferos, etapa después de la cual se han formado todos los principales sistemas de órganos (novena semana) y que abarca hasta el momento del parto. **767**

fibra muscular Célula larga multinucleada en un músculo esquelético. **626**

fiebre Aumento de temperatura interna del organismo por encima de valores normales como respuesta a la infección. **665**

fijación De un alelo, pérdida de todos los alelos excepto uno en cierto locus genético. **288**

fijación del carbono Proceso por el cual el carbono de una fuente inorgánica como el CO₂ se incorpora a un compuesto orgánico. Tiene lugar en las reacciones de la fotosíntesis independientes de la luz. **115**

fijación del nitrógeno Conversión de nitrógeno gaseoso en amoníaco. **342, 496, 854**

filamento intermedio Elemento del citoesqueleto que refuerza mecánicamente la célula y las estructuras tisulares. **72**

filogenia Historia evolutiva de una especie o grupo de especies. **303**

filtración glomerular Primer paso en la formación de orina; la presión sanguínea obliga al agua y los solutos a salir de los capilares glomerulares hacia la cámara de Bowman. **728**

fiisión binaria Modo reproductivo asexual de algunos protistas. **354**

fiisión procarionte Mecanismo para producción de células en las células procariontes. **340**

fitocromo Pigmento sensible a la luz que ayuda a fijar ritmos circadianos en las plantas basados en la duración de la noche. **532**

fitoquímicos Moléculas vegetales que no forman parte esencial de la dieta humana, pero pueden reducir el riesgo de ciertos trastornos; p. ej., luteína, isoflavinas. **715**

flagelo Estructura celular larga y delgada que se emplea para la motilidad. Los flagelos de los eucariontes se mueven de un lado a otro, mientras que los flagelos de los procariontes giran como una propela. **60, 73, 340**

flagelos eucariontes Véase flagelo.

floema Tejido vascular vegetal que distribuye los productos de la fotosíntesis por el cuerpo de la planta. **372, 479**

flor Brote reproductivo especializado en las angiospermas. **382**

flora normal Microorganismos que de manera típica habitan sobre la superficie del cuerpo humano, incluyendo los conductos interiores y las cavidades de las vías digestivas y respiratorias. **662**

floreecimiento de algas Gran aumento del tamaño poblacional de un protista fotosintético unicelular, como resultado del enriquecimiento de nutrientes de un cuerpo de agua. **358**

fluido extracelular Líquidos corporales que no están dentro de la célula; p. ej., plasma, líquido intersticial. **463**

fluido gástrico Mezcla sumamente ácida de secreciones del recubrimiento estomacal. **706**

fluido intersticial Fluido entre células y tejidos de un cuerpo multicelular. **638**

fluido intervertebral Disco de cartílago que se encuentra entre vértebras adyacentes y actúa como punto de flexión y absorción de choque. **620**

flujo génico Desplazamiento de alelos que entran y salen de una población, p. ej., a causa de los individuos que inmigran o emigran. **289**

foramen magnum Apertura en el cráneo donde la médula espinal de los vertebrados se conecta con el cerebro. Su ubicación en las especies bípedas difiere respecto a las especies que caminan en cuatro patas. **620**

foraminífero Protista unicelular heterótrofo que extiende sus pseudópodos a través de una concha perforada de carbonato de calcio o sílice. La mayoría vive en el fondo del océano. **356**

fosfolípido Lípido con un grupo fosfato en su cabeza hidrofílica y con dos colas de ácido graso no polares; es el principal constituyente de las membranas celulares. **43**

fosforilación a nivel sustrato Transferencia directa de un grupo fosfato de un sustrato al ADP; forma ATP. **126**

fosforilación Transferencia de un grupo fosfato en una molécula receptora. **97**

fósil Evidencia física de un organismo que vivió en el pasado. **261**

fotootótrofo Autótrofo fotosintético; p. ej., casi todas las plantas, la mayoría de las algas y algunas bacterias. **118**

fotofosforilación Cualquier reacción de fosforilación impulsada por la luz. **114**

fotoólisis Reacción en la cual la energía luminosa descompone una molécula. La fotoólisis de moléculas de agua durante la fotosíntesis no cíclica libera electrones e iones hidrógeno que se emplean en las reacciones y también oxígeno molecular. **112**

fotoperiodismo Respuesta biológica a cambios estacionales en la duración relativa del día y la noche. **532**

fotorreceptor Receptor sensorial sensible a la luz en invertebrados y vertebrados. **579**

fotorrespiración Reacción en la cual la RUBISCO une oxígeno en vez de dióxido de carbono al bisfosfato de ribulosa; ocurre en las plantas C4 cuando los estomas se cierran y los niveles de oxígeno aumentan. No produce ATP. **116**

fotosíntesis Vía metabólica en la cual los fotoautótrofos capturan energía luminosa y la emplean para fabricar azúcares a partir de CO₂ y agua. **6, 108**

fotosistema En las células fotosintéticas, grupo de pigmentos y proteínas que, a manera de unidad, transforma la energía luminosa en energía química durante la fotosíntesis. **111**

fototropismo Cambio en la dirección del desplazamiento celular o crecimiento en respuesta a una fuente luminosa. **531**

fóvea Área de la retina que es más rica en fotorreceptores. **590**

frecuencia alélica En un locus específico, abundancia de un alelo en relación a otros alelos entre individuos de una misma población. **279**

fruto Ovario maduro, a menudo con partes accesorias, en una planta con flores. **382, 516**

fuelle En las plantas, cualquier región donde se cargan compuestos orgánicos a los tubos cribosos. **502**

gameto Célula reproductiva haploide madura; p. ej., un óvulo o un espermatozoide. **156**

gametofito Cuerpo multicelular haploide en el cual se forman gametos durante el ciclo de vida de las plantas y de ciertas algas. **162, 372, 508**

ganglio Grupo de cuerpos de neuronas; muchos tienen funciones como centros integradores de señales. **412, 554**

ganglio linfático Órgano linfático que es un sitio clave para respuestas inmunes ejecutadas por conjuntos organizados de linfocitos. **655**

gasterópodo Miembro del grupo más diverso de moluscos. Tiene cabeza diferenciada y un pie muscular ancho que constituye la mayor parte de la masa corporal inferior. **416**

gástrula Embrión animal temprano con dos o tres capas de tejido primario.

gastrulación Etapa del desarrollo de los animales; las células embrionarias formadas por la segmentación se ordenan formando dos o tres capas de tejido primario en la gástrula. **76**

gen homeótico Tipo de gen maestro; su expresión controla la formación de partes corporales específicas durante el desarrollo. **234, 766**

gen maestro Gen que codifica un producto que afecta la expresión de muchos otros genes; las cascadas de expresión de genes maestros a menudo dan lugar a que se complete una tarea compleja, como la formación de flores. **233**

gen Unidad hereditaria de información en el ADN; ubica un sitio específico (locus) sobre un cromosoma **156, 171**

género Grupo de especies que comparten un conjunto singular de caracteres. **8**

genoma Conjunto completo del material genético de un organismo. **244**

genómica El estudio de los genomas. La rama estructural investiga la estructura tridimensional de las proteínas codificada por un genoma; la rama comparativa compara genomas de diferentes especies. **249**

genotipo Alelos específicos que posee un individuo. **171**

germinación Reanudación del crecimiento de una espora o esporofito embrionario maduro luego de la latencia, la dispersión o ambos. **524**

giberelina Hormona vegetal que induce elongación del tallo, ayuda a las semillas a salir de la latencia y desempeña una función en la floración de algunas especies. **526**

gimnosperma Planta con semillas sin flores; forma semillas sobre superficies expuestas de estructuras productoras de esporas; gnetofita, cícada, ginkgo o conífera. **380**

ginkgo Una gimnosperma; la única especie que sobrevive es un árbol deciduo con hojas en forma de abanico. **380**

glándula del timo Órgano linfático ubicado debajo del esternón; las células T formadas en la médula ósea se desplazan y maduran allí bajo influencia de sus secreciones hormonales. **655**

glándula endócrina Glándula sin conductos que secreta hormonas que típicamente viajan a través de la sangre hasta las células blanco. **541**

glándula exócrina Estructura glandular que secreta una sustancia a través de un conducto hacia una superficie de epitelio libre; p. ej., glándula sudorípara, glándula mamaria. **541**

glándula hipófisis (pituitaria) Glándula endócrina de los vertebrados ubicada dentro del cerebro; interacciona con el hipotálamo para controlar las funciones fisiológicas, incluyendo la actividad de muchas otras glándulas. Su lóbulo posterior almacena y secreta hormonas del hipotálamo; su lóbulo anterior fabrica y secreta hormonas. **602**

glándula Órgano secretorio derivado del epitelio. Las glándulas endócrinas secretoras de hormonas tienen conductos; las glándulas exócrinas carecen de ellos. **541**

glándula paratiroidea Una de cuatro glándulas pequeñas detrás de la glándula tiroides; regula el nivel de calcio en la sangre. **607**

glándula pineal Glándula endocrina secretora de melatonina y sensible a la luz; se encuentra en el cerebro. **612**

glándula suprarrenal Glándula endocrina ubicada en la parte superior de los riñones, desempeña un papel importante en la respuesta al estrés y afecta el metabolismo de la glucosa. **610**

glándula tiroides Glándula endocrina ubicada en la base del cuello; sus hormonas influyen en el crecimiento, el desarrollo y la tasa metabólica. **606**

glomeromycota Miembro de un grupo fungal que forma micorrizas en las cuales las hifas se ramifican dentro de una célula vegetal. **393**

glomérulo Neurona renal, un conjunto de capilares a partir de los cuales se filtra líquido hacia la cámara de Bowman. **727**

glotis Apertura entre las cuerdas vocales **689**

glucagón Hormona pancreática que estimula la transformación de glucógeno y aminoácidos en glucosa, cuando la glucosa sanguínea es baja. **608**

glucólisis Primera etapa de la respiración aerobia y la fermentación; la glucosa u otra molécula de azúcar se descompone en dos piruvatos para dar un rendimiento neto de 2 ATP. **124**

gnetofita Tipo de gimnosperma leñosa similar a una enredadera o un arbusto **380**

gónada Órgano reproductivo primario en los animales; produce gametos. **612, 742**

gonadotropina coriónica humana (HCG) Hormona secretada primero por el blastocisto y, posteriormente, por la placenta; ayuda a preservar el recubrimiento uterino durante el embarazo. **769**

Gondwana Supercontinente que se formó hace más de 500 millones de años. **273**

gradiente de concentración Diferencia en concentración entre regiones adyacentes de líquido. **82**

grano de polen Gametofito inmaduro masculino de las plantas que producen semillas. **373, 508**

grasa Lípido con una, dos o tres colas de ácido graso unidas a un glicerol. **42**

Gravitropismo Crecimiento de una planta en cierta dirección por influencia de la gravedad. **530**

grupo de control En experimentos, grupo que es igual al grupo experimental excepto en una variable y que se emplea como estándar de comparación. **13**

grupo experimental En experimentos, grupo de objetos o individuos que presentan o están expuestos a una variable bajo investigación. Los resultados experimentales para este grupo se comparan contra los resultados para el grupo de control. **13**

grupo funcional Átomo o grupo de átomos enlazado covalentemente con el carbono; imparte ciertas propiedades químicas a un compuesto orgánico. **38**

grupo hermano Los dos linajes que surgen de un nodo en un cladograma. **303**

grupo monofilético Un ancestro y todos sus descendientes. **303**

grupos ligados Los genes de un cromosoma; tienden a permanecer unidos durante la meiosis, aunque pueden separarse por entrecruzamientos. **178**

guanina (G) Tipo de base nitrogenada en los nucleótidos; también un nucleótido con la base guanina. Forma apareamiento de bases con citocina en el ADN y el ARN. **206**

gusano plano Miembro de un grupo de invertebrados no segmentados con simetría bilateral y sistemas de órganos derivados de tres capas de tejido primario, pero que carecen de celoma; p. ej., una planaria, un tremátodo o una tenia. **412**

gusano redondo Invertebrado bilateral con celoma falso y sistema digestivo completo y cuerpo no segmentado. La mayoría son descomponedores y algunos son parásitos. **420**

hábitat Sitio donde vive un organismo o una especie; descrito por características físicas y químicas y conjunto de especies. **818**

habituación Un animal aprende, por experiencia, a no responder a un estímulo que no produce efectos positivos ni negativos. **785**

halófilo extremo Organismo adaptado a un hábitat de alta salinidad; p. ej., una arquea que vive en un estanque salado. **344**

haploide Que tiene un cromosoma de cada tipo característico de la especie (*n*); p. ej., un gameto humano es haploide. **157**

haz vascular Cordón recubierto de tiras múltiples de xilema primario y floema en un tallo u hoja. **481**

heces Desechos digestivos que se han concentrado por acción del colon. **710**

hemoglobina Proteína respiratoria que contiene hierro. En los humanos, se encuentra en los eritrocitos y lleva la mayor parte del oxígeno. **683**

hemostasis Proceso que detiene la hemorragia en un vaso dañado por coagulación, espasmo y otros mecanismos. **642**

herencia Transmisión de ADN de padres a hijos. **7**

hermafrodita Individuo con órganos reproductivos masculinos y femeninos. **409, 740**

heterocigoto Que tiene dos alelos diferentes para un locus genético dado; p. ej., *Aa*. **171**

heterotermo Animal que mantiene su temperatura interna al controlar la actividad metabólica parte del tiempo y permitiendo que suba o descienda en otros momentos. **118**

heterótrofo Organismo que obtiene carbono de compuestos orgánicos ensamblados por otros organismos. **118**

hibridación de ácido nucleico Apareamiento de bases entre el ADN o el ARN de distintas fuentes. **224**

híbrido Heterocigoto. Individuo con dos alelos diferentes en un locus genético. **171**

hidrofílico Describe una sustancia que se disuelve fácilmente en agua; p. ej., una sal. **28**

hidrofóbico Describe una sustancia que se resiste a disolverse en agua; p. ej., un aceite. **28**

hidrólisis Tipo de reacción de escisión, en la cual una enzima rompe un enlace al unir un grupo hidroxilo a un átomo y un átomo de hidrógeno al otro. El átomo de hidrógeno y el grupo hidroxilo derivan de una molécula de agua. **39**

hifa En un hongo multicelular, filamento con paredes reforzadas de quitina; es componente del micelio. **390**

hígado Órgano de gran tamaño que almacena la glucosa en forma de glucógeno y la libera cuando se requiere. También produce bilis y detoxifica algunas sustancias dañinas como el alcohol. **711**

hipertónico Describe un líquido con alta concentración de solutos en relación con otros. **88**

hipotálamo Región del cerebro anterior; es un centro de control homeostático del ambiente interno (p. ej., equilibrio de sal y agua, temperatura interna); influye en el hambre, la sed, las relaciones sexuales, otros comportamientos viscerales y las emociones **568, 602**

hipótesis científica Explicación comprobable de un fenómeno natural. **12**

hipótesis de perturbación intermedia Explicación de la estructura de una comunidad; plantea que la riqueza de las especies es mayor en hábitats donde las perturbaciones son moderadas en intensidad o frecuencia o en ambas. **829**

hipótesis del impacto del asteroide K-T Idea de que el impacto de un asteroide que causó la extinción de masa que marca el límite entre los periodos Cretáceo y Terciario, hace 65 millones de años. **443**

hipotónico Describe un líquido con baja concentración de solutos en relación con otro. **88**

histona Tipo de proteína que organiza estructuralmente a los cromosomas eucariontes. Es parte de los nucleosomas **143**

homeostasis Conjunto de procesos por el cual las condiciones del entorno interno de un organismo multicelular se mantienen dentro de rangos tolerables. **7, 463, 540**

homínido Todas las especies similares a los humanos además de la especie humana. **452**

homocigoto dominante Que tiene un par de alelos dominantes en un locus en cromosomas homólogos; p. ej., *AA*. **171**

homocigoto Que tiene alelos idénticos en un locus genético; p. ej., *AA*. **171**

homocigoto recesivo Que tiene un par de alelos recesivos en un locus en cromosomas homólogos; p. ej., *aa*. **171**

hongo Tipo de heterótrofo eucarionte; puede ser multicelular o unicelular; las paredes de los unicelulares contienen quitina y obtienen nutrientes por digestión extracelular y absorción. **8, 390**

hongo zigóticos Grupo de hongos; las esporas sexuales son producidas en un cigosporo que se forma después de que las hifas de tipos opuestos que se aparean se encuentran y se fusionan; p. ej., moho negro del pan. **392**

hongos endófitos Tipo de hongos que viven como simbiontes dentro de las hojas y tallos de una planta. **398**

hormona adrenocorticotrópica (ACTH) Hormona de la hipófisis anterior que estimula la liberación de cortisol en las glándulas suprarrenales. **603**

hormona animal Molécula para la comunicación intercelular que es secretada por una glándula endocrina o célula. Entra a la sangre y se distribuye a todo el cuerpo. **598**

hormona antiidiurética (ADH) Hormona liberada por la hipófisis posterior; induce reabsorción de agua en los riñones. **602, 730**

hormona del crecimiento (GH) Hormona de la hipófisis que promueve el crecimiento de huesos y tejidos blandos en los jóvenes; influye en el metabolismo en los adultos. **603**

hormona folículo estimulante (FSH) Hormona de la hipófisis que actúa sobre las gónadas; estimula la maduración de los folículos ováricos en las hembras y actúa sobre las células de Sertoli en los varones. **603, 745**

hormona liberadora de gonadotropina (GnRH) Hormona del hipotálamo que induce a la hipófisis a liberar hormonas (LH y FSH) que actúan sobre las gónadas. **745**

hormona luteinizante (LH) Hormona de la hipófisis anterior que actúa sobre las gónadas; estimula la ovulación en las hembras y la producción de testosterona en los machos. **603, 745**

hormona Véase hormona animal, hormona vegetal.

hormona vegetal Moléculas señalizadoras que pueden estimular o inhibir el desarrollo de una planta, incluyendo su crecimiento. **526**

huella digital de ADN Arreglo singular de secuencias con repeticiones cortas en tándem de un individuo. **247**

humano Miembro del género *Homo*. **45**

humus Materia orgánica en descomposición en el suelo. **494**

huso acromático Véase huso acromático bipolar.

huso acromáticobipolar En una célula eucarionte, conjunto de microtúbulos que se ensambla y desensambla de manera dinámica y por el cual se desplazan los cromosomas durante la mitosis o la meiosis. **145**

implantación En el embarazo de los mamíferos, un blastocisto se entierra en el recubrimiento uterino. **768**

impronta Forma de aprendizaje desencadenada por exposición a estímulos en forma de señales; depende del tiempo, y suele ocurrir durante un periodo sensitivo mientras el animal es joven. **784**

inactivación del cromosoma X Anulación de uno de los dos cromosomas X en las células de mamíferos del sexo femenino. Véase también Compensación de dosis. **232**

inducción embrionaria Las células embrionarias producen señales que alteran el comportamiento de las células vecinas. **764**

inflamación Respuesta local a daño tisular que da lugar a enrojecimiento, calor, inflamación, dolor; ocurre cuando las moléculas señaladoras liberadas por los leucocitos aumentan el flujo de sangre a los tejidos e inducen a los fagocitos a entrar en ellos. **665**

ingeniería genética Proceso por el cual se introducen cambios deliberados al o a los cromosomas de un individuo. **250**

inhibidor Hormona que hace más lenta la liberación de otra hormona. **603**

inmigración Uno o más individuos se desplazan y comienzan a residir en otra población de su especie. **800**

inmunidad adaptativa Conjunto de respuestas de inmunidad de los vertebrados cuya característica es reconocer lo que pertenece o no al individuo, la especificidad ante un antígeno, diversidad de receptores de antígenos y la memoria inmune. Incluye respuestas mediadas por anticuerpos y mediadas por células. **660**

inmunidad Capacidad del cuerpo para resistir y combatir las infecciones. **660**

inmunidad innata En los vertebrados, conjunto de defensas generales contra la infección; el reconocimiento de patrones moleculares asociados a patógenos desencadena fagocitosis, inflamación y activación del complemento. **660**

inmunización Proceso diseñado para promover la inmunidad de una enfermedad; p. ej., vacunación. **674**

innovación clave Adaptación evolutiva que da a su portador oportunidad de disfrutar más eficazmente o de manera novedosa determinado entorno. **297**

inserción Mutación en la cual pares de bases adicionales se insertan en el ADN. **224**

insulina Hormona pancreática. Su acción reduce el nivel sanguíneo de glucosa. **608**

integración sináptica Suma de señales excitatorias y la inhibición que llega a la zona de recepción de una célula excitable de manera simultánea. **561**

integrador Centro de control que recibe, procesa y almacena alimentación sensorial y coordina las respuestas; p. ej., el cerebro. **466**

intercambio a contracorriente Intercambio de sustancias a través de líquidos que fluyen en dirección opuesta y están separados por una membrana semipermeable. **686**

intercambio integumentario En algunos animales, intercambio de gases a través de la piel delgada y humectada o de alguna otra superficie externa del cuerpo. **684**

interfase En el ciclo de una célula eucarionte, intervalo entre las divisiones mitóticas cuando la célula aumenta de masa, aproximadamente duplica el número de sus componentes del citoplasma y replica su ADN. **144**

interneurona Neurona que recibe alimentación de neuronas sensoriales y envía señales a otras interneuronas o a neuronas motoras. **554**

intestino delgado Parte del intestino de los vertebrados, en el cual se completa la digestión

y de la cual se absorben la mayor parte de los nutrientes. **705**

intestino grueso Colon. Región rica en bacterias de los intestinos de los vertebrados que absorbe agua y iones minerales; también compacta los residuos de alimento no digerido para su eliminación. **705**

intestino Saco o túbulo donde se digieren los alimentos. También vías digestivas del estómago en adelante. **404**

intrón Secuencia de nucleótidos que se encuentra entre exones; experimenta escisión durante el procesamiento del ARN. **220**

inversión Reordenamiento estructural de un cromosoma en que parte del mismo queda orientado en sentido inverso. **192**

ión Átomo que lleva una carga por tener número desigual de protones y electrones. **25**

iris Músculo con forma de dona que ajusta la cantidad de luz que penetra en el ojo a través de la pupila en el centro. **588**

isotónico Describe un líquido con la misma concentración de solutos en relación con otro líquido. **88**

isótopos Forma de un elemento que difiere en el número de neutrones que contienen sus átomos. **22**

La Niña Evento climático en el cual las aguas del Pacífico se enfrían más del promedio. **886**

lactancia Producción y secreción de leche en las glándulas mamarias siguiendo señales hormonales. **776**

lago Cuerpo de agua dulce estancada. **878**

laringe Vía tubular que conduce a los pulmones; en ciertos animales tiene las cuerdas vocales. **689**

larva Etapa inmadura que vive en libertad entre el embrión y el adulto en el ciclo de vida de muchos animales. **409**

latencia Periodo de detención del crecimiento. **534**

leucocito Glóbulo blanco. Tipo de célula con funciones en las respuestas inmunes; p. ej., macrófago, célula dendrítica, eosinófilo, neutrófilo, basófilo, célula B, célula T. **641**

liberador hipotalámico Molécula señalizadora del hipotálamo que aumenta la secreción de una hormona en la hipófisis anterior. **603**

ligamento Tira de tejido conectivo denso que une una articulación del esqueleto. **624**

lignina Compuesto orgánico que refuerza las paredes celulares de las plantas vasculares; refuerza los tallos ayudando así a que la planta se mantenga erguida. **70, 372**

linaje Línea de descendencia. **267**

linfa Líquido intersticial que ha entrado a los vasos del sistema linfático. **654**

linfocito B Célula B. Tipo de leucocito que fabrica anticuerpos. **661**

linfocito T Célula T. Leucocito que coordina la respuesta inmune adaptativa en los vertebrados; las células T citotóxicas llevan a cabo la respuesta inmune mediada por células. **661**

lípido Compuesto orgánico, ceroso, aceitoso o graso; a menudo tiene uno o más componentes de ácidos grasos. **42**

liquen Asociación simbiótica entre un hongo y un fotoautótrofo, que puede ser un alga o una cianobacteria. **398**

líquido cefalorraquídeo Líquido extracelular transparente que baña y protege el cerebro y la médula espinal; está contenido en un sistema de canales y cámaras. **566**

lisosoma Vesícula llena de enzimas; tiene funciones en la digestión intracelular. **67**

lisozima Enzima antibacteriana; se encuentra en secreciones corporales como las mucosidades. **663**

lixiviación Agua que fluye hacia los arroyos cuando el suelo está saturado. **848**

lixiviación Proceso por el cual el agua que pasa por el suelo retira nutrientes de él. **495**

lluvia ácida Lluvia o nieve acidificada debido a la presencia de óxidos de azufre o nitrógeno en la atmósfera. **865**

localización citoplasmática Acumulación de diferentes materiales en regiones específicas del citoplasma de una célula. **762**

locus Ubicación de un gen en un cromosoma. **171**

longitud de onda Distancia entre las crestas de dos ondas sucesivas de energía radiante. **108**

macroevolución Patrones de evolución que ocurren por encima del nivel de especie. **296**

macrófago Leucocito fagocitario que vigila los líquidos tisulares; presenta antígeno a las células T. **661**

madera Xilema secundario acumulado. **486**

magnificación biológica Pesticida o algún otro producto químico que se concentra en los tejidos de los organismos en niveles tróficos cada vez más altos. **846**

mamífero placentario Miembro del subgrupo de mamíferos más grande, y único grupo en el cual se forma un órgano (la placenta) que permite la difusión de materiales entre el torrente sanguíneo de la madre y el embrión que se desarrolla dentro de su útero. **448**

mamífero Único amniota que fabrica pelo y nutre a sus hijos con leche de las glándulas mamarias de la hembra. **448**

manada egoísta Grupo de animales que se forman cuando cada individuo intenta ocultarse entre otros. **790**

maniobra Heimlich Procedimiento para desalojar un objeto de la tráquea de una persona que se está ahogando. Un impulso dirigido hacia arriba por debajo del diafragma obliga al aire a salir de los pulmones hacia la tráquea. **690**

manto En los moluscos, tejido que cubre la masa visceral **416**

marcador del MHC Proteína de autorreconocimiento en la superficie de las células del cuerpo. Desencadena respuesta adaptativa inmune cuando forma un complejo con fragmentos de antígeno. **666**

marcador Molécula que tiene unido un marcador detectable; los investigadores pueden

darle seguimiento después de suministrarla a una célula o algún otro sistema. **23**

marcapasos cardíaco Nodo senoatrial (SA); conjunto de células musculares cardíacas autoexcitables que fijan la frecuencia cardíaca normal. **647**

marsupial Mamífero con bolsa. **448**

mastocito Leucocito en el tejido conectivo; elemento de la inflamación. **161**

materia blanca Porción del cerebro y la médula espinal que incluye axones con vainas de mielina. **566**

materia gris Porción del cerebro y la médula espinal que incluye cuerpos de células y dendritas. **566**

matriz extracelular Mezcla compleja de proteínas fibrosas y polisacáridos secretados por las células; soporta y ancla las células, separa los tejidos y tiene funciones de señalización celular; p. ej., membrana basal, huesos. **70**

mecanismo de reparación del ADN Uno de varios procesos por el cual las enzimas reparan las cadenas de ADN rotas o que no se encuentran igualadas. **209**

mecanismo de retroalimentación negativa Mecanismo homeostático principal por el cual alguna actividad cambia las condiciones de una célula u organismo multicelular y, por tanto, desencadena una respuesta que revierte dicho cambio. **466**

mecanismo de retroalimentación positiva Una actividad modifica alguna condición, lo cual a la vez desencadena una respuesta que intensifica dicho cambio. **467**

mecanorreceptor Célula sensorial que detecta la energía mecánica (algún cambio de presión, posición o aceleración). **578**

médula espinal Parte del sistema nervioso central dentro de un canal vertebral. **566**

médula oblonga Región del cerebro posterior. Sus centros reflexivos controlan la respiración y otras áreas fundamentales; coordina las respuestas motoras con reflejos complejos, p. ej., la tos. **568**

médula ósea amarilla En los huesos maduros, tejido graso que llena las cavidades interiores; en caso necesario puede transformarse en médula ósea roja productora de células sanguíneas. **622**

médula renal Porción más interna del riñón, en la cual se extienden el asa de Henle de la nefrona y el conducto colector. **726**

médula roja Sitio de formación de células sanguíneas en el tejido esponjoso de muchos huesos. **622**

médula suprarrenal Zona más interna de la glándula suprarrenal; secreta epinefrina y norepinefrina. **610**

megaespora Espora haploide que se forma en el ovario de las plantas con semilla; da lugar al gametofito femenino con el óvulo. **379, 512**

meiosis Proceso de división nuclear que reduce a la mitad el número de cromosomas para dar el número haploide (*n*). Es la base de la reproducción sexual. **142, 156**

melanina Pigmento marrón-negruzco depositado en la piel; su cantidad varía entre los grupos étnicos. **549**

melatonina Hormona de la glándula pineal que sirve como parte de un reloj biológico. **612**

membrana basal Material no celular secretado que une el epitelio a un tejido subyacente. **541**

membrana plasmática Membrana más externa de la célula; encierra al citoplasma. **56**

membrana respiratoria Epitelios alveolares y de capilares sanguíneos que están fusionados junto con la membrana basal entre ellos; superficie respiratoria en el pulmón humano. **692**

membrana tilacoidal Sistema de membrana interna del cloroplasto a menudo plegada en forma de sacos aplanados, que forman un compartimiento continuo en el estroma. En la primera etapa de la fotosíntesis, los pigmentos y enzimas de la membrana tienen funciones en formación de ATP y NADPH. **111**

meninges Tres membranas que encierran y protegen el cerebro y la médula espinal. **566**

menopausia Etapa en que la fertilidad de la mujer termina; la menstruación cesa y la secreción de hormonas sexuales declina. **74**

meristemo apical En las puntas de los brotes y de las raíces, masa de células no diferenciadas, cuya división elonga las partes de la planta. **477**

meristemo lateral *Cambium* vascular o *cambium* suberígeno. Cilindro similar a una hoja de meristemo dentro de tallos y raíces viejos. **477**

meristemo Zona de células vegetales no diferenciadas que puede dividirse con rapidez; da lugar a linajes celulares diferenciados que forman tejidos maduros de la planta. **476**

mesodermo Capa de tejido primario intermedio (entre el endodermo y el ectodermo) en la mayoría de los embriones animales. **546, 764**

mesófilo Tipo de tejido vegetal; parénquima fotosintético. **478**

metabolismo Todas las reacciones químicas mediadas por enzimas mediante las cuales las células obtienen y usan energía a medida que sintetizan, remodelan y descomponen moléculas orgánicas. **39**

metafase Etapa de la mitosis durante la cual los cromosomas de las células se alinean en la parte intermedia entre los polos del huso acromático. **146**

metamorfosis Crecimiento y reorganización de tejidos inducido hormonalmente que transforma a la larva en la forma adulta. **421, 425**

metanógeno Cualquier bacteria o arquea que produzca gas metano. **344**

método de captura y recaptura Los individuos de una especie móvil son capturados (o seleccionados) al azar, se les marca y posteriormente se les libera para que se mezclen con individuos no marcados. Se toma una o más muestras. Se emplea la proporción de individuos marcados respecto a los no marcados para estimar el tamaño total de la población. **799**

mezcla Dos o más tipos de moléculas entremezcladas en proporciones variables. **25**

micelio Malla de filamentos diminutos ramificados para absorber alimentos (hifas) en un hongo multicelular. **390**

micorrizas “Raíz fúngica.” Mutualismo entre un hongo y las raíces de una planta. **399, 496**

microespora Espora haploide con paredes en las plantas con semilla; da lugar a granos de polen. **379, 512**

microevolución En una población o especie, cambio a pequeña escala en las frecuencias de un alelo. Ocurre a través de mutación, selección natural, deriva génica, flujo génico. **279**

microfilamento Elemento del citoesqueleto que ayuda a reforzar o cambiar la forma de una célula. Fibra de subunidades de actina. **72**

microsporidio Parásito fúngico intracelular en hábitats acuáticos; único grupo fúngico que forma esporas flageladas. **393**

microtúbulo Elemento del citoesqueleto que participa en el movimiento de una célula o sus componentes; filamento hueco de subunidades de tubulina. **72**

microvellosidad Extensión delgada desde la superficie libre de algunas células, como las células con borde de cepillo en el intestino delgado; aumenta el área superficial. **541, 708**

miembros del tubo criboso Tipo de célula en el xilema, que muere en la madurez; su pared perforada forma parte de un tubo para conducción de agua. **478, 498**

migración Desplazamiento permanente de uno o más individuos que salen de una población. **800**

migración En muchos animales, patrón recurrente de desplazamiento entre dos o más regiones en respuesta a cambios estacionales u otros ritmos del entorno. **800**

metabolismo Convergencia evolutiva de la forma del cuerpo; parecido cercano entre especies. Una especie indefensa puede parecerse a otra bien defendida, o bien, varias especies pueden tener apariencia similar. **824**

mineral En la nutrición, sustancia inorgánica esencial para el crecimiento y la supervivencia. **714**

miofibrilla En una fibra muscular, una de diversas estructuras largas y delgadas que corren paralelas al eje largo de una fibra muscular; está compuesta por sarcómeros ordenados extremo a extremo. **628**

mioglobina Proteína para almacenamiento de oxígeno que abunda mayormente en los músculos. **683**

miosina Proteína motora impulsada por ATP que mueve los componentes celulares sobre carriles del citoesqueleto. Interacciona con lactina en el músculo para permitir la contracción. **629**

miriápodo Artrópodo que habita en tierra firme, tiene dos antenas y cuerpo elongado con muchos segmentos; p. ej., milpiés o un ciempiés. **424**

mitocondria Organelo de doble membrana donde hay formación de ATP; sitio donde se

realiza la segunda y la tercera etapas de la respiración aerobia en los eucariontes. **68**

mitosis Mecanismo de división nuclear que mantiene el número de cromosomas. Es la base del crecimiento del cuerpo, la reparación de tejidos y su reemplazo en eucariontes multicelulares y también la reproducción asexual en algunas plantas, animales, hongos y protistas. **142**

modelo de ajuste inducido Explicación de la manera en que trabajan las enzimas; un sitio activo dobla o aprieta un sustrato, lo cual conduce al estado de transición. **98**

modelo de capas Modelo de distribución electrónica en un átomo; los orbitales se muestran como círculos anidados y los electrones como puntos. **24**

modelo de desarrollo floral ABC Modelo de la base genética para la formación de flores; los productos de tres genes maestros (A, B, C) controlan el desarrollo de sépalos, pétalos, estambres y carpelos. **233**

modelo de filamentos deslizantes Modelo de la manera en que se contraen los sarcómeros de las fibras musculares. Las cabezas de miosina activadas por ATP enlazan repetidamente filamentos de actina (unidos a líneas Z) y se inclinan en golpes cortos de potencia haciendo deslizar la actina hacia el centro del sarcómero. **629**

modelo de reemplazo Idea que asevera que los humanos modernos surgieron de una sola población de *Homo erectus* en la región del sub-Sahara, en África, en los últimos 200,000 años, y después se diseminaron reemplazando a otros homínidos. **456**

modelo de transición demográfica Modelo que correlaciona los cambios de crecimiento poblacional con etapas de desarrollo económico. **812**

modelo del big bang Modelo que describe el origen del universo cómo la distribución, casi instantánea, de toda la materia y la energía por el espacio. **318**

modelo del mosaico fluido Membrana celular que tiene una composición mixta (de mosaico) de lípidos y proteínas, cuyas interacciones y movimientos imparten fluidez a la misma. **78**

modelo multiregional Idea que asegura que los humanos modernos evolucionaron gradualmente a partir de diferentes poblaciones de *Homo erectus* que vivían en distintas partes del mundo. **456**

modelo Sistema análogo que se emplea para probar un objeto o evento que no puede demostrarse directamente. **12**

moho acuático Protista estramenópilo; la mayoría son descomponedores o parásitos oportunistas de hábitats acuáticos; otros son patógenos vegetales. **361**

moho mucilaginoso Amebozoario; células similares a las amebas que se agrupan en una masa, se diferencian y forman estructuras reproductivas. **365**

molécula Grupo de dos o más átomos unidos por enlaces químicos. **4, 25**

molécula no polar Que tiene distribución equitativa de carga. Dos átomos comparten

sus electrones equitativamente en un enlace covalente no polar. **27**

molécula señalizadora local Señal química secretada al líquido intersticial. Produce potentes efectos sobre células cercanas, pero se inactiva con rapidez; p. ej., prostaglandinas. **598**

molusco Único invertebrado que tiene un manto que recubre una masa visceral carnosa y suave; la mayoría tiene cubierta externa o interna; p. ej., gasterópodos, bivalvos, cefalópodos. **416**

monocotiledónea Planta con flores que tiene embriones de un solo cotilédón; de manera típica, tiene venas paralelas y partes florales en grupos de tres (o múltiplos de tres). **476**

monómero Pequeña molécula que es una subunidad repetitiva en un polímero; p. ej., la glucosa es un monómero del almidón. **39**

monotrema Mamífero que pone huevos. **448**

monóxido de carbono (CO) Gas incoloro e inodoro liberado por combustión de combustibles fósiles. **693**

montes oceánicos Volcán extinto en el fondo del mar. **884**

monzón Viento y patrón climático que cambia estacionalmente y es provocado por el calentamiento diferencial del interior continental y un océano cercano. **867**

morfogénesis Proceso por el cual se forman órganos y tejidos. **765**

morfógeno Producto de gen maestro; se difunde a través de los tejidos embrionarios; el gradiente resultante provoca transcripción de distintos genes en diferentes partes del embrión. **765**

morfología comparativa Estudio científico de los planes y organización corporales y de las estructuras entre grupos de organismos. **261**

mórula Grupo de 16 células formadas por divisiones celulares repetidas de un cigoto. **768**

mucosa Epitelio que secreta mucosidad; p. ej., el recubrimiento interno de la pared intestinal. **706**

muda Recambio periódico de estructuras corporales desgastadas o demasiado pequeñas. **407**

mundo del ARN Momento hipotético antes de la evolución del ADN, en el cual, las moléculas de ARN almacenan la información genética y catalizan la síntesis de proteína. **321**

músculo cardíaco Tejido muscular del corazón. **646**

músculo ciliar Músculo del ojo con forma de anillo encierra al cristalino y está unido a él por fibras cortas. **589**

músculos intercostales Músculos esqueléticos entre las costillas; ayudan a modificar el volumen de la cavidad torácica durante la respiración. **689**

mutación Cambio permanente a pequeña escala en el ADN. Fuente primaria de nuevos alelos y, por tanto, de la diversidad de los seres vivos. **10, 171**

mutación letal Mutación que modifica drásticamente el fenotipo; suele causar la muerte. **279**

mutación neutra Mutación que no ejerce efecto sobre la supervivencia o la reproducción. **279**

mutualismo Interacción interespecífica que beneficia a ambos participantes. **398, 818**

naturaleza Todo en el universo, excepto lo que los humanos han fabricado. **4**

naturalista Persona que observa la vida desde una perspectiva científica. **260**

néctar Líquido dulce que exudan algunas flores; atrae a los polinizadores. **510**

nefridio En los anélidos y algunos otros invertebrados, una de diversas unidades reguladoras de agua que ayudan a controlar el contenido y volumen del líquido tisular. **415, 723**

nefrona Unidad funcional del riñón; filtra el agua y los solutos de la sangre y reabsorbe cantidades ajustadas de los mismos. **727**

nematocisto Característica singular de los cnidarios. Cápsula que descarga un hilo barbado o pegajoso al tacto; tiene funciones de alimentación y defensa. **410**

neoplasma Tumor; masa anormal de células que han perdido el control sobre su ciclo celular. **150**

nervio Haz de axones encerrados en una cubierta de tejido conectivo. **554**

neuromodulador Cualquier molécula señalizadora que reduce o amplifica la influencia de un neurotransmisor sobre células blanco. **562**

neurona motora Neurona que transmite señales del cerebro o la médula espinal a las células musculares o células de glándulas. **554**

neurona parasimpática Neurona del sistema nervioso autónomo. Sus señales hacen más lenta la actividad general y desvían energía hacia tareas fundamentales; también trabaja en oposición a las neuronas simpáticas para realizar pequeños ajustes continuos en la actividad de los órganos internos inervados por ambas. **565**

neurona sensorial Tipo de neurona que detecta un estímulo y transmite información acerca de él a un centro integrado. **554**

neurona simpática Neurona del sistema nervioso autónomo; sus señales provocan incremento en la actividad general en momentos de tensión o aumento de conciencia. Trabaja también en oposición a las neuronas parasimpáticas para realizar pequeños ajustes continuos en la actividad de órganos internos inervados por ambas. **565**

neurona Tipo de célula excitable; unidad funcional del sistema nervioso. **545, 554**

neurotransmisor Molécula señalizadora intercelular secretada por los extremos del axón de una neurona. **560, 598**

neutrófilo Leucocito fagocítico en circulación. **661**

neutrón Partícula subatómica sin carga en el núcleo del átomo. **22**

nicho Función ecológica singular de una especie; se describe en términos de condiciones, recursos e interacciones necesarias para su supervivencia y reproducción. **818**

nitrificación Etapa del ciclo del nitrógeno. Las bacterias del suelo descomponen el amoníaco o amonio en nitritos; después, otras bacterias descomponen los nitritos en nitratos, que pueden ser absorbidos por las plantas. **855**

nivel trófico Todos los organismos que se encuentran al mismo número de pasos de transferencia de una entrada de energía a un ecosistema. **840**

nocirreceptor Receptor sensorial que detecta daño a los tejidos. **578**

nódulo de la raíz Asociación mutualista de bacterias fijadoras de nitrógeno y raíces de algunas leguminosas y otras plantas; la infección conduce a inflamación localizada de los tejidos. **496**

notocorda Cordón de tejido rígido en los embriones de los cordados; puede o no persistir como estructura de soporte en el adulto. **434**

núcleo Únicamente en células eucariontes, organelo con cubierta externa de dos bicapas de lípidos llenas de poros; separa el ADN de la célula de su citoplasma. **22, 56**

nucleoide En una célula procarionte, región de citoplasma donde el ADN se concentra. **56, 340**

nucleólo En un núcleo, región densa de forma irregular donde se ensamblan las unidades ribosomales. **65**

nucleoplasma En un núcleo, el fluido viscoso encerrado por la cubierta nuclear. **65**

nucleosoma Unidad más pequeña de organización estructural en los cromosomas eucariontes; una longitud de ADN enrollada dos veces en torno a un carrete de proteínas de histona. **143**

nucleótido Compuesto orgánico con un azúcar de cinco carbonos, una base nitrogenada y por lo menos un grupo fosfato. Es el monómero de los ácidos nucleicos. **48, 206**

número atómico Número de protones en el núcleo de los átomos de un elemento dado. **22**

número de cromosomas La suma de todos los cromosomas en una célula de determinado tipo; p. ej., en las células del cuerpo humano este número es 46. **144**

número de masa Número total de protones y neutrones en el núcleo del átomo de un elemento. **22**

nutriente Tipo de elemento o molécula con una función esencial en la supervivencia o crecimiento del individuo. **6, 494**

obesidad Que tiene exceso de grasa en el tejido adiposo, lo que pone en peligro la salud. **716**

oído externo Oreja, un colgajo de cartílago cubierto de piel que se proyecta desde los lados de la cabeza, y recolecta ondas sonoras y las dirige hacia el canal auditivo. **584**

oído interno En los vertebrados, órgano primario del equilibrio y auditivo, incluye el aparato vestibular y la cóclea. **584**

oído medio El tímpano y los huesecillos auditivos que transmiten ondas del aire al oído interno. **584**

oír Percepción del sonido. **584**

ojo compuesto Ojo de crustáceo o insecto con unidades múltiples, cada una de las cuales muestrea parte del campo visual. **587**

ojo de cámara Ojo en el que la luz entra a través de una pequeña abertura y es enfocada por un cristalino sobre una retina rica en fotorreceptores. Evolucionó de manera independiente en cefalópodos y vertebrados. **587**

ojo Órgano sensorial que incorpora un conjunto denso de fotorreceptores. **586**

olfato Sentido que permite percibir el olor. **582**

Oomiceto Véase moho acuático.

operador Parte de un operón; sitio de enlace del ADN para un represor. **236**

operón Grupo de genes junto con una secuencia de ADN promotor-operador que controla su transcripción. **236**

organelo Estructura que lleva a cabo una función metabólica especializada dentro de una célula; p. ej., el núcleo en los eucariontes. **62**

orgánica Molécula que consta principalmente de átomos de carbono e hidrógeno; muchos tipos tienen grupos funcionales. **36**

organismo genéticamente modificado (OGM) Organismo cuyo genoma ha sido modificado deliberadamente, p. ej., un organismo transgénico. **250**

organismo Individuo que consta de una o más células. **4**

órgano de Corti Órgano acústico en la cóclea que traduce la energía mecánica de ondas de presión en potenciales de acción. **585**

órgano del equilibrio Órgano que monitorea la posición del movimiento de un cuerpo; p. ej., aparato vestibular humano. **583**

órgano Estructura corporal formada por tejidos que interactúan en una o más tareas. **462, 540**

órgano vomeronasal En muchos vertebrados, grupo de neuronas sensoriales en la cavidad nasal que responden a feromonas. **582**

orina Líquido que consta de exceso de agua, desechos y solutos; se forma en los riñones por filtración, reabsorción y secreción. **724**

osmorreceptor Receptor sensorial que detecta desplazamientos en las concentraciones de solutos. **578**

ósmosis Difusión de agua en respuesta a un gradiente de concentración. **88**

osteoblasto Célula formadora de hueso; secreta la matriz que se mineraliza. **622**

osteocito Célula ósea madura; osteoblasto que ha quedado rodeado por sus propias secreciones. **622**

osteoclasto Célula que digiere hueso; secreta enzimas que digieren la matriz ósea. **622**

ovario En los animales, gónada femenina. En las plantas con flores, es la base aumentada de un carpelo, dentro del cual se forma uno o más óvulos y los óvulos se fertilizan. **382, 509, 746**

oviducto Conducto ciliado entre el ovario y el útero; sitio donde ocurre la fertilización con mayor frecuencia. También se llama trompa de Falopio. **746**

ovocito primario Óvulo inmaduro que no ha completado la profase I. **748**

ovocito secundario Célula haploide producida por la primera división meiótica de un ovocito primario; se libera en la ovulación. **748**

ovocito Véase ovocito primario, ovocito secundario.

ovulación Liberación de un ovocito secundario en un ovario. **749**

óvulo En una planta productora de semillas, estructura en la que se forma el gametofito femenino haploide; tras la fertilización, madura para dar la semilla. **379, 509**

óvulo Gameto femenino maduro. **162**

oxihemoglobina Únicamente en los eritrocitos, hemoglobina enlazada con oxígeno. **692**

oxitocina (OT) Hormona de la hipófisis que desempeña papeles en el trabajo de parto y la lactancia. En algunos mamíferos, también afecta el comportamiento social; p. ej., apareamiento de pares. **602**

páncreas Órgano glandular que secreta enzimas y bicarbonato al intestino delgado; secreta las hormonas insulina y glucagón a la sangre. **608**

Pangea Supercontinente que se formó hace alrededor de 237 millones de años y se desintegró hace alrededor de 152 millones de años. **272**

parasitismo Interacción en la cual una especie parásita se beneficia explotando y dañando (generalmente sin matar) al hospedero. **818**

parásito Organismo que obtiene parte o todos los nutrientes que necesita de un hospedero vivo, al cual por lo general no mata de inmediato. **826**

parásito social Animal que aprovecha el comportamiento de su hospedero para dañarlo; p. ej., el pájaro cucú. **826**

parasitoide Tipo de insecto que en su etapa larvaria crece dentro de un hospedero (por lo general otro insecto), se alimenta de sus tejidos y lo mata. **826**

pared celular En muchas células (que no son células animales), estructura semirrígida permeable en torno a la membrana plasmática. **60, 340**

pared celular vegetal primaria La primera pared delgada y flexible en las células vegetales jóvenes. **70**

pared celular vegetal secundaria Pared reforzada de lignina dentro de la pared primaria de una célula vegetal. **70**

parénquima Tejido simple de las plantas constituido por células vivas; tiene funciones en la fotosíntesis, el almacenamiento y otras tareas. **478**

parir Proceso para el parto. **776**

pastizal Bioma de áreas que reciben no más de 25 a 60 centímetros de lluvia; en ella predominan arbustos leñosos de ramas múltiples. **873**

patógeno Agente causal de enfermedad. **334**

patrón de acción fijo Serie de movimientos instintivos desencadenados por un estímulo

simple que continúa sin importar lo que esté ocurriendo en el entorno. **784**

patrón de formación Proceso por el cual se forma un cuerpo complejo a partir de procesos locales durante el desarrollo embrionario. **235, 765**

patrón de historia de vida En una especie, patrón que indica el momento y la cantidad de descendientes que se producen en el curso de una vida típica. **804**

PCR Reacción en cadena de la polimerasa. Método que genera con rapidez muchas copias de un fragmento específico de ADN. **244**

Pedigree Diagrama que muestra el patrón de herencia de un gen en una familia. **197**

película Cubierta corporal delgada, flexible y rica en proteínas de algunos eucariontes unicelulares como los euglenoides. **354**

pene Órgano masculino para la relación sexual; también participa en la micción. **743**

pensamiento crítico Proceso mental que consiste en juzgar la información antes de aceptarla. **11**

péptido natriurético auricular (ANP) Hormona secretada por el corazón en respuesta a un volumen sanguíneo alto; su efecto diluye la orina. **731**

perfil del suelo Capas distintas del suelo que se forman con el transcurso del tiempo en un bioma. **870**

peridermo Tejido dérmico vegetal que reemplaza la epidermis en los tallos y raíces más antiguas. Consta de parénquima, corcho y *cambium* suberígeno. **487**

peristalsis Ondas recurrentes de contracción del músculo liso que desplaza material a través de un órgano tubular. **705**

permafrost Capa perpetuamente helada por debajo de la tundra ártica. **877**

permeabilidad selectiva Propiedad de una membrana que permite que algunas sustancias la atraviesen, pero otras no. **82**

peroxisoma Vesícula llena de enzimas donde se descomponen los aminoácidos, ácidos grasos y las sustancias tóxicas. **67**

pez cartilaginoso Pez con quijada que tiene esqueleto de cartílago; p. ej., los tiburones. **439**

pez óseo Pez con un endoesqueleto que consta principalmente de tejido óseo. Un pez pulmonado, un sacopterigio o un pez de aletas radiales. **439**

pH Medida del número de iones de hidrógeno en una solución. El pH 7 es neutro. **30**

pigmento Molécula orgánica que absorbe luz de ciertas longitudes de onda. La luz reflejada imparte un color característico. **108**

pilus (pili) Filamento proteico que se proyecta desde la superficie de algunas células bacterianas. **60, 340**

pirámide de biomasa Diagrama en el que los escalones de la pirámide ilustran la biomasa (el peso seco) en cada uno de los niveles tróficos de un ecosistema. **844**

pirámide de energía Diagrama que ilustra la energía almacenada en los tejidos de

los organismos de cada nivel trófico de un ecosistema. El nivel más bajo de la pirámide, que representa a los productores primarios, siempre es el mayor. **845**

piruvato Producto final de tres carbonos en la glucólisis. **124**

placa Biopelícula gruesa que se forma sobre los dientes debido a bacterias, productos extracelulares y glucoproteínas de la saliva. **663**

placa celular Tras la división nuclear en una célula vegetal, estructura con forma de disco que levanta una pared entre dos núcleos. **149**

placenta En mamíferos placentarios, órgano que se forma durante el embarazo a partir de tejido materno y membranas extraembrionarias. Permite que la madre intercambie sustancias con el feto manteniendo separada la sangre de ambos. **448, 769**

placozoario El animal más simple que se conoce, carece de simetría y sólo consta de dos capas de células. **408**

plancton En su mayoría autótrofos y heterótrofos microscópicos de los hábitats acuáticos. **356**

planta C3 Tipo de planta que emplea únicamente el ciclo de Calvin-Benson para fijar el carbono. **116**

planta C4 Tipo de planta que minimiza la fotorrespiración fijando dos veces el carbono, empleando una vía C4 de más en el ciclo de Calvin-Benson. **116**

planta CAM Tipo de planta C4 que conserva el agua al abrir sus estomas sólo por la noche, cuando fija carbono por una vía C4. **117**

planta Fotoautótrofo multicelular, de manera típica presenta raíces y brotes bien desarrollados. Productor primario en la tierra. **9**

plaqueta Fragmento de células que circula en la sangre y participa en la coagulación. **641**

plasma Porción líquida de la sangre; principalmente es agua con proteínas, azúcares y otros solutos y gases disueltos. **640**

plásmido Molécula pequeña de ADN circular en las bacterias, que se replica independientemente del cromosoma. **242, 341**

plástico En plantas y algas, organelo con funciones en la fotosíntesis o en el almacenamiento; p. ej., cloroplasto, amiloplasto. **69**

pleiotropía Efecto de un solo gen sobre múltiples caracteres. **177**

poblaciones Grupo de individuos de la misma especie en un área específica. **5, 278**

polar Con distribución no equitativa de carga. En un enlace covalente polar dos átomos comparten electrones de manera no equitativa. **27**

polaridad Cualquier separación de carga en regiones diferentes, positivas y negativas. **27**

polímero Molécula de gran tamaño formada por monómeros múltiples unidos entre sí. **39**

polinización Llegada de polen a un estigma polar receptivo. **512**

polinizador Vector vivo de polinización; p. ej., una abeja. **382, 510**

polipéptido Cadena de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos. **44**

poliploide Que tiene tres o más de cada tipo de cromosoma característico de la especie. **194**

pons Centro de tráfico de señales entre el cerebelo y el cerebro anterior. Se encuentra ubicado en el cerebro posterior. **568**

pool genético Todos los genes de una población; reserva de los recursos genéticos. **278**

potencial biótico Tasa máxima de aumento por individuo en una población que crece en condiciones ideales. **801**

potencial de acción Revocación breve y autopropagable de la diferencia de voltaje a través de la membrana de una neurona o célula muscular. **557**

potencial de membrana en reposo Diferencia de voltaje a través de la membrana plasmática de una neurona u otra célula excitable que no está recibiendo estímulo externo. **557**

Pradera Bioma donde predominan los pastos y otras plantas no leñosas; es común en el interior de continentes con veranos cálidos, inviernos fríos e incendios recurrentes y que reciben de 25 a 100 centímetros de lluvia. **872**

predicción Declaración, que se basa en una hipótesis, respecto a una condición que debería existir si dicha hipótesis fuese cierta; a menudo se llama “proceso condicional: causa-efecto”. **12**

presa Organismo que es cazado y consumido por un depredador. **822**

presión arterial Presión de líquido generada por el latido cardíaco; da lugar a las circulación sanguínea. **648**

presión hidrostática Véase turgencia.

presión osmótica Cantidad de presión hidrostática que impide la ósmosis en el citoplasma o en otro líquido hipertónico. **89**

presión parcial Contribución de un gas a la presión total de una mezcla de gases. **682**

primate Tipo de mamífero; prosimio o antropoide. **452**

primera ley de la termodinámica La energía no se crea ni se destruye. **94**

prión Tipo de proteína que se encuentra en el sistema nervioso de los vertebrados; se torna infeccioso cuando su forma cambia. **338**

probabilidad Posibilidad de que ocurra determinado resultado o evento; depende del número total de resultados posibles. **173**

procarionte Organismo unicelular en que el ADN no está contenido dentro del núcleo; una bacteria o una arquea. **56, 339**

producción de calor sin temblar En respuesta al estrés por frío, las mitocondrias de las células del tejido adiposo café liberan energía en forma de calor, en vez de almacenarla como ATP. **735**

producción primaria Tasa a la cual los productores primarios de un ecosistema obtienen y almacenan energía en los tejidos. **844**

producto Molécula que queda al finalizar una reacción. **96**

productor Autótrofo; organismo que sintetiza sus propios alimentos usando carbono de moléculas inorgánicas como el CO₂. La mayoría son fotosintéticos. **6**

productor primario Autótrofo del nivel trófico de un ecosistema. **840**

profase Etapa de la mitosis y la meiosis, en la cual los cromosomas se condensan y quedan unidos a un huso acromático recién formado. **146**

progesterona Hormona sexual secretada por los ovarios y el cuerpo lúteo. **612**

proglótido Una de las múltiples unidades del cuerpo de una tenia que surgen detrás del escólex. **413**

prolactina (PRL) Hormona que induce la síntesis de enzimas que se emplean en la producción de leche. **603, 776**

promotor En el ADN, secuencia de nucleótidos con la cual se enlaza la ARN polimerasa. **219**

propagación de tejidos por cultivo Método en el cual las células somáticas son inducidas a dividirse repetidamente en el laboratorio. **519**

propiedad emergente Propiedad de un sistema que no aparece en ninguna de sus partes componentes; p. ej., las células (que están vivas) están formadas por muchas moléculas (que no están vivas). **5**

proporción superficie-volumen Relación en la cual el volumen de un objeto aumenta según el cubo de su diámetro, pero el área superficial aumenta según el cuadrado. **56**

proteína Compuesto orgánico que consta de una o más cadenas de polipéptidos. **44**

proteína de adherencia En especies multicelulares, proteína de membrana que ayuda a que las células se adhieran unas a otras o a la matriz extracelular. **80**

proteína de reconocimiento Proteína de la membrana plasmática que la célula identifica como propia (tejido del propio cuerpo). **80**

proteína de transporte Proteína de membrana que ayuda pasiva o activamente a iones o moléculas específicas a entrar o salir de la célula. **80**

proteína motora Tipo de proteína que al recibir energía por hidrólisis de ATP interacciona con elementos del citoesqueleto para mover partes de una célula o toda la célula; p. ej., la miosina. **72**

proteína receptora Proteína de la membrana plasmática que se enlaza con determinada sustancia externa a la célula. **80**

proteína respiratoria Proteína con uno o más iones metálicos que enlaza O₂ en tejidos ricos en oxígeno de los animales y los cede donde los niveles de O₂ son más bajos; p. ej., la hemoglobina. **683**

protistas Nombre informal de eucariontes que no son plantas, hongos ni animales. **8, 352**

protocélula Saco de moléculas recubierto de una membrana que capta energía, tienen metabolismo, concentra materiales y se replica a sí mismo. Supuesta etapa de la evolución química que precedió a las células vivas. **320**

protón Partícula subatómica con carga positiva en el núcleo de todos los átomos. El número de protones (el número atómico) define al elemento. **22**

protostomado Animal bilateral que pertenece a un linaje que se caracteriza en parte por

presentar la primera indentación que se forma en la superficie del embrión temprano para transformarse en la boca; p. ej., moluscos, anélidos, artrópodos. **405**

protozooario flagelado Uno de los protistas heterótrofos unicelulares que tiene uno o más flagelos; p. ej., una dipulmonado. **354**

provincia béntica Zona del océano formada por las rocas y los sedimentos del fondo marino. **884**

provincia pelágica Mar abierto. **884**

pseudoceloma Celoma falso; cavidad principal del cuerpo recubierta de manera incompleta con tejido derivado del mesodermo. **405**

pseudópodo Lóbulo dinámico de citoplasma cubierto de membrana; tiene funciones de motilidad y fagocitosis en las amebas, las células ameboides y los leucocitos fagocitarios. **73**

pubertad En los humanos, etapa postembrionaria cuando los gametos comienzan a madurar y surgen los caracteres sexuales secundarios. **612, 743**

punto de hidrógeno Atracción que se forma entre un átomo de hidrógeno enlazado covalentemente y un átomo electronegativo que participa en otro enlace covalente. **27**

pulmón Órgano respiratorio interno de aves, reptiles, mamíferos, de la mayoría de los anfibios y de algunos peces. **437, 684**

pulmón tipo libro Órgano respiratorio de algunas arañas; realiza el intercambio de gases entre la atmósfera y la sangre a través de hojas de tejido similares a las páginas de un libro. **685**

punto caliente (hot spot) Hábitat que contiene muchas especies que no se encuentran en otros sitios y que corren alto riesgo de extinción. **896**

punto ciego Área pequeña en la parte posterior de la retina donde el nervio óptico sale del ojo y donde no hay fotorreceptores. **591**

pupila Apertura en el centro del iris y a través de la cual entra luz al ojo. **588**

quelicerado Artrópodo con cuatro pares de patas, cabeza y ojos pero sin antenas. Un cangrejo tipo herradura o un arácnido. **422**

quijada Estructuras cartilaginosas u óseas apareadas y articuladas que se emplean para la alimentación en la mayoría de los cordados. **436**

quimioautótrofo Organismo que fabrica sus propios alimentos al tomar el carbono de fuentes inorgánicas, como dióxido de carbono y energía de las reacciones químicas. **118**

quimiorreceptor Receptor sensorial que detecta iones o moléculas disueltos en líquido. **578**

quimo Alimento semidigerido en el intestino. **706**

quiste En muchos microbios, etapa de latencia resistente. **353**

quitón Molusco marino con concha dorsal formada por ocho placas. **416**

quitridio Tipo de hongo, el único grupo de hongos con etapa flagelada. **391**

radiación adaptativa Surgimiento de divergencias genéticas de un linaje que da lugar a muchas nuevas especies. **296**

radiación térmica Emisión de calor por parte de cualquier objeto. **733**

radioisótopo Isótopo con núcleo inestable, que se desintegra y forma elementos hijos predecibles a una velocidad predecible. **23**

radiolario Protista depredador unicelular con pseudópodos que se proyectan a través de su concha de sílice perforada. La mayoría de ellos flota en las aguas superiores del océano. **356**

rádula En muchos moluscos, órgano similar a una lengua endurecido con quitina, que se emplea para la alimentación. **416**

raíz Parte de las plantas que de manera típica se encuentran bajo el suelo y absorben agua y minerales. **476**

reabsorción capilar Proceso en que el agua pasa por ósmosis del líquido intersticial hacia el plasma rico en proteínas en el extremo venoso de un lecho capilar. **651**

reabsorción tubular Proceso en el cual los capilares peritubulares reclaman agua y solutos que se fugan o son bombeados para salir de las regiones tubulares de la nefrona. **728**

reacción de óxido-reducción (redox) Reacción en la que una molécula acepta electrones (se reduce) de otra molécula (la cual se oxida). **101**

reacción Proceso de cambio químico. **96**

reacciones dependientes de luz Primera etapa de la fotosíntesis; una de dos vías metabólicas (cíclica o no cíclica), por las cuales la energía luminosa se transforma en energía química del ATP. También se forma NADPH y O₂ en la vía no cíclica. **111**

reacciones independientes de luz Segunda etapa de la fotosíntesis; vía metabólica en la cual la enzima RUBISCO fija carbono y se forma glucosa. Funciona con ATP y NADPH producidos en las reacciones dependientes de luz. Véase también ciclo de Calvin-Benson. **111**

reactivo Molécula que participa en una reacción. **96**

recambio de otoño Durante el otoño, las aguas de una zona templada se mezclan. El agua de la región superior que está oxigenada, se enfría se hace densa y se hunde, mientras que el agua más rica en nutrientes asciende. **879**

recambio de primavera En lagos de las zonas templadas de movimiento descendiente, agua oxigenada de la superficie y movimiento ascendente de agua rica en nutrientes durante la primavera. **879**

receptor de célula B Anticuerpo IgM o IgD unido a la membrana de una célula B inmadura. **669**

receptor de célula T (TCRs) Receptor que enlaza un antígeno a la superficie de las células T; también reconoce los marcadores del MHC. **666**

receptor del sabor Quimiorreceptor que detecta solutos en el líquido que lo baña. **582**

receptor Molécula o estructura que puede responder a una forma de estímulo como energía luminosa o enlazarse con una molécula señalizadora, como una hormona. **6, 466**

receptor olfatorio Quimiorreceptor de una sustancia hidrosoluble o volátil. **582**

recesivo Respecto a un alelo, que produce efectos que son enmascarados por un alelo dominante sobre el cromosoma homólogo. 171

Recto Última parte del intestino de los mamíferos que almacena las heces antes de su expulsión. 705

red nerviosa Sistema nervioso de los cnidarios y algunos otros invertebrados; malla asimétrica de neuronas. 410, 554

red trófica Cadenas tróficas interconectadas que constan de productores, consumidores y descomponedores, detritívoros o ambos. 842

reflejo Movimiento simple estereotipado en respuesta a un estímulo; las neuronas sensoriales hacen sinapsis sobre las neuronas motoras en los arcos reflejos más simples. 566

reinos biogeográficos Una de las diversas porciones de tierra definidas por la presencia de ciertos tipos de plantas y animales. 868

reloj biológico Dispositivo interno que mide el tiempo por el cual los individuos ajustan sus actividades conforme a las estaciones, las variaciones del día o ambas cosas, en respuesta a señales del ambiente. 532

reloj molecular Método para estimar el tiempo transcurrido desde que dos linajes divergieron comparando las secuencias de ADN o proteínas. Asume que las mutaciones neutras se acumulan en el ADN a velocidad constante. 308

replicación del ADN Proceso por el cual una célula duplica su ADN antes de dividirse. 144

replicación semiconservativa Describe el proceso de replicación del ADN, por el cual una cadena de cada copia de una molécula de ADN es nueva, y la otra cadena es del ADN original. 208

represor Factor de transcripción que bloquea la transcripción enlazándose con un promotor (eucarionte) o un operador (procarionte). 230

reproducción asexual Cualquier modo reproductivo en que los vástagos surgen de uno de los padres y únicamente heredan los genes de ese padre; p. ej., fisión procarionte, fisión binaria, gemación, propagación vegetativa. 156, 740

reproducción Proceso asexual o sexual, por medio del cual una célula madre o un organismo produce descendientes. 7

reproducción sexual Producción de descendientes genéticamente variables por formación de gametos y fertilización. 156, 740

reproducción vegetativa Crecimiento de nuevas raíces y tallos a partir de extensiones o fragmentos de una planta original; tipo de reproducción asexual en las plantas. 518

reptil No constituye un taxón formal: amniota que no tiene las características de las aves o los mamíferos; p. ej., tortuga, lagartija. 442

resistencia sistémica adquirida En algunas plantas, mecanismo que induce a las células a producir y liberar compuestos que protegen los tejidos contra ataques. 468

respiración aerobia Vía metabólica que descompone los carbohidratos para producir ATP usando oxígeno. El rendimiento típico es de 36 ATP por molécula de glucosa. 124

respiración Suma de procesos fisiológicos que desplazan el O₂ de los alrededores a tejidos con actividad metabólica del cuerpo y el CO₂ de los tejidos al exterior. 682

respuesta autoinmune Respuesta inmune que toma como blanco los tejidos del propio individuo. 675

respuesta de pega y corre Respuesta ante el peligro o alguna emoción. Durante ella la alimentación parasimpática desciende, las señales simpáticas aumentan y las glándulas suprarrenales secretan epinefrina preparando al cuerpo para luchar o escapar. 565

respuesta inmune mediada por anticuerpos Una de las dos ramas de la inmunidad adaptativa, en la cual se producen anticuerpos en respuesta a un antígeno específico. 667

respuesta inmune mediada por células Respuesta inmune que incluye células T citotóxicas y células asesinas naturales que destruyen las células infectadas o cancerosas del cuerpo. 667

retículo endoplásmico (RE) Organelo membranoso que es un sistema continuo de sacos y túmulos y que constituye una extensión de la cubierta nuclear. El retículo endoplásmico rugoso se encuentra lleno de ribosomas, mientras que el retículo endoplásmico liso no. 66

retículo sarcoplásmico Retículo endoplásmico especializado que forma cámaras aplanadas recubiertas de membrana en torno a las fibras musculares; capta, almacena y libera iones calcio. 630

retina En los ojos de los vertebrados y muchos invertebrados, tejido empacado con fotorreceptores y células sensoriales entreteljadas. 587

retroalimentación negativa Mecanismo por el cual un cambio debido a alguna actividad reduce o retiene dicha actividad. 100

Rh sanguíneo Método para determinar si el Rh⁺, un tipo de proteína de reconocimiento superficial, está presente en los eritrocitos del individuo; cuando está ausente, la célula es Rh⁻. 643

Ribosoma Sitio de la síntesis de proteína. Un ribosoma intacto tiene dos subunidades, cada una formada por ARNr y proteínas. 56

Ribozima ARN catalítico. 321

riñón Parte de un par de órganos de los vertebrados que filtran la sangre, remueven desechos y ayudan a mantener el entorno interno. 437, 724

ritmo circadiano Cualquier actividad biológica que se repite aproximadamente cada 24 horas. 469, 532

Rizoide Estructura de absorción similar en algunas briofitas. 374

Rizoma Tallo que crece horizontalmente bajo el suelo. 376

rotífero Animal celomado bilateral diminuto con cabeza ciliada; se encuentra principalmente en agua dulce o entornos húmedos. 419

RUBISCO Ribulosa bisfosfato carboxilasa o RuBP. Enzima fijadora de carbono en las

reacciones de la fotosíntesis independientes de la luz. 115

rumiante Mamífero herbívoro con pezuñas que tiene cámaras estomacales múltiples. 703

sal Compuesto que se disuelve fácilmente en agua, liberando iones distintos de H⁺ y OH⁻. 31

salinización Acumulación de sal en el suelo. 849

sangre Tejido conectivo líquido que constituye el medio de transporte de los sistemas circulatorios. En los vertebrados consta de plasma, células sanguíneas y plaquetas. 543, 638

saprófito Heterótrofo que extrae energía y carbono de materia orgánica inanimada provocando su descomposición. 339

sarcómero Una de las diversas unidades fundamentales de contracción a lo largo de una fibra muscular. Se acorta por interacciones impulsadas por el ATP entre sus conjuntos paralelos de componentes de actina y miosina. 628

sarcopterigio Único pez óseo que tiene aletas ventrales carnosas soportadas por elementos del esqueleto interno. 439

secreción tubular Transporte de H⁺, urea y otros solutos hacia afuera de los capilares peritubulares, y al interior de las nefronas para su excreción. 729

secuencia Orden de nucleótidos en una hebra de ADN o ARN. 207

secuenciación del ADN Método para determinar el orden de nucleótidos en el ADN. 246

secuencias cortas repetidas en tándem Parte del ADN que consta de muchas copias de una secuencia corta; es la base para las huellas digitales de ADN. 247

segmentación Etapa temprana del desarrollo en los animales. Las divisiones de la célula por mitosis dividen al óvulo fertilizado en muchas células más pequeñas (blastómeros); el volumen original del citoplasma del óvulo no aumenta. 760

segregación Teoría de que ambos miembros de cada par de genes de un cromosoma homólogo se separan durante la meiosis. 173

seguimiento solar Respuesta circadiana; una planta cambia de posición en respuesta al cambio del ángulo del sol a lo largo del día. 532

segunda ley de la termodinámica La energía tiende a dispersarse de manera espontánea. 94

segundo mensajero Molécula producida por una célula en respuesta al enlace de una hormona de la membrana plasmática; convierte una señal en señal célula; p. ej., el AMP cíclico. 600

selección direccional Modo de selección natural; las formas en el extremo de un rango de variación genotípica son favorecidas. 282

selección disruptiva Modo de selección natural que favorece formas extremas en un rango de variación; la selección se produce contra las formas intermedias. 285

selección estabilizadora Modo de selección natural; los fenotipos intermedios son favorecidos respecto a los extremos. 284

selección K Selección de caracteres que hacen que los hijos sean mejores competidores; ocurre en una población que se encuentra cerca de su capacidad de carga. **805**

selección natural Proceso de la evolución en el cual los individuos de una población que varía en detalles de caracteres hereditarios sobreviven y se reproducen con diferente éxito. **10, 265, 281**

selección r Selección que favorece los caracteres que maximizan el número de descendientes; funciona cuando la población se encuentra muy por debajo de su capacidad de carga. **805**

selección sexual Modo de selección natural, en el cual algunos individuos de una población se reproducen más que otros porque son mejores para conseguir compañero. **286, 788**

semen Líquido que expulsa el pene durante la eyaculación; consiste en un pequeño volumen de espermatozoides mezclado con secreciones del conducto accesorio. **743**

semilla El óvulo maduro de una planta con semilla; contiene el esporofito embrionario. **373, 515**

senectud En los organismos multicelulares, fase del ciclo de vida desde la madurez hasta la muerte; también se aplica a la muerte de partes, como las hojas de la planta. **534**

sensación visceral Sensación que surge de receptores sensoriales en los órganos internos; es difícil de localizar. **580**

sensación somática Sensación fácilmente localizable por calor o tacto que surge cuando son estimulados los receptores de la piel, el músculo o las articulaciones. **580**

señales de comunicación Señal social que se codifica en los estímulos, como la coloración de la superficie del cuerpo o el patrón de la misma, olores, sonidos y posturas. **786**

SIDA Síndrome de inmunodeficiencia adquirida. Conjunto de enfermedades que se desarrollan después de que un virus (VIH) debilita el sistema inmune. **676**

simbiosis Interacción ecológica, en la cual los miembros de dos especies viven juntos o interaccionan de manera cercana en otros aspectos; p. ej., mutualismo, parasitismo, comensalismo. **818**

simetría bilateral Plano de organización corporal, en el cual muchos apéndices y órganos están apareados y colocados uno a cada lado del eje principal del cuerpo. **404**

simetría radial Plan de organización del cuerpo de un animal que presenta partes ordenadas sobre un eje central como si fueran los radios de una rueda. **404**

sinapsis Región en que los extremos de los axones de una neurona están separados por una diminuta brecha de la célula a la cual envía señales la neurona. **560**

síndrome Conjunto de síntomas que caracterizan una afección médica. **197**

sistema amortiguador Conjunto de productos químicos que mantienen el pH de una solución estable donando y aceptando de manera alterna iones que regulan el pH. **731**

sistema circulatorio abierto Sistema en el cual la sangre se desplaza a través de corazones y

grandes vasos, pero también se mezcla con el líquido intersticial. **638**

sistema circulatorio cerrado Sistema de órganos en el que la sangre fluye continuamente dentro de un vaso sanguíneo sin entrar en contacto directo con los líquidos de los tejidos. **638**

sistema circulatorio Sistema de órganos que transporta con rapidez sustancias hacia y desde las células; de manera típica consta de un corazón, vasos sanguíneos y sangre. En algunos animales ayuda a estabilizar la temperatura corporal y el pH. **638**

sistema de alelos múltiples Persistencia de tres o más alelos en una población. **176**

sistema de clasificación de seis reinos Sistema de clasificación que agrupa todos los organismos en los reinos de Bacterias, Arqueas, Protistas, Hongos, Plantas y Animales. **312**

sistema de conducción cardíaco Las células especializadas del músculo cardíaco inician y envían señales que hacen que se contraigan otras células del músculo cardíaco. Nodo senoatrial (SA), nodo auriculoventricular (AV) y fibras de unión que los enlaza. **647**

sistema de órganos Conjunto de órganos que interaccionan química o físicamente o de ambas maneras realizando una tarea común. **462, 540**

sistema de raíces fibrosas Sistema de raíces formado por una masa extensa de raíces similares; es típico de las monocotiledóneas. **485**

sistema de raíz primaria ramificada En las eudicotiledóneas, una raíz primaria y todas sus ramificaciones laterales. **485**

sistema de tejido basal Tejidos vegetales que constituyen el volumen del cuerpo de la planta con funciones en la fotosíntesis, el soporte estructural, el almacenamiento y otras tareas. **476**

sistema de tejido vascular Todo el xilema y el floema en las plantas que estructuralmente son más complejas que las briofitas. **476**

sistema de tejidos dérmicos Tejidos que cubren y protegen todas las superficies expuestas de la planta. **476**

sistema de tres dominios Sistema de clasificación que agrupa todos los organismos en los dominios de las Bacterias, las Arqueas y los Eucariontes. **312**

sistema digestivo completo Sistema digestivo tubular; presenta boca en un extremo y ano en el otro. **702**

sistema digestivo incompleto Intestino sacular; los alimentos entran y los desechos salen por la misma apertura. **702**

sistema digestivo Saco o tubo del cuerpo donde los alimentos son digeridos y absorbidos y cualquier residuo no digerido es expulsado. Los sistemas incompletos tienen una apertura y los sistemas completos tienen dos (boca y ano). **702**

sistema endócrino Sistema de control de células, tejidos y órganos que interaccionan íntimamente con el sistema nervioso; secreta hormonas y otras moléculas señalizadoras. **598**

sistema endomembranal Serie de organelos que interactúan y se encuentran entre el

núcleo y la membrana plasmática; produce lípidos y proteínas para secreción o inserción a la membrana celular. Incluye retículo endoplásmico, aparato de Golgi, vesículas. **66**

sistema límbico Centros en el cerebro que rigen las emociones; participan en la memoria. **571**

sistema nervioso autónomo Porción del sistema periférico que lleva señales relacionadas al músculo liso, al músculo cardíaco y a las glándulas viscerales. **564**

sistema nervioso central En los vertebrados, el cerebro y la médula espinal. **555**

sistema nervioso periférico Todos los nervios espinales y craneales cuyas ramas se extienden por todo el cuerpo. **555**

sistema nervioso Sistema de órganos que detecta estímulos internos y externos, integra información y coordina respuestas. **554**

sistema nervioso somático Parte del sistema nervioso periférico que lleva mensajes a músculos esqueléticos y transmite información sobre la piel y las articulaciones. **564**

sistema traqueal En insectos y algunos otros artrópodos terrestres, túbulos ramificados que se inician en la superficie del cuerpo y terminan cerca de las células; participan en el intercambio de gases. **685**

sistema urinario Sistema de órganos de los vertebrados que ajusta el volumen de la sangre y su composición; libera al cuerpo de desechos metabólicos. **724**

sistema vascular de agua En los equinodermos, sistema de pies tubulares conectados con canales; tiene funciones de movimiento y manejo de alimentos. **428**

sistema vascular linfático Porción del sistema linfático que capta y conduce el exceso de líquido tisular, grasas absorbidas y solutos utilizables hacia la sangre. **654**

sitio activo Muesca químicamente estable en una enzima donde se enlazan sustratos; en él, una reacción puede ser catalizada repetidamente. **98**

soluto Sustancia disuelta. **28**

sombra orográfica Reducción en la lluvia del lado de una cordillera montañosa contra la cual no chocan los vientos prevalentes; da lugar a condiciones áridas o semiáridas. **867**

somita Uno de los diversos segmentos apareados en un embrión de vertebrado que da lugar a la mayoría de los huesos, músculos esqueléticos de cabeza y tronco y dermis. **766**

sonda Fragmento corto de ADN que lleva un marcador; está diseñado para hibridarse con una secuencia de nucleótidos de interés. **244**

soro Grupo de cámaras formadoras de esporas ubicadas debajo de la fronda de un helecho. **377**

splicing alternativo Evento de procesamiento del ARNm en el cual algunos exones son retirados o unidos en diversas combinaciones. Mediante este proceso, un gen puede especificar dos o más proteínas ligeramente distintas. **220**

sucesión primaria Con el transcurso del tiempo una comunidad surge y las especies llegan y se reemplazan unas a otras en un entorno en el

cual antes no había tierra, p. ej., una isla recién formada. **828**

sucesión secundaria Una comunidad surge y cambia con el transcurso del tiempo en un hábitat donde previamente existía otra comunidad. **828**

suelo Mezcla de diversas partículas minerales (arena, aluvión, barro) y materia orgánica en descomposición (*humus*). **494**

superficie respiratoria Superficie delgada y húmeda del cuerpo que tiene funciones de intercambio de gases. **682**

surgencia (afloramiento) Movimiento ascendente de agua fría hacia la parte superior desde las profundidades; p. ej., cuando el viento aleja la superficie del agua de una costa. **885**

sustitución de pares de bases Tipo de mutación; cambio en un solo par de bases. **224**

sustrato Molécula de reactivo sobre la cual actúa específicamente una enzima. **98**

tabla periódica de los

elementos Ordenamiento tabular en los elementos atómicos conocidos por su número atómico. **22**

tálamo Región del cerebro anterior; centro de coordinación para alimentación sensorial y sitio de transmisión para señales al cerebro. **568**

tallo cerebral Tejido nervioso más antiguo desde el punto de vista evolutivo en el cerebro de un vertebrado. **568**

tamaño *p* Número de individuos que, de manera real o potencial, contribuyen a la reserva genética de una población. **798**

tardigrado Diminuto animal celomado de hábitats húmedos y acuáticos; tiene cuatro pares de patas; en su etapa de latencia seca puede sobrevivir en condiciones sumamente adversas. **419**

tasa de desarrollo per cápita Tasa que se obtiene restando la tasa de mortalidad per cápita de la población de la tasa de natalidad per cápita. **800**

tasa total de fertilidad (TFR) En humanos, número promedio de niños nacidos de una mujer durante su vida. **810**

taxón Organismo o conjunto de organismos. **302**

taxonomía Ciencia que nombra y clasifica las especies. **302**

tectónica de placas Teoría que afirma que la capa más externa de rocas de la tierra está agrietada formando placas, que a través de un desplazamiento lento arrastran los continentes hacia nuevas ubicaciones con el transcurso del tiempo. **273**

tejido adiposo Tejido conectivo especializado constituido por células que almacenan grasa. **543**

tejido conectivo Tipo de tejido animal más abundante. El tejido conectivo blando difiere en la cantidad y ordenamiento de los fibroblastos y la matriz extracelular. El tejido adiposo, el cartílago, el tejido óseo y la sangre son algunos tipos especializados. **542**

tejido En organismos multicelulares, grupo de células de un tipo especializado que

interacciona para realizar una o más tareas. **462, 540**

tejido muscular cardíaco Tejido contráctil presente únicamente en la pared cardíaca. **544**

tejido muscular esquelético Tejido contráctil que es el compañero funcional de los huesos. **544**

tejido muscular liso Tejido contráctil en la pared de órganos internos blandos. **545**

tejido nervioso Tejido animal que consta de neuronas y a menudo neuroglia. **545**

tejido óseo En los vertebrados, tejido conectivo especializado con una matriz endurecida por el calcio y otros iones minerales. **543**

tejido vascular En las plantas vasculares, xilema que distribuye el agua y los iones minerales y floema que distribuye azúcares sintetizados en las células que realizan fotosíntesis. **372**

telofase Etapa de la mitosis, durante la cual los cromosomas llegan a los polos del huso acromático y se descondensa; después hay formación de nuevos núcleos. **146**

temperatura Medida del movimiento molecular. **29**

tendón Cordón o tira de tejido conectivo denso que une un músculo con un hueso. **626**

tensión muscular Fuerza mecánica ejercida por un músculo al contraerse. **632**

teoría celular Todos los organismos constan de una o más células; la célula es la unidad más pequeña con vida; cada nueva célula surge de otra célula; y una célula transmite su material hereditario a sus descendientes. **55**

teoría científica Hipótesis que no ha sido desmentida tras muchos años de pruebas rigurosas y que es útil para realizar predicciones sobre otros fenómenos. **12**

teoría de biogeografía de islas Modelo que describe el número de especies que se espera que vivan en un hábitat isleño de determinado tamaño y a cierta distancia de tierra firme como fuente de colonizadores. **835**

teoría de flujo de presión Teoría que propone que el flujo de líquido a través del floema (traslocación) se debe a la diferencia de presión osmótica entre la región fuente y vertedero en una planta. **503**

teoría de la adecuación inclusiva Concepto de que los genes asociados con el altruismo son adaptativos cuando ocasionan comportamiento que promueve el éxito reproductivo de los parientes más cercanos del altruista. **792**

teoría de la cohesión-tensión Explicación de la manera en que el agua se desplaza de las raíces a las hojas en las plantas; la evaporación de agua en las hojas da lugar a una presión negativa continua (tensión) que jala el agua de las raíces y asciende en una columna cohesiva. **498**

teoría del uniformitarismo Concepto de que los procesos repetitivos graduales ocurridos a lo largo del tiempo dieron forma a la superficie de la Tierra. **263**

terapia génica Transferencia de un gen normal o modificado a un individuo con el objeto de tratar un trastorno genético. **254**

teratógeno Toxina o agente infeccioso que interfiere en el desarrollo del embrión y provoca defectos de natalidad. **774**

termoclina Estratificación térmica en un cuerpo grande de agua; una capa fresca intermedia impide la mezcla vertical entre el agua tibia de la superficie que está encima de ella y el agua fría que está debajo. **879**

termófilo extremo Organismo adaptado a un hábitat caliente; p. ej., una arquea que vive en un manantial caliente o en una ventila hidrotermal. **344**

termorreceptor Tipo de célula sensorial que detecta un cambio de temperatura. **578**

testículos Uno de un par de gónadas masculinas donde se forman los espermatozoides por meiosis; secreta la hormona testosterona. **742**

testosterona Hormona sexual necesaria para el desarrollo y el funcionamiento del sistema reproductivo masculino. **612, 742**

tetania Repuesta de unidad motora a estimulación repetida; contracción fuerte y prolongada. También enfermedad provocada por bacterias, en la cual los músculos permanecen contraídos. **632**

tetrápodo Vertebrado que camina en cuatro piernas o desciende de uno. **440**

tiempo de duplicación Tiempo que se requiere para que una población duplique su tamaño. **801**

tigmotropismo Crecimiento redirigido de una planta en respuesta a contacto con un objeto sólido; p. ej., el hecho de que una enredadera se enrosque en torno a un poste. **531**

timina (T) Tipo de base nitrogenada en los nucleótidos; también, un nucleótido con una base de timina. Forma apareamiento de bases con adenina; no se encuentra en el ARN. **206**

timo Glándula endocrina debajo del esternón que secreta timosinas y sitio de maduración de células T. **612**

tímpano Membrana que vibra en respuesta a las ondas de presión (sonido) y transmite las vibraciones a los huesos del oído medio. **584**

tipos sanguíneos ABO Método para identificar ciertas glucoproteínas (A o B) en los eritrocitos del individuo; la sangre que no es de tipo A o B se designa como O. **642**

tiritar Temblores rítmicos en respuesta al frío. **735**

tirotropina (TSH) Hormona pituitaria que regula la secreción de la hormona tiroidea. **603**

torsión Doble del cuerpo que ocurre a medida que se desarrollan los moluscos gasterópodos. **416**

tracto gastrointestinal Intestino. Se inicia en el estómago y se extiende a través de los intestinos hasta la apertura terminal del conducto. **705**

traducción En los ribosomas, la información codificada en el ARNm dirige la síntesis de una cadena de polipéptidos a partir de aminoácidos. Es la segunda etapa de la síntesis de proteínas. **217**

transcripción Proceso por el cual se ensambla ARN a partir de nucleótidos empleando una

región de un gen del ADN como patrón. Primer paso en la síntesis de proteínas. **216**

transcriptasa reversa Enzima viral que cataliza el ensamblaje de nucleótidos para formar ADN empleando el ARN como patrón. **243, 336**

transducción Desplazamiento de ADN de un organismo a otro por un virus. **341**

transferencia de electrones durante la fosforilación Tercera etapa de la respiración aerobia; flujo de electrones a través de cadenas de transferencia electrónica en la membrana mitocondrial interna que da lugar a un gradiente H^+ e impulsa la formación de ATP. **130**

transferencia genética horizontal Proceso por el cual una célula viva adquiere genes de otra célula de la misma especie o de otra distinta; p. ej., mediante conjugación bacteriana. **340**

transferencia nuclear en células somáticas (SCNT) Método de clonación reproductiva, en el cual se transfiere material genético de una célula somática adulta a un óvulo enucleado no fertilizado. **210**

transformación En los procariontes, tipo de transferencia horizontal de gen, en la cual el ADN es captado en el entorno. **341**

transgénico Se refiere a un organismo sometido a ingeniería genética para portar un gen de una especie distinta. **250**

translocación Unión de un fragmento de cromosoma roto a otro cromosoma. También, desplazamiento de compuestos orgánicos por el floema. **192, 502**

transpiración Pérdida de agua de una planta por evaporación. **498**

transporte activo Mecanismo por el cual un soluto es desplazado a través de una membrana celular en contra de su gradiente de concentración a través de una proteína de transporte. Requiere suministro de energía, p. ej., del ATP. **85, 464**

transporte pasivo Mecanismo por el cual un gradiente de concentración impulsa el desplazamiento de un soluto a través de una membrana celular, pasando por una proteína de transporte; no requiere de suministro de energía. **84, 464**

tráquea Conducto por el cual pasa el aire; vía respiratoria que conecta la faringe (garganta) con los bronquios que conducen a los pulmones. **689**

traqueida Tipo de célula cónica del xilema que muere en la madurez; sus paredes perforadas forman parte de un túbulo para conducción de agua. **478, 498**

triglicérido Lípido con tres colas de ácido graso unidas a una cadena principal de glicerol. **42**

tripanosoma Miembro del subgrupo más grande de protozoarios cinetoplastidos; todos ellos son parásitos. **355**

tropismo Respuesta de crecimiento direccional ante un estímulo del entorno. **530**

tubo criboso Tubo conductor en el floema que distribuye azúcares por toda la planta. **479**

túbulo distal En una nefrona renal, tubo que lleva el filtrado del asa de Henle al conducto colector. **727**

túbulo proximal Porción tubular de una nefrona que se encuentra más cercana a la cámara de Bowman. **727**

túbulos de Malpighi Uno de los pequeños túbulos que ayudan a insectos y arañas a desechos desperdicios sin perder agua. **22, 723**

tumor Masa anormal de células. Las células de los tumores benignos permanecen en su tejido original, mientras que las de tipo maligno invaden otros sitios del cuerpo para iniciar nuevos tumores. *Véase también* neoplasma. **150**

tundra alpina Bioma que prevalece a grandes altitudes a lo largo del mundo; inclusive durante el verano la nieve persiste en las zonas sombreadas, pero no hay *permafrost* (capa del subsuelo congelada). **877**

tundra ártica Bioma que prevalece a gran altitud, en donde los veranos frescos y cortos se alternan con inviernos fríos y prolongados; se forma entre el casquete de hielo polar y los cinturones de bosques boreales en el hemisferio norte. **877**

tunicado Cordado invertebrado que se alimenta por filtración y se encuentra encerrado en una cubierta similar a un saco en la etapa adulta. **435**

turgencia Presión hidrostática. Presión que ejerce un líquido contra una pared, membrana o alguna otra estructura que lo contiene. **88**

ultrafiltración En un lecho capilar, presión generada porque al latir el corazón obliga a parte del plasma libre de proteínas a salir de un capilar sanguíneo hacia el líquido intersticial. **651**

umbral del potencial de acción En una neurona, potencial de membrana en el cual los canales de sodio con compuerta se abren y dan inicio a un potencial de acción. **558**

unidad motora Neurona motora y las fibras musculares que controla. **632**

unión adherente Unión celular compuesta de proteínas de adherencia; ancla las células entre sí o con la matriz extracelular. **540**

unión celular Estructura que conecta a una célula con otra o con la matriz extracelular; p. ej., unión gap, unión adherente, unión estrecha. **71**

unión estrecha Conjunto de proteínas fibrosas que une a las células epiteliales; en conjunto, estas uniones celulares impiden que los fluidos se fuguen por entre las células del tejido epitelial. **540**

unión gap Unión celular que forma un canal abierto a través de la membrana plasmática de células animales adyacentes; permite el flujo rápido de iones y pequeñas moléculas del citoplasma de una célula a otra. **540**

unión neuromuscular Sinapsis química entre una neurona motora y una fibra de músculo esquelético. **560**

uracilo (u) Tipo de base nitrogenada en los nucleótidos; también, un nucleótido con la base uracilo. Forma apareamiento de bases con la adenina; se observa en el ARN, pero no en el ADN. **216**

urea Desecho nitrogenado excretado a través de la orina; se forma en el hígado cuando el amoníaco se combina con CO_2 . **724**

uréter Tubo conductor de la orina desde cada riñón hasta la vejiga urinaria. **726**

uretra Tubo que drena la vejiga urinaria y se abre en la superficie del cuerpo. **726**

útero En un mamífero placentario de sexo femenino, órgano muscular con forma de pera en el cual son albergados los embriones nutridos durante el embarazo. **746**

vacuna Preparación que se introduce al cuerpo para producir inmunidad ante un antígeno. **674**

vacuola Organelo lleno de líquido que aísla o dispone de desechos, desperdicios o materiales tóxicos. **67**

vacuola central En muchas células vegetales, organelo lleno de líquido. **69**

vacuola contráctil En protistas de agua dulce, organelo que recolecta y expulsa cualquier exceso de agua que entra a la célula por ósmosis. **355, 722**

vagina En mamíferos de sexo femenino, órgano que recibe los espermatozoides; forma parte del canal del parto y canaliza el flujo menstrual. **746**

vaina de mielina Recubrimiento rico en lípidos en torno a los axones de algunas neuronas; acelera la propagación del potencial de acción. **564**.

variable En los experimentos, una característica o evento que difiere entre individuos y puede cambiar con el transcurso del tiempo. **13**

variación continua En una población, rango de pequeñas diferencias en un carácter resultado de la herencia poligénica. **180**

vector de clonación Molécula de ADN que puede aceptar ADN extraño, ser transferida a la célula hospedera y replicarse dentro de ella. **242**

vector de polinización Cualquier agente que desplaza granos de polen de una planta a otra; p. ej., el viento, los polinizadores. **510**

vector Insecto o algún otro animal que transmite un patógeno entre huéspedes; p. ej., el mosquito que transmite el paludismo. *Véase también* vector de clonación. **343, 826**

vejiga natatoria Saco ajustable de flotación en algunos peces óseos. **439**

vello o vellosidad Una de las diversas proyecciones multicelulares similares a dedos que aumentan el área superficial de algunos tejidos del cuerpo del animal; p. ej., vellosidad en el intestino delgado. **708**

vellosidad de la raíz Extensión absorbente similar a un vello en una célula joven de la epidermis de la raíz. **485, 496**

vena En las plantas, haz vascular en un tallo u hoja. En los animales, vaso de gran diámetro que lleva la sangre hacia el corazón. **483, 648**

ventila hidrotermal Fisura en el fondo del mar por donde sale agua sobrecalentada, rica en minerales a presión. **320, 884**

ventrículo Cámara del corazón que recibe sangre de la aurícula y la bombea hacia las arterias. **646**

vénula Pequeño vaso capilar que conecta varios capilares con una vena. **648**

vernalización Estimulación de la floración en la primavera por bajas temperaturas en el invierno. **533**

vértebra Uno de una serie de huesos duros que protegen la médula espinal y constituye la columna vertebral. **436, 620**

vertebrado Animal con columna vertebral. **434**

vertedero En las plantas, cualquier región donde se descargan compuestos orgánicos de los tubos cribosos. **502**

vesícula Organelo similar a un sáculo pequeño, recubierto de membrana; los diferentes tipos almacenan, transportan o degradan su contenido. **67**

vesícula Órgano que almacena la bilis del hígado y la secreta a través de un conducto hacia el intestino delgado. **707**

vía lisogénica Modo de replicación viral en que los genes virales se integran al cromosoma del huésped y pueden estar inactivos a través de muchas divisiones de la célula huésped antes de ser replicados. **336**

vía lítica Vía de replicación viral rápida. Los

genes virales dirigen la célula huésped para fabricar nuevas partículas de virus que son liberadas cuando la célula hospedera muere. **336**

vía metabólica Series de reacciones mediadas por enzimas mediante las cuales las células sintetizan, remodelan o descomponen moléculas orgánicas; p. ej., la fotosíntesis. **100**

vida media Tiempo característico que tarda la mitad de cierta cantidad de un radioisótopo en desintegrarse. **268**

viroide Molécula infecciosa de ARN; la mayoría infecta a las plantas. **338**

virus Partícula infecciosa no celular que consta de ADN o ARN, una cubierta de proteína y en algunos tipos, una cubierta de lípidos, sólo puede ser replicado cuando su material genético ha penetrado a la célula huésped y ocasiona que los mecanismos metabólicos del huésped funcionen de distinto modo. **334**

visión Percepción de estímulos visuales que se basa en la luz enfocada sobre la retina y la formación de imágenes en el cerebro. **586**

vitamina Cualquier sustancia orgánica que el organismo requiere en trazas, pero generalmente no puede producir. Muchas tienen funciones de coenzimas. **714**

xenotrasplante Trasplante de un órgano de una especie a otra. **253**

xilema Tejido complejo de plantas vasculares; conduce al agua y los solutos a través de túbulos que constan de paredes interconectadas de células muertas. **372, 478**

yema Sustancia rica en proteína y lípidos en huevos; sirve como primera fuente de alimento para el embrión en desarrollo. **741**

zona pelúcida Capa no celular que se forma en torno al ovocito primario. **748**

zona ripariana Corredor angosto de vegetación a lo largo de un río o arroyo. **903**

Créditos de Arte y Agradecimientos

Esta página es una ampliación de la página de derechos de autor del libro. Hicimos todo lo posible para contactar a los propietarios de todo el material con derechos de autor y obtener su autorización para emplear dicho material. En caso de cualquier desacuerdo respecto al uso de cualquier material de este tipo, con todo gusto realizaremos las correcciones necesarias en impresiones futuras. Deseamos agradecer a los siguientes autores, editores y agentes su autorización para emplear el material que se indica:

TABLA DE CONTENIDO Pág vii arriba, © Raymond Gehman/ Corbis. **Pág viii** desde la izquierda, ArchiMeDes; R. Calentine/ Visuals Unlimited; © Kenneth Bart. **Pág ix** desde la izquierda, modelos de la Hemoglobina: PDB ID: 1GZX; Paoli, M., Liddington, R., Tame, J., Wilkinson, A., Dodson, G.; Crystal estructura cristalina de la hemoglobina en estado T con oxígeno enlazado en los cuatro grupos heme. *J. Mol. Biol.*, v256, pp. 775–792, 1996; Larry West/ FPG / Getty Images; © Catedráticos P. Motta y T. Naguro/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **Pág x** desde la izquierda, Dr. Pascal Madaule, Francia; Imagen cortesía de Carl Zeiss MicroImaging, Thornwood, NY; Museo de Moravia, Brno; © Russ Schleipman/ Corbis. **Pág xi** desde la izquierda, A. C. Barrington Brown © 1968 J. D. Watson; P. J. Maughan; © Jürgen Berger, Instituto Max-Planck Biología del Desarrollo, Tübingen; © Visuals Unlimited. **Pág xii** desde la izquierda, Foto cortesía de MU Extension y Agricultural Information; Jonathan Blair; © Jack Jeffery Photography. **Pág xiii** desde la izquierda, © Taro Taylor, www.flickr.com; © Chase Studios/ Photo Researchers, Inc. **Pág xiv** desde la izquierda, © Wim van Egmond/ Micropolitan Museum; Ilustración del paludismo de Drew Berry, The Walter y Eliza Hall Institute of Medical Research; Cortesía de © Christine Evers; Smithsonian Institution Departamento de Botánica, G. A. Cooper @ USDA-NRCS PLANTS Base de datos. **Pág xv** desde la izquierda, Robert C. Simpson/ Nature Stock; © Bryon D. Cole/ Corbis; © Dave Fleetham/ Tom Stack & Associates; Herve Chaumeton/ Agence Nature. **Pág xvi** desde la izquierda, Heather Angel; D. & V. Blagden/ ANT Photo Library; Jean Paul Tibbles. **Pág xvii** desde la izquierda, Cortesía de Dr. Thomas L. Rost; © J. C. Revy/ ISM/ Phototake; Photo de Jack Dykinga, USDA, ARS. **Pág xviii** desde la izquierda, Foto © Cathlyn Melloan/ Stone/ Getty Images; Michael Clayton, Universidad de Wisconsin, Departamento de Botánica; © Tony McConnell/ Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc. **Pág xix** desde la izquierda, © Nancy Kedersha/ UCLA/ Photo Researchers, Inc.; De Neuro Via Clinical Research Program, Minneapolis VA Medical Center; © Will & Deni McIntyre/ Photo Researchers, Inc. **Pág xx** desde la izquierda, © Mitch Reardon/ Photo Researchers, Inc.; Ed Reschke; Catedrático P. Motta/ Departamento de Anatomía/ La Sapienza, Rome/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **Pág xxi** desde la izquierda, © National Cancer Institute/ Photo Researchers, Inc.; © NSIBC/ SPL/ Photo Researchers, Inc.; © Dr. Richard Kessel y Dr. Ryy Kardon/ Tissues & Organs/ Visuals Unlimited. **Pág xxii** desde la izquierda, © John Lund/ Getty Images; © O. Auerbach/ Visuals Unlimited; Microslide Cortesía Mark Nielsen, Universidad de Utah;

Ralph Pleasant/ FPG/ Getty Images. **Pág xxiii** desde la izquierda, Gary Head; © Dan Guravich/ Corbis; © Rodger Klein/ Peter Arnold, Inc. **Pág xxiv** © Catedrático Jonathon Slack; Cortesía de Elizabeth Syers, Women's Specialty Center, Jackson, MS; © Lennart Nilsson/ Bonnierforlagen AB. **Pág xxv** desde la izquierda, © Monty Sloan, www.wolfphotography.com; © Charles Lwallen; © Doug Peebles/ Corbis. **Pág xxvi** desde la izquierda, Gráfica creada con el programa FoodWeb3D escrito por Rich Williams. Cortesía del proyecto Webs on the Web (www.foodwebs.org); NOAA; © James Ryklev/ Corbis. **Pág xxvii** desde la izquierda, Imagen proporcionada por GeoEye y NASASeaWiFS Project; © Dr. John Hilty; © Billy Grimes.

INTRODUCCIÓN Centro de Vuelos Espaciales de la NASA

CAPÍTULO 1 1.1 Cortesía de Conservation International. **Pág 3** Segunda desde arriba, Jackof Coningh; © Lewis Trusty/ Animals Animals; © Nick Brent; © Raymond Gehman/ Corbis. 1.2 (a) Rendered with Atom In A Box, copyright Dager Research, Inc.; (d) © Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc.; (e) © Bill Varie/ Corbis; (f-h) © Jeffrey L. Rotman/ Corbis; (i) © Peter Scoones; (j-k) NASA. 1.4 © Y. Arthus-Bertry/ Peter Arnold, Inc. 1.5 © Jack de Coningh. 1.7 (a) en el sentido de las manecillas del reloj desde arriba a la izquierda, © Dr. Richard Frankel; © David Scharf, 1999. Todos los derechos reservados; © Susan Barnes; © SciMAT/ Photo Researchers, Inc.; (b) izquierda, © R. Robinson/ Visuals Unlimited, Inc.; derecha, © Dr. Harald Huber, Dr. Michael Hohn, Prof. Dr. K. O. Stetter, Universidad de Regensburg, Alemania; (c) arriba, izquierda, en el sentido de las manecillas del reloj desde arriba, © Lewis Trusty/ Animals Animals; © Emiliania Huxleyi, fotografía, Vita Pariente, Microfotografía de escaneo tomada con instrumento Jeol T330A en Texas A&M University Electron Microscopycenter; © Carolina Biological Supply Company; © Oliver Meckes/ Photo Researchers, Inc.; Cortesía de James Evarts; derecha, © John Lotter Gurling/ Tom Stack & Associates; inserto, © Edward S. Ross; abajo, izquierda, © Robert C. Simpson/ NatureStock; © Edward S. Ross; derecha, © Stephen Dalton/ Photo Researchers, Inc. 1.8 (a) Fotos cortesía de Derrell Fowler, Tecumseh, Oklahoma; (b) © Nick Brent. 1.9 (a) © Lester Lefkowitz/ Corbis; (b) Centers for Disease Control and Prevention; (c) © Raymond Gehman/ Corbis. 1.10 arriba, © Superstock. 1.11 (a) © Matt Rowlings, www.eurobutterflies.com; (b) © Adrian Vallin; (c) © Antje Schulte. 1.12 © Gary Head. **Pág 17** Foto Cortesía de Dr. Robert Zingg/ Zoo Zurich. **Pág 18** Scientific Paper; Adrian Vallin, Sven Jakobsson, Johan Lind, y Christer Wiklund, Proc. R. Soc. B(2005 272, 1203, 1207). Usado con autorización de The Royal Society y el autor.

Pág 19 UNIDAD I © Wim van Egmond, Micropolitan Museum

CAPÍTULO 2 2.1 © Owaki-Kulla/ CORBIS. **Pág 21** Segundo desde arriba, © Michael S. Yamashita/ Corbis; © Bill Beatty/ Visuals Unlimited; © R. B. Suter, Vasar College; © W. K. Fletcher/ Photo Researchers, Inc. 2.4 Cortesía de

© GE Healthcare. **Pág 24** Izquierda, © Michael S. Yamashita/ Corbis. **Pág 25** © Hubert Stadler/ Corbis. 2.7 (a) Izquierda, superior, Gary Head; inferior, © Bill Beatty/ Visuals Unlimited. 2.10 (b) Derecha, © Steve Lissau/ Rainbow; (c) Derecha, © Dan Guravich/ Corbis. 2.12 (a) © Lester Lefkowitz/ Corbis; (b) © R. B. Suter, Vasar College. 2.13 Fotos de © JupiterImages Corporation. 2.14 Izquierda, Michael Grecco/ Picture Group; derecha, © W. K. Fletcher/ Photo Researchers, Inc.

CAPÍTULO 3 3.1 © ThinkStock/ SuperStock. **Pág 35** Desde arriba, © Tim Davis/ Photo Researchers, Inc.; © JupiterImages Corporation; Kenneth Lorenzen. 3.2 (b) © JupiterImages Corporation. 3.3 (a), © National Cancer Institute/ Photo Researchers, Inc.; (b-d) Modelos de Hemoglobina: PDB ID: 1GZX; Paoli, M., Liddington, R., Tame, J., Wilkinson, A., Dodson, G., Estructura cristalina de hemoglobina en estado T con oxígeno enlazado en los cuatro grupos heme. *J. Mol. Biol.*, v 256, pp. 775–792, 1996. 3.5 © Tim Davis/ Photo Researchers, Inc. 3.7 Izquierda, © JupiterImages Corporation. 3.8 © JupiterImages Corporation. 3.11 © Kevin Schafer/ Corbis. **Pág 43** Abajo izquierda, Kenneth Lorenzen. 3.16 (a-d, abajo) Archivos PDB files de NYU Scientific Visualization Lab. 3.17 (b, derecha) Según: *Introduction to Protein Structure*, 2a. ed., Bryen & Tooze, Garly Publishing, Inc.; (c, izquierda) PDB ID: 1BBB; Silva, M. M., Rogers, P. H., Arnone, A.; A third quaternary structure of human hemoglobin A at 1.7-Å resolution; *J. Biol. Chem.* 267 pp. 17248 (1992); (c, derecha) Según: *Introduction to Protein Structure*, 2a. ed., Bryen & Tooze, Garly Publishing, Inc. 3.18 PDB ID: 1BBB; Silva, M. M., Rogers, P. H., Arnone, A.; A third quaternary structure of human hemoglobin A at 1.7-Å resolution; *J. Biol. Chem.* 267 pp. 17248 (1992). 3.19 (c) © Dr. Gopal Murti/ SPL/ Photo Researchers, Inc.; (d) Cortesía de Melba Moore. 3.20 archivos PDB de la base de datos declarative de Klotho Biochemical Compounds. 3.22 PDBID: 1BNA; H. R. Drew, R. M. Wing, T. Takano, C. Broka, S. Tanaka, K. Itakura, R. E. Dickerson; Structure of a B-DNA Dodecamer. Conformation and Dynamics; PNAS V. 78 2179, 1981. **Pág 50** © JupiterImages Corporation.

CAPÍTULO 4 4.1 izquierda, © JupiterImages Corporation; derecha, © Stephanie Schuller/ Photo Researchers, Inc. **Pág 53** Desde arriba, Tony Brian y David Parker/ SPL/ Photo Researchers, Inc.; © JupiterImages Corporation; R. Calentine/ Visuals Unlimited; © ADVANCELL (Advanced In Vitro Cell Technologies; S.L.) www.advancell.com; © Dylan T. Burnette y Paul Forscher. 4.2 © Tony Brian y David Parker/ SPL/ Photo Researchers, Inc. 4.3 (a) Parke-Davis; arriba, Linda Hall Library, Kansas City, MO; (b) © Michael W. Davidson, Molecular Expressions; arriba, © The Royal Society. 4.7 (a) arriba, © JupiterImages Corporation; (b) © Geoff Tompkinson/ Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc. 4.8 (a-b, d-e) Jeremy Pickett-Heaps, School of Botany, Universidad de Melbourne; (c) © Prof. Franco Baldi. 4.9 (0.1 m) Robert A. Tyrrell; (1 m) © Pete Saloutos/ Corbis; (100 m) Cortesía de © Billie Chyler. 4.11 (a) ArchiMeDes; (b, c) © K.O. Stetter & R. Rachel, Univ. Regensburg. 4.12 (a) Rocky Mountain Laboratories, NIAID, NIH; (b) R. Calentine/

Visuals Unlimited. **4.13** Cortesía de © Roberto Kolter Lab, Harvard Medical School. **4.14** (a) Dr. Gopal Murti/ Photo Researchers, Inc.; (b) M. C. Ledbetter, Brookhaven National Laboratory. **4.16** Derecha, © Kenneth Bart. **4.17** (a) Don W. Fawcett/ Visuals Unlimited; (b) © Martin W. Goldberg, Durham University, UK. **4.18** (a) © Kenneth Bart; (b, d) Don W. Fawcett/ Visuals Unlimited; (e) Microfotografía, Gary Grimes. **4.19** © Conner's Way Foundation, www.connersway.com. **4.20** Microfotografía, Keith R. Porter. **4.21** © Dr. Jeremy Burgess/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **4.22** (c) © Russell Kightley/ Photo Researchers, Inc. **4.23** George S. Ellmore. **4.24** Izquierda, © Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc.; Derecha, Bone Clones®, www.boneclones.com. **4.25** © ADVANCECELL (Advanced In Vitro Cell Technologies; S.L.) www.advancell.com. **4.26** abajo, © Dylan T. Burnette y Paul Forscher. **4.28** (a) © Dow W. Fawcett/ Photo Researchers, Inc.; (b) Mike Abbey/ Visuals Unlimited. **4.29** © Don W. Fawcett/ Photo Researchers, Inc. **4.30** De "Tissue & Cell," Vol. 27, pp. 421–427, Cortesía de Bjorn Afzelius, Universidad de Estocolmo. **Pág 75** Derecha, P. L. Walne y J. H. Arnott, *Planta*, 77:325–354, 1967.

CAPÍTULO 5 **5.1** En el sentido de las manecillas del reloj de arriba izquierda, Cortesía de © The Cody Dieruf Benefit Foundation, www.breathinisbelievin.org; Cortesía de © Bobde Brooks y La Familia de Jeff Baird; Cortesía de © Steve & Ellison Widener y Breathe Hope, http://breathehope.tamu.edu; Cortesía de © La familia de Bryon Herriott; Cortesía de © La familia de Savannah Brooke Snider; Cortesía de la familia de Benjamin Hill, reimpreso con autorización de © Chappell/ Marathonfoto. **Pág 77** Segunda desde arriba, © Yrew Lambert/ Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; © R. G. W. Yerson, M. S. Brown, y J. L. Goldstein. *Cell* 10:351 (1977); © Claude Nuridsany & Marie Perennou/ Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc. **5.7** © Yrew Lambert/ Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **5.9** archivos PDB de NYU Scientific Visualization Lab. **5.10** Según: David H. MacLennan, William J. Rice, y N. Michael Green, "The Mechanism of Ca_2^+ Transport de Sarco (Endo) plasmic Reticulum Ca_2^+ -ATPasas." *JBC* volumen 272, número 46, publicación de noviembre 14, 1997, pp. 28815–28818. **5.13** © R.G.W.Yerson, M.S. Brown, y J.L. Goldstein. *Cell* 10:351 (1977). **5.14** (a) © Biology Media/ Photo Researchers, Inc. **5.17** (a) Arte, Raychel Ciemma; (b–d) M. Sheetz, R. Painter, y S. Singer, *Journal of Cell Biology*, 70:193 (1976) con autorización de The Rockefeller University Press. **5.18**(a) Gary Head; (b, c) © Claude Nuridsany & Marie Perennou/ Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc. **Pág 90** © Children's Hospital & Medical Center/ Corbis. **Pág 91** Frieder Sauer/ Bruce Coleman Ltd.

CAPÍTULO 6 **6.1** izquierda, © BananaStock/ SuperStock. **Pág 93** desde arriba, © Martin Barraud/ Stone/ Getty Images; © ScottMcKiernan/ ZUMA Press; © JupiterImages Corporation; Sara Lewis, Tufts University. **6.2** © Martin Barraud/ Stone/ Getty Images. **6.4** © JupiterImages Corporation. **6.10** **Modelos de Hemoglobina:** PDB ID: 1GZX; Paoli, M., Liddington, R., Tame, J., Wilkinson, A., Dodson, G.; Estructura cristalina de la hemoglobina en estado T con oxígeno unido con los cuatro grupos heme. *J.Mol.Biol.*, v256, pp. 775–792, 1996. **6.12** Derecha,

© ScottMcKiernan/ ZUMA Press. **6.13** (b) © PerennouNuridsany / Photo Researchers, Inc. **6.16** (a) © JupiterImages Corporation. **6.18** izquierda, Sara Lewis, Tufts University. **6.19** **Foto Cortesía de** Systems Biodynamics Lab, P.I. Jeff Hasty, UCSD Department of Bioengineering, y ScottCookson. **6.20** (a) Cortesía de Dr. Edward C. Klatt; (b) Cortesía de Downstate Medical Center, Departamento de Patología, Brooklyn, NY.

CAPÍTULO 7 **7.1** (a) Photo de Peggy Greb/ USDA; (b) © Roger W. Winstead, NC StateUniversity. **Pág 107** arriba, © Photodisc/ Getty Images; Desde 3a. de arriba, Cortesía de John S. Russell, Pioneer High School; © Richard Uhlhorn Photography; © JupiterImages Corporation. **7.2** (a) © Photodisc/ Getty Images. **7.3** Larry West/ FPG / Getty Images. **7.4** (a) Jason Sonneman. **7.5** (a) Izquierda, © Photodisc/ Getty Images. **7.12** (a) Superior, Cortesía de John S. Russell, Pioneer HighSchool; inferior, Microfotografía de Bruce Iverson, mejoramiento por computadora de Lisa Starr; (b) Superior, © Bill Boch/ FoodPix/ Jupiter Images; inferior, Microfotografía de Ken Wagner/ Visuals Unlimited, mejoramiento por computadora de Lisa Starr. **7.14** Lisa Starr. **7.15** Inferior, © Richard Uhlhorn Photography. **7.16** © JupiterImages Corporation. **Pág 121** © JupiterImages Corporation.

CAPÍTULO 8 **8.1** (a) © Catedráticos P. Motta y T. Naguro/ SPL/ Photo Researchers, Inc.; (b) © Louise Chalcraft-Frank y FARA. **Pág 123** arriba, © Chase Swift/ Corbis; 2º desde abajo, © Ben Fink/ Foodpix/ Jupiter Images, abajo, © Lois Ellen Frank/ Corbis. **8.2** En el sentido de las manecillas del reloj, desde arriba a la izquierda, © Jim Cummins/ Corbis; John Lotter Gurling/ Tom Stack & Associates; © Chase Swift/ Corbis. **8.10** (a, b) © Ben Fink/ Foodpix/ JupiterImages; (c) © Dr. Dennis Kunkel/ VisualsUnlimited. **8.11** © Ryy Faris/ Corbis; inserto, Cortesía de © William MacDonald, M.D. **Pág 134** © Lois Ellen Frank/ Corbis. **8.14** (a) © Steve Gschmeissner/ Photo Researchers, Inc.; (b) © Images Pediatric Cardiol.

Pág 139 UNIDAD II © Francis Leroy, Biocosmos/Science Photo Library/ Photo Researchers.

CAPÍTULO 9 **9.1** izquierda, Dr. Pascal Madaule, Francia; derecha, © Bill Denison Photography. **Pág 141** Desde arriba, © Yrew Syred/ Photo Researchers, Inc.; © Leonard Lessin/ Photo Researchers, Inc.; Michael Clayton/ Universidad de Wisconsin, Departamento de Botánica; Michael Clayton/ Universidad de Wisconsin, Departamento de Botánica; © Biophoto Associates/Science Source/ Photo Researchers, Inc. **9.3** (a) © Yrew Syred/Photo Researchers, Inc.; (c) B. Hamkalo; (d) O. L. Miller, Jr., Steve L. McKnight. **9.5** (a) © Leonard Lessin/ Photo Researchers, Inc. **9.6** arriba izquierda y (a–f) izquierda, Michael Clayton/ Universidad de Wisconsin, Departamento de Botánica; arriba derecha y (a–f) derecha, Ed Reschke. **9.7** (a) #3, Microfotografía © D. M. Phillips/ Visuals Unlimited; (b) #3, Michael Clayton/ Universidad de Wisconsin, Departamento de Botánica. **9.8** © Lennart Nilsson/Bonnierforlagen AB. **9.9** © Phillip B. Carpenter, Departamento de Bioquímica y Biología molecular, Universidad de Texas—Houston Medical School. **9.10** © Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc. **9.12** (a) © Ken Greer/ Visuals Unlimited; (b) © Biophoto

Associates/Science Source/ Photo Researchers, Inc.; (c) © James Stevenson/SPL/ Photo Researchers, Inc. **Pág 152** Cortesía de la familia de Henrietta Lacks. **9.13** Cortesía de © Dr. Thomas Ried, NIH y the American Association for Cancer Research. **Pág 153** Critical Thinking, #1, David C. Martin, Ph.D.

CAPÍTULO 10 **10.1** izquierda, © JupiterImages Corporation; derecha, © Susumu Nishinaga/ Photo Researchers, Inc. **Pág 155** Desde arriba, Imagen cortesía de Carl Zeiss MicroImaging, Thornwood, NY; Con agradecimiento a the John Innes Foundation Trustees, Mejoramiento por computadora de Gary Head; Art de Lisa Starr; 2o. desde abajo, © Francis Leroy, Biocosmos/ SPL/ Photo Researchers, Inc.; © Jennifer W. Shuler/Science Source/Photo Researchers, Inc. **10.2** Imagen cortesía de Carl Zeiss MicroImaging, Thornwood, NY. **10.4** © Leonard Lessin/ Photo Researchers, Inc. **10.5** (a–h) arriba, Con agradecimiento a the John Innes Foundation Trustees, Mejoramiento por computadora de Gary Head. **10.8** Robert Potts, California Academy of Sciences. **10.10** Derecha, © Francis Leroy, Biocosmos/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **10.11** **Pág 165** arriba, © Jennifer W. Shuler/ Science Source/Photo Researchers, Inc. **Pág 166** AP/ Wide World Photos. **10.12** (a–d) arriba, Reimpreso desde *Current Biology*, Vol 13, (Apr 03), Autores Hunt, Koehler, Susiarjo, Hodges, Ilagan, Voigt, Thomas, Thomas, y Hassold, Bisphenol A Exposure Causes Meiotic Aneuploidy in the Female Mouse, pp. 546–553, © 2003 Cell Press. Publicación de Elsevier Ltd. Con autorización de Elsevier.

CAPÍTULO 11 **11.1** © Gary Roberts/world-widefeatures.com. **Pág 169** arriba, Museo de Moravia, Brno; abajo, Michael Stuckey/ Comstock, Inc. **11.2** Museo de Moravia, Brno. **11.3** arriba, Jean M. Labat/ Ardea, Londres. **11.6, 11.7** **Planta de guisante blanco**, © George Lepp/ Corbis. **11.11** arriba, © David Scharf/ Peter Arnold, Inc.; (a) © JupiterImages Corporation. **11.12** Tedd Sones. **11.13** izquierda, derecha, Michael Stuckey/Comstock, Inc.; center, Bosco Broeyer, fotografía de Gary Head. **11.14** Cortesía de la Familia de Haris Charalambous y la Universidad de Toledo. **11.15** arriba, © JupiterImages Corporation. **11.17** izquierda, © Pamela Harper/ Harper Horticultural Slide Library. **11.18** (a) © Daan Kalmeijer; (b) © Dr. Christian Laforsch. **11.19** Cortesía de Ray Carson, Universidad de Florida News y Public Affairs. **Pág 180** arriba, Frank Cezus/ FPG/ Getty Images; Frank Cezus/ FPG/ Getty Images; Ted Beaudin/FPG/ Getty Images; © Michael Prince/ Corbis; © Lisa Starr. **Pág 181** Reimpreso de Brites MM et al. Familial camptodactyly, *European Journal of Dermatology*, 1998, 8, 355–6, con autorización de Editions John Libbey Eurotext, Paris. **Pág 182** © Gary Roberts/ world-widefeatures.com. **Pág 183** Genetics Problems #4, © Rick Guidotti, Positive Exposure; #5, Leslie Falteisek/ Clacritter Manx.

CAPÍTULO 12 **12.1** izquierda, George Griessman, www.presidentlincoln.com; centro, © Hulton-Deutsch Collection/ Corbis. **Pág 185** desde arriba, © Universidad de Washington Departamento de Patología; Eddie Adams/ AP Images; © Russ Schleipman/ Corbis; © Lauren Shear/ Photo Researchers, Inc.; Steve Uzzell. **12.2** (b) de M. Cummings, *Human Heredity: Principles y Issues*, 3a. Edición, p. 126. © 1994 de Brooks/Cole. Todos los derechos reservados; (c) según Patten, Carlson & otros. **12.3** © Universidad de Washington

Departamento de Patología. **12.4** arriba, © Frank Trapper/ Corbis Sygma. **12.5** © Lois Ellen Frank/ Corbis. **12.6** Eddie Adams/ AP Images. **12.8** derecha, Bettmann/ Corbis. **12.9** izquierda, fotos de Gary L. Friedman, www.FriedmanArchives.com. **Pág 191** © Russ Schleipman/ Corbis. **12.10** Cortesía de G. H. Valentine. **12.13** (a) © CNRI/ Photo Researchers, Inc. **12.14** © Lauren Shear/ Photo Researchers, Inc. **12.15** UNC Medical Illustration y Photography. **12.16** © Stapleton Collection/ Corbis. **12.17** Steve Uzzell. **12.18** Fotografía Dr. Victor A. McKusick. **12.19** © Saturn Stills/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **12.20** (a) © Howard Sochurek/ The Medical File/ Peter Arnold, Inc.; (b) Fran Heyl Associates © Jacques Cohen, mejoración por computadora de © Pix Elation; (c) © Matthew Alan/Corbis. **Pág 200** © Reuters/ Corbis.

CAPÍTULO 13 **13.1** fotos de Victor Fisher, cortesía de Genetic Savings & Clone. **Pág 203** arriba, © Eye of Science/ Photo Researchers, Inc.; 2a. desde arriba, A. C. Barrington Brown © 1968 J. D. Watson; 4a. desde arriba, Cortesía de Cyagra, Inc., www.cyagra.com. **13.3** (a) abajo, © Eye of Science/ Photo Researchers, Inc. **Pág 205** © JupiterImages Corporation. **13.5** izquierda, A. C. Barrington Brown © 1968 J. D. Watson; derecha, PDB ID: 1BBB; Silva, M.M., Rogers, P. H., Arnone, A.: A third quaternary structure of human hemoglobin A at 1.7-Å resolution. *J. Biol Chem* 267 pp. 17248 (1992). **13.9**, **13.10** Cortesía de Cyagra, Inc., www.cyagra.com. **Pág 212** © McLeod Murdo/ Corbis Sygma. **Pág 213** Critical Thinking #4, Shahbaz A. Janjua, MD, Dermatlas; <http://www.dermatlas.org>. **13.12** *Journal of General Physiology* 36(1), 20 de septiembre, 1952: "Independent Functions of viral Protein and Nucleic Acid in Growth of Bacteriophage."

CAPÍTULO 14 **14.1** derecha, © Vaughan Fleming/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **Pág 215** 2o. desde arriba, O. L. Miller; abajo, P. J. Maughan. **14.5** (d) Modelo de © Dr. David B. Goodin, The Scripps Research Institute. **14.6** O. L. Miller. **Pág 222** © Kiseleva y Donald Fawcett/ Visuals Unlimited. **14.14** izquierda, Nik Kleinberg; derecha, P. J. Maughan. **14.15** (a) © John W. Gofman y Arthur R. Tamplin. *De Poisoned Power: The Case Against Nuclear Power Plants Before y Según Three Mile Island*, Rodale Press, PA, 1979. **Pág 226** © Vaughan Fleming/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **14.17** (b) © Dr. M. A. Ansary/ Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc.

CAPÍTULO 15 **15.1** izquierda Cortesía de Robin Shoulla y Young Survival Coalition; derecha, de los archivos de www.breastpath.com, Cortesía de J.B. Askew, Jr., M.D., P.A. Reimpreso con autorización, derechos de autor 2004 Breastpath.com. **Pág 229** desde arriba, de la Colección de James Werner y John T. Lis; © José Luis Riechmann; © Eye of Science/ Photo Researchers, Inc. **15.4** De la colección de James Wernery John T. Lis. **15.5** (a-b) © Dr. William Strauss; (c) © DermAtlas, www.dermatlas.org. **15.6** © Thinkstock Images/ Jupiter Images. **15.7** (a) abajo, Juergen Berger, Max Planck Institute for Developmental Biology, Tuebingen, Alemania; (b) © José Luis Riechmann. **Pág 234** *Mosca de la Fruta* Foto de Lisa Starr. **15.8** (a) © Jürgen Berger, Max-Planck-Institut für Developmental Biology, Tübingen; (b) © Visuals Unlimited; (c) © Eye of Science/ Photo Researchers, Inc.; (d) derecha, Cortesía de Edward B. Lewis, California Institute of Technology; otros, © Carolina Biological /Visuals Unlimited. **15.9** (a-e) © Maria

Samsonova y John Reinitz; (f) © Jim Langely, Jim Williams, Julie Gates, Kathy Vorwerk, Steve Paddock, y Sean Carroll, HHMI, Universidad de Wisconsin-Madison. **15.10** PDB ID: 1CJG; Spronk, A.A.E.M., Bovin, A.M.J.J., Radha, P.K., Melacini, G., Boelens, R., Kaptijn, R.: The Solution Structure of Lac Repressor Headpiece 62 Complexed to a Symmetrical Lac Operator Structure (Londres) 7 pp. 1483, (1999). También PDBID: 1LBI; Lewis, M., Chang, G., Horton, N.C., Kercher, M.A., Pace, H.C., Schumacher, M.A., Brenan, R.G., Lu, P.: Crystal structure of the lactose operon repressor and its complexes with DNA and inducer. *Science* 271 pp. 1247 (1996); lactosa, archivos pdb de the Hetero-Compound Information Centre-Uppsala (HIC-Up). **Pág 237** © Lowe Worldwide, Inc. como Agente de The National Fluid Milk Processor Promotion Board.

CAPÍTULO 16 **16.1** © Cortesía de Golden Rice Humanitarian Board. **Pág 241** arriba, © Catedrático Stanley Cohen/ SPL/ Photo Researchers, Inc.; 3o. desde arriba, Cortesía de © Genelex Corp.; Argonne National Laboratory, U.S. Department of Energy; Foto cortesía de MU Extension and Agricultural Information. **16.3** (a) © Catedrático Stanley Cohen/ SPL/ Photo Researchers, Inc.; (b) con autorización de © QIAGEN, Inc. **16.9** Cortesía de © Genelex Corp. **16.10** derecha, © Volker Steger/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **16.11** (a) Argonne National Laboratory, U.S. Department of Energy; (b) Cortesía de Joseph DeRisa. *De Science*, 1997 Oct. 24; 278 (5338) 680-686. **Pág 250** Foto Cortesía de Systems Biodynamics Lab, P.I. Jeff Hasty, Departamento de Bioingeniería de UCSD, y Scott Cookson. **16.12** (d) © Lowell Georgis/ Corbis; (e) Keith V. Wood. **16.13** (a) Las fotos de maíz Bt y No-Bt fueron tomadas como parte de la prueba de campo realizada en el campus principal de la Universidad Estatal de Tennessee en el Instituto de Investigaciones Agrícolas y Ambientales. Los trabajos fueron patrocinados por un fondo competitivo de CSREES, USDA titulado "Southern Agricultural Biotechnology Consortium for Underserved Communities," (2000-2005). Dr. Fisseha Tegegne y Dr. Ahmad Aziz fungieron como investigador principal y co-principal respectivamente, para realizar la porción del estudio en el Estado de Tennessee; (b) Dr. Vincent Chiang, School of Forestry and Wood Products, Michigan Technology University. **16.14** (a) © Adi Nes, Dvir Gallery Ltd.; (b) Caba transgénico producida usando transferencia nuclear en GTC Biotherapeutics. Foto usada con autorización; (c) Foto cortesía de MU extension and Agricultural Information. **16.15** R. Brinster, R. E. Hammer, Escuela de Medicina Veterinaria, Universidad de Pennsylvania. **Pág 254** © Jeans for Gene Appeal. **Pág 255** © Cortesía de Golden Rice Humanitarian Board. **16.16** (a) Laboratorio de Matthew Shapiro mientras estuvo en la Universidad McGill. Cortesía de Eric Hargreaves, www.Pagoneuro plasticity.com.

Pág 257, UNIDAD III © Wolfgang Kaehler/ Corbis.

CAPÍTULO 17 **17.1** izquierda © Brad Snowder; derecha © David A. Kring, NASA/ Univ. Arizona Space Imagery Center. **Pág 259** desde arriba, izquierda, © Wolfgang Kaehler/ Corbis; Cortesía de George P. Darwin, Darwin Museum, Down House; Phillip Gingerich, Director, Universidad de Michigan. Museo de Paleontología; USGS. **17.2** (a, c) © Wolfgang Kaehler/ Corbis; (b) © Earl & Nazima Kowall /

Corbis; (d, e) Edward S. Ross. **17.3** (a) © Dr. John Cunningham/ Visuals Unlimited; (b) Gary Head. **17.4** (a) 2006 Dllody; (b) © PhotoDisc/ Getty Images; (c) Cortesía de Daniel C. Kelley, Anthony J. Arnold, y William C. Parker, Universidad Estatal de Florida, Departamento de Ciencias Geológicas. **17.5** (a) Cortesía de George P. Darwin, Darwin Museum, Down House; (b) Chris Arribaher Ralling; (c) Dieter & Mary Plage/ Survival Anglia; arriba, Heather Angel. **17.6** (a) © John White; (b) 2004 Arent. **17.7** (a) © Gerray Sommazzi/ www.justbirds.org; (b) © Kevin Schafer/ Corbis; (c) Alan Root/ Bruce Coleman Ltd. **17.8** Down House y The Royal College of Surgeons of Engly. **17.9** (a) H. P. Banks; (b) Jonathan Blair; (c) Cortesía de Stan Celestian/ archivo de imagen de Earth Science, Glendale Community College. **17.10** © JupiterImages Corporation. **Pág 268** zircon, Cortesía de Stan Celestian/ Archivo de imagen de Earth Science Glendale Community College. **17.12** (a) © PhotoDisc/ Getty Images; (b, c) Lisa Starr. **17.13** (a) W. B. Scott (1894); (b) John Klausmeyer, Universidad de Michigan Exhibición de Historia Natural; arriba, Doug Boyer en P. D. Gingerich *et al.* (2001) © American Association for Advancement of Science; inserto, © P. D. Gingerich, Universidad de Michigan. Museo de Paleontología; (c) © Bruce J. Mohn; arriba, © P. D. Gingerich y M. D. Uhen (1996). © Universidad de Michigan. Museo de Paleontología; inserto, Phillip Gingerich, Director, Universidad de Michigan. Museo de Paleontología; izquierda, © PeterTimmermans / Stone/ Getty Images. **17.14** (c) © JupiterImages Corporation. **17.16** USGS. **17.17** arriba, izquierda, © Martin Ly/ Photo Researchers, Inc.; derecha, © John Sibbick; (a-e) Según A.M. Ziegler, C.R. Scotese, y S.F. Barrett, "Mesozoicand Cenozoic Paleogeographic Maps," y J. Krohn y J. Sundermann (Eds.), *Tidal Frictions and the Earth's Rotation II*, Springer-Verlag, 1983. **Pág 274** © David A. Kring, NASA/ Univ. Arizona Space Imagery Center. **17.18** Lawrence Berkeley National Laboratory.

CAPÍTULO 18 **18.1** izquierda © Reuters NewMedia, Inc./ Corbis; derecha © Rollin Verlinde/ Vilda. **Pág 277** desde arriba, Alan Solem; Thomas Bates Smith; Peggy Greb/ USDA; © Jo Wilkins; © Foto de Marcel Lecoufle. **18.2** (a) **Pág 278** derecha, © Roderick Hulsbergen/ <http://www.photography.euweb.nl>; y todos los demás © JupiterImages Corporation. (b) Alan Solem. **18.3** © Photodisc/ Getty Images. **18.6** J. A. Bishop, L. M. Cook. **18.7** Cortesía de Hopi Hoekstra, Universidad de California, San Diego. **18.9** © Peter Chadwick/ Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **18.11** Thomas Bates Smith. **18.12** (a) Cortesía de Gerald Wilkinson; (b) Bruce Beehler. **18.13** (a, b) Según Ayala y otros; (c) © Michael Freeman/ Corbis. **18.14** (a, b) Adaptado de S. S. Rich, A. E. Bell, y S. P. Wilson, "Genetic drift in small populations of Tribolium," *Evolution* 33:579-584, Fig. 1, p. 580, 1979. Usado con autorización del editor; abajo, Peggy Greb/ USDA. **18.15** izquierda David Neal Parks; derecha W. Carter Johnson. **18.16** De Meyer, A., Repeating Patterns of Mimicry. *PLoS Biology* Vol. 4, No. 10, e341 doi:10.1371/journal.pbio.0040341. **Pág 290** © Alvin E. Staffan/ Photo Researchers, Inc. **18.18** Izquierda Cortesía de Dr. James French; derecha Cortesía de Joe Decruyenaere. **18.19** G. Ziesler/ ZEFA. **18.20** (a) © Graham Neden/ Corbis; (b) © Kevin Schafer/ Corbis; center, © Ron Blakey, Northern Arizona University; (c) © Rick Rosen/ Corbis SABA. **18.21** Poulli, Bill Sparklin/ Ashley Dayer; todos los demás,

© Jack Jeffrey Photography. **18.23** (a) © Ian Hutton; (b) Cortesía de Peter Richardson; (c) © Jo Wilkins. **18.24** Cortesía de Dr. Robert Mesibov. **18.25** © Foto de Marcel Lecouff e. **Pág 298** © Lanz von Horsten; Gallo Images/ Corbis.

CAPÍTULO 19 **19.1** (a, b) © Jack Jeffrey Fotografía; (c) Bill Sparklin/ Ashley Dayer. **Pág 301** desde arriba, Luc Viatour; © Taro Taylor, www.fl ickr.com/photos/tjt195; De “Embryonic staging system for the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*, a model organism for the mammalian order Chiroptera, based upon timed pregnancies in captive-bred animals” C.J. Cretekos *et al.*, *Developmental Dynamics* Volumen 233, Issue 3, julio, 2005, **Págs: 721–738**. Reimpreso con autorización de Wiley-Liss, Inc., Subsidiaria de John Wiley & Sons, Inc. **19.2** desde la izquierda, Joaquín Gaspar; Bogdan; Opiola Jerzy; Ravedave; Luc Viatour. **19.5** (a) © Taro Taylor, www.fl ickr.com; (b) © JupiterImages Corporation; (c) © Linda Bingham. **19.6** (a) © Lennart Nilsson/ Bonnierforlag AB; (b) Cortesía de Anna Bigas, IDIBELL-Institut de Recerca Oncologica, España; (c) De “Embryonic staging system for the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*, a model organism for the mammalian order Chiroptera, based upon timed pregnancies in captive-bred animals” C.J. Cretekos *et al.*, *Developmental Dynamics* Volumen 233, Publicación 3 de julio 2005, **Págs: 721–738**. Reimpreso con autorización de Wiley-Liss, Inc., una subsidiaria de John Wiley & Sons, Inc.; (d) Cortesía del Catedrático Dr. G. Elisabeth Pollerberg, Institut für Zoologie, Universität Heidelberg, Alemania; (e) USGS. **19.7** (a) Dr. Chip Clark; (b) arriba, Tait/ Sunnucks Peripatus Research; abajo, © Jennifer Grenier, Grace Boekhoff-Falk, y Sean Carroll, HMI, Universidad de Wisconsin-Madison; (c) arriba, Herve Chaumeton/ Agence Nature; abajo, © Jennifer Grenier, Grace Boekhoff-Falk, y Sean Carroll, HMI, Universidad de Wisconsin-Madison; (d) arriba, © Peter Skinner/ Photo Researchers, Inc.; abajo, Cortesía de Dr. Giovanni Levi. **19.10** © Jack Jeffrey Photography. **19.11** desde arriba, © Hans Reinhard/ Bruce Coleman, Inc.; © Phillip Colla Photography; © Ryy Wells/ Corbis; © Cousteau Society/ The Image Bank/ GettyImages; © Jack Jeffrey Photography. **19.12** tercera desde arriba, Bill Sparklin/ Ashley Dayer; todos los demás, © Jack Jeffrey Photography. **19.13** John Steiner/ Smithsonian Institution. **Pág 314** Bill Sparklin/ Ashley Dayer. **19.17** Cortesía de Irving Buchbinder, DPM, DABPS, CommUNIDADy Health Services, Hartford CT.

CAPÍTULO 20 **20.1** izquierda, © Peter Menzel/ Photo Researchers, Inc.; derecha, Cortesía de Agriculture Canada. **Pág 317** desde arriba, Lisa Starr; De Hanczyc, Fujikawa, y Szostak, Experimental Models of Primitive Cellular Compartments: Encapsulation, Growth, y Division; www.sciencemag.org *Science* 24 de octubre 2003; 302; 529, figura 2, **Pág 619**. Reimpreso con autorización de los autores y AAAS; © Chase Studios/ Photo Researchers, Inc.; Foto de Julio Betancourt/U.S. Geological Survey. **20.2** Jeff Hester y Paul Scowen, Arizona State University, y NASA. **20.3** (a) cuadro de William K. Hartmann. **20.5** (a) © Eiichi Kurasawa/ Photo Researchers, Inc.; (b) Cortesía de the University of Washington; (c) © Michael J. Russell, Scottish Universities Environmental Research Centre. **20.6** (a) Sidney W. Fox; (b) De Hanczyc, Fujikawa, y Szostak, Experimental Models of Primitive Cellular Compartments:

Encapsulation, Growth, and Division; www.sciencemag.org *Science*, 24 de octubre 2003; 302; 529, figura 2, **Pág 619**. Reimpreso con autorización de los autores y AAAS. **20.7** (a) Stanley M. Awramik; (b, c) © Universidad de California Museo de Paleontología; (d) © Chase Studios/ Photo Researchers, Inc.; (e) Cortesía de © Department of Industry and Resources, Western Australia. **20.8** (a, b) © Bruce Runnegar, Instituto de Astrobiología de la NASA; (c) © N.J. Butterfield, Universidad de Cambridge. **20.10** (a) © CNRI/ Photo Researchers, Inc.; (b) © Cortesía de Isao Inouye, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Tsukuba; (c) © Robert Trench, Catedrático Emérito, Universidad de British Columbia. **20.12** Foto de Julio Betancourt/ U.S. Geological Survey. **Pág 329** © Philippa Uwins/ The Universidad de Queensly.

Pág 331 UNIDAD IV © Layne Kennedy/ Corbis.

CAPÍTULO 21 **21.1** © Lowell Tindell; inserto, © NIBSC/ Photo Researchers, Inc. **Pág 333** desde arriba, Dr. Richard Feldmann/ National Cancer Institute; Lisa Starr; © SciMAT / Photo Researchers, Inc.; © Savannah River Ecology Laboratory; © CAMR, Barry Dowsett/ Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc. **21.2** (a) izquierda, según Stephen L. Wolfe; (c) Dr. Richard Feldmann/ National Cancer Institute; (d) © CAMR/ A. B. Dowsett/ SPL/ Photo Researchers, Inc.; (e) abajo, © Dr. Linda Stannard, UCT/SPL/ Photo Researchers, Inc.; arriba, © Russell Knightly/ Photo Researchers, Inc. **21.3** Kenneth M. Corbett. **21.4** © Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc. **21.5** © NIBSC/ Photo Researchers, Inc.; (a–e) Según Stephen Wolfe, *Molecular Biology of the Cell*, Wadsworth, 1993. **21.6** (a) Foto de Barry Fitzgerald, Cortesía de USDA; (b) Foto de Peggy Greb, Cortesía de USDA. **21.7** (a) © APHIS Foto de Dr. Al Jenny; (b) © Lily Echeverría/ Miami Herald; (abajo) PDB ID: 1QLX; Zahn, R., Liu, A., Luhrs, T., Riek, R., Von Schroetter, C., García, F. L., Billeter, M., Calzolari, L., Wider, G., Wuthrich, K.: NMR Solution Structure of the Human Prion Protein, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 97 pp. 145 (2000). **21.9** © CNRI/SPL/ Photo Researchers, Inc. **21.11** (a) © Dr. Dennis Kunkel / Visuals Unlimited. **21.12** P. W. Johnson y J. McN. Sieburth, Univ. Rhodelsly/ BPS. **21.13** (a) © Dr. Manfred Schloesser, Max Planck Institute for Marine Microbiology; (b) P. Hawtin, Universidad de Southampton/ SPL/ Photo Researchers, Inc.; (c) © Dr. Richard Frankel; (d) Cortesía de © Dr. Rolf Müller y Dr. Klaus Gerth. **21.14** (a) © SciMAT / Photo Researchers, Inc.; (b) Dr. Terry J. Beveridge, Departamento de Microbiología, Universidad de Guelph, Ontario, Canadá. **21.15** © Stem Jems/ Photo Researchers, Inc. **21.16** (a) © Dr. John Brackenbury/ Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc.; (b) Cortesía de Jack Jones, *Archives of Microbiology*, Vol. 136, 1983, pp. 254–261. Reimpreso con autorización de Springer-Verlag; (c) © Dr. W. Michaelis/ Universidad de Hamburgo. **21.17** (a) © Martin Miller/ Visuals Unlimited; (b) © Dr. Harald Huber, Dr. Michael Hohn, Prof. Dr. K.O. Stetter, Universidad de Regensburg, Alemania; (c) © Savannah River Ecology Laboratory; (d) © Alan L. Detrick, Science Source/ Photo Researchers, Inc. **21.18** © WHO, Pierre-Michel Viot, fotógrafo; inserto, © Sercomi/ Photo Researchers, Inc. **21.19** © Camr/ B. Dowsett/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **21.20** © Photodisc/ Getty Images.

CAPÍTULO 22 **22.1** izquierda, ilustración del Paludismo de Drew Berry, The Walter y Eliza

Hall Institute of Medical Research; derecha, AP Images. **Pág 351** desde arriba, D. P. Wilson/ Eric & David Hosking; © Dr. Dennis Kunkel/ Visuals Unlimited; © Frank Borges Llosa/ www.frankley.com; © Lewis Trusty/ Animals Animals; Cortesía de Microbial Culture Collection, National Institute for Environmental Studies, Japón; Cortesía de www.hiddenforest.co.nz. **22.2** (a) © Astrid Hanns-Frieder Michler/SPL/ Photo Researchers, Inc.; (b) © Dr. David Phillips/ Visuals Unlimited; (c) Museo de Ciencias de Minnesota; (d) D. P. Wilson/ Eric & David Hosking; (e) Steven C. Wilson/ Entheos. **22.4** (a, b) Dr. Stan Erlysen, Universidad de Minnesota; (c) © Dr. Dennis Kunkel/ Visuals Unlimited. **22.5** (a) Según Prescott *et al.*, *Microbiology*, tercera edición; (b) © Oliver Meckes/ Photo Researchers, Inc. **22.6** izquierda, P. L. Walne y J. H. Arnott, *Planta*, 77:325–354, 1967. **22.7** (a) Cortesía de Allen W. H. Bé y David A. Caron; (b) © Wim van Egmond. **22.8** © Ric Ergenb derecha/ Corbis. **22.9** Gary W. Grimes y Steven L'Hernault. **22.10** (a) Cortesía de James Everts; (b, c) Reproducido del dibujo de V. & M. Pearsey M. & R. Buchsbaum, *Living Invertebrates*, The Boxwood Press, 1987. Usado con autorización. **22.11** (a) © Dr. David Phillips/ Visuals Unlimited; (b) © Lexey Swall/ Staff del artículo, “Deep Trouble: Bad Blooms” 3 de octubre, 2003 de Eric Staats. **22.12** izquierda, © Frank Borges Llosa/ www.frankley.com; derecha, © Wim van Egmond/ Micropolitan Museum. **22.13** izquierda, © Sinclair Stammers/ Photo Researchers, Inc.; (b) derecha, © Londres School of Hygiene & Tropical Medicine/ Photo Researchers, Inc.; (c) derecha, © Moredum Animal Health, Ltd./ Photo Researchers, Inc.; (e) Microfotografía Steven L'Hernault. **22.14** Homero, fotografía de Gary Head. **22.15** (a) Greta Fryxell, Universidad de Texas, Austin; (b) © Wim van Egmond/ Visuals Unlimited. **22.16** derecha, © Lewis Trusty/ Animals Animals; izquierda, de T. Garrison, *Oceanography: An Invitation to Marine Science*, Brooks/ Cole, 1993. **22.17** © Garo/ Photo Researchers, Inc. **22.18** Heather Angel. **22.19** (a) © Susan Frankel, USDA-FS; (b) Dr. Pavel Svihra. **22.20** derecha, Cortesía del Catedrático Michel Cavalla. **22.21** (a) Cortesía del Catedrático Astrid Saugstad; (b) © Lawson Wood/ Corbis; (c) Acuario de la Bahía de Monterey. **22.22** (a) © Wim van Egmond; (b) Cortesía de Microbial Culture Collection, National Institute for Environmental Studies, Japón. **22.23** © PhotoDisc/ GettyImages. **22.24** © Wim van Egmond. **22.25** (a) © M.I Walker/ Photo Researchers, Inc.; (b) Edward S. Ross; (c) Cortesía de www.hiddenforest.co.nz. **22.26** (a–c) Carolina Biological Supply Company; (d) Cortesía de Robert R. Kay de R. R. Kay, *et al.*, *Development*, 1989 Suplemento, pp. 81–90; © The Company of Biologists Ltd., 1989. **Pág 366** Foto de James Gathany, Centers for Disease Control.

CAPÍTULO 23 **23.1** (a) © Karen Carr Studio/ www.karencarr.com; (b) © T. Kerasote/ Photo Researchers, Inc. **Pág 369** desde arriba, Cortesía de © Catedrático T. Mansfield; National Park Services, Paul Stehr-Green; © David C. Clegg/ Photo Researchers, Inc.; Photo de Scott Bauer/ USDA. **23.2** (b) Cortesía de © Christine Evers. **23.3** © Chris Arribaher Scotese, PALEOMAP Project. **23.4** (a) © Reimpreso con autorización de Elsevier; (b) Patricia G. Gensel. **23.5** (b) Según E.O. Dodson y P. Dodson, *Evolution: Process y Product*, 3a. Ed., p. 401, PWS. **23.6** (a) Michael Clayton/ Universidad de Wisconsin, Departamento de Botánica; (b) Cortesía de © Catedrático T. Mansfield. **23.7** (a) © YrewSyred/ Photo Researchers, Inc.; (b) © M.I. Walker/ Wellcome

Images. **23.8** (a) Cortesía de © Christine Evers; (b) Gary Head. **Pág 374** © Universidad de Wisconsin-Madison, Departamento de Biología, Anthoceros CD. **23.9** (a, b) © Wayne P. Armstrong, Catedrático de Biología y Botánica, Palomar College, San Marcos, California; (c) National Park Services, Martin Hutten; (d) National Park Services, Paul Stehr-Green. **23.10** arriba centro, © Jane Burton/ Bruce Coleman Ltd.; arte, Raychel Ciemma. **23.11** (a) © Fred Bavendam/ Peter Arnold, Inc.; (b) © John D. Cunningham/ Visuals Unlimited. **23.12** (a) © Ed Reschke/ Peter Arnold, Inc.; (b) © Gerald D. Carr; (c) © Colin Bates, www.coast-alimageworks.com; (d) Cortesía de © Christine Evers. **23.13** © A. & E. Bomford/ Ardea, Londres; arte, Raychel Ciemma. **23.14** (a) © S. Navie; (b) © David C. Clegg/ Photo Researchers, Inc.; (c) © Klein Hubert/ Peter Arnold, Inc. **23.15** derecha, © Paleo Direct.com. **23.16** Field Museum of Natural History, Chicago (Neg. #7500C); inserto, © Brian Parker/ Tom Stack & Associates. **Pág 379** © George J. Wilder/ Visuals Unlimited. **23.17** (a) Foto de Scott Bauer/ USDA; (b) Foto USDA; (c) © George Loun/ Visuals Unlimited; (d) Cortesía de Water Research Commission, Sudáfrica. **Ud 23.18** (a) © Dave Cavagnaro/Peter Arnold, Inc.; (b) © M. Fagg, Australian National Botanic Gardens; (c) © E. Webber/ Visuals Unlimited; (d) © Michael P. Gadomski/Photo Researchers, Inc.; (e) © Sinclair Stammers/Photo Researchers, Inc.; (f) Cortesía de © www.waysidegardens.com; (g) © Gerald & Buff Corsi/ Visuals Unlimited; (h) © Fletcher y Baylis/ Photo Researchers, Inc. **23.19** izquierda, Robert Potts, California Academy of Sciences; (a) Robert & Linda Mitchell Photography; (b) © R. J. Erwin/ Photo Researchers, Inc. **23.20** En el sentido de las manecillas del reloj, desde arriba, Ed Reschke; Runk & Schoenberger/ Grant Heilman, Inc.; Robert & Linda Mitchell Photography; Lee Casebere. **23.22** (a, b) Cortesía de © Christine Evers; (c) © Sanford/ Aglioli/Corbis; (d) Smithsonian Institution Departamento de Botánica, G.A. Cooper @ USDA-os Plants de NRCS; (e) © Darrell Gulin/ Corbis; (f) Foto suministrada por DLN/ con autorización de Dr. Daniell. Nickrent. **23.24** © Dan Fairbanks. **Pág 386** © William Campbell/ TimePix/ GettyImages. **23.26** © Clinton Webb.

CAPÍTULO 24 24.1 Cape Verde National Institute of Meteorology and Geophysics y the U.S. Geological Survey; inserto, © David M. Geiser, Penn State University. **Pág 389** desde arriba, Microfotografía Garry T. Cole, Universidad de Texas, Austin/ BPS; © Eye of Science/ Photo Researchers, Inc.; © Mark E. Gibson/ Visuals Unlimited; © Dr. P. Marazzi/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **24.2** (a) Foto de Scott Bauer/USDA; (b) Robert C. Simpson/ Nature Stock; (c) Microfotografía Garry T. Cole, Universidad de Texas, Austin/ BPS. **24.3** (a) Cortesía de Ken Nemuras; (b) CDC. **24.4** En el sentido de las manecillas del reloj desde arriba izquierda y derecha, Microfotografías Ed Reschke; abajo, © Microfotografía J. D. Cunningham/ Visuals Unlimited. **24.5** John Hodgins. **24.6** www.dpd.cdc.gov/dpdx. **24.7** © Dr. Mark Brundrett, The University of Western Australia. **24.9** (a) © Michael Wood/ mykob.com; arriba, © North Carolina State University, Departamento de Patología Vegetal; (b) © Bill Beatty/ Visuals Unlimited; (c) © age-fotostock/ SuperStock. **24.10** (a) © Dr. Dennis Kunkel/ Visuals Unlimited; (b) © Dennis Kunkel Microscopy, Inc. **24.11** N. Allin y G.L. Barron. **24.12** izquierda, Microfotografía Garry T. Colee Universidad de Texas, Austin/ BPS; derecha, © Eye of Science/ Photo Researchers,

Inc.; arte, según T. Rost, et al., *Botany*, Wiley 1979. **24.13** (a) Foto de Yue Jin/ USDA; (b) © Dr. J. O'Brien, USDA Forest Service; (c-e) Robert C. Simpson/ NatureStock; (f) © Chris Worden. **24.14** (a) Gary Head; (b) Mark Mattock/ Planet Earth Pictures; (c) © Mark E. Gibson/ Visuals Unlimited; (d) Según Raven, Evert, y Eichhorn, *Biology of Plants*, 4a. ed., Worth Publishers, Nueva York, 1986. **24.15** (a) © Gary Braasch; (b) F. B. Reeves. **24.16** (a) © Dr. P. Marazzi/ SPL/ Photo Researchers, Inc.; (b) © Eric Crichton/ Bruce Coleman, Inc.; (c) © Harry Regin. **Pág 400** Cortesía de D. G. Schmale III. **24.17** Según gráfica de www.pfc-forestry.ca

CAPÍTULO 25 25.1 (a) © K.S. Matz; (b) © Callum Roberts, Universidad de York. **Pág 403** desde arriba, Dr. Chip Clark; © Wim van Egmond/ Micropolitan Museum; CDC/ Harvard University, Dr. Gary Alpert; Herve Chaumeton/ Agence Nature. **25.5** (a, b) David Patterson, Cortesía de micro*scope/http://microscope.mbl.edu. **25.6** (a) © The Natural History Museum (Londres); (b) Dr. Chip Clark. **25.8** © Ana Signorovitch. **25.9** (a) © David Aubrey/ Corbis; (b) © Don W. Fawcett/ Visuals Unlimited; (c) Marty Snyderman/ Planet Earth Pictures; (d) Bruce Hall. **23.10** Según Eugene Kozloff. **25.13** Arte según T. Storer, et al., *General Zoology*, Sexta edición; derecha, © Wim van Egmond/ Micropolitan Museum. **25.14** (a, b) Kim Taylor/ Bruce Coleman, Ltd.; (c) © Bryon D. Cole/ Corbis; (d) © Jeffrey L. Rotman/ Corbis; (e) Cortesía de Dr. William H. Hamner; (f) © A.N.T./ Photo Researchers, Inc. **25.16** (f) © James Marshall/ Corbis. **25.17** derecha, © Yrew Syred/ SPL/Photo Researchers, Inc. **25.18** (a) J. Soliday/ BPS; Centro arte adaptado de Rasmussen, "Ophelia", Vol. 11, en Eugene Kozloff, *Invertebrates*, 1990; (b) Jon Kenfield/ Bruce Coleman Ltd. **25.19** J.A.L. Cooke/ Oxford Scientific Films. **25.20** izquierda arte de Solomon, 8a edición, p. 624, figura 29-4; derecha, Cortesía de © Christine Evers. **25.21** (a) © Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc. **Pág 416** Danielle C. Zacherl con John McNulty. **25.22** (a) Jeff Foot/ Tom Stack & Associates; (b) © B. Borrell Casals/ Frank Lane Picture Agency/ Corbis; (c) Frank Park/ ANTPhoto Library; (d) © Dave Fleetham/ Tom Stack & Associates. **25.24** (a) © Joe McDonald/Corbis; (b) Cortesía de © Christine Evers; (c) Alex Kirstitch. **25.26** (a) Ilustraciones de Zdenek Burian, © Jeri Hochman y Martin Hochman; (b) Alex Kirstitch; (c) Bob Cranston; (e) J. Grossauer/ ZEFA. **25.27** (b) © Wim van Egmond/ Micropolitan Museum. **25.28** (a) © Frank Romano, Jacksonville State University; (b) © Dr. Dennis Kunkel/ Visuals Unlimited. **25.29** Abajo, Microfotografía, J. Sulston, MRC Laboratorio de Biología Molecular. **25.30** (a) © L. Jensen/Visuals Unlimited; (b) © Sinclair Stammers/SPL/ Photo Researchers, Inc.; (c) Cortesía de © Emily Howard Staub y The Carter Center. **25.31** (a) Jane Burton/ Bruce Coleman, Ltd.; (b) NOAA; (c) Cortesía de © Christine Evers; (d) Foto de Peggy Greb/ USDA. **25.32** (a) © Angelo Giampiccolo/ FPG / Getty Images; (b) © Frans Lemmens/ The Image Bank/ Getty Images; (c) © Joe Warfel/ Eight-Eye Photography; (d) © D. Suzio/ Photo Researchers, Inc.; (e) © Eye of Science/ Photo Researchers, Inc.; (f) © Yrew Syred/ Photo Researchers, Inc. **25.33** Reproducido a partir de *Living Invertebrates*, V. & J. Pearse/M. & R. Buchsbaum, The Boxwood Press, 1987. Usado con autorización. **25.34** (a) Cortesía de © Christine Evers; (b) © David

Tipling/Photographer's Choice/ Getty Images; (c) Herve Chaumeton/ Agence Nature; (d) © Peter Parks/Imagequestmarine.com. **25.35** Según D.H. Milne, *Marine Life y the Sea*, Wadsworth, 1995. **25.37** (a) Steve Martin/ Tom Stack & Associates; (b) © Michael & Patricia Fogden/ Corbis. **25.38** CDC/Piotr Naskrecki. **25.41** (a) Cortesía de © Christine Evers; (b, c, i) Edward Ross; (d) © Alvin E. Staffan/ Photo Researchers, Inc.; (e) Joseph L. Spencer; (f) John Alcock, Arizona State University; (g) © D. A. Rintoul; (h) Foto de Scott Bauer/ USDA; (j) © Mark Moffett/ Minden Pictures; (k) CDC/ Harvard University, Dr. Gary Alpert; (l) Cortesía de Karen Swain, North Carolina Museum of Natural Sciences. **25.42** (a, c derecha) Herve Chaumeton/ Agence Nature; (c) Jane Burton/Bruce Coleman, Ltd. **25.43** (a) © George Perina, www.seapix.com; (b) © Fred Bavendam/ Minden Pictures; (c) Jan Haaga, Kodiak Lab, AFSC/NMFS. **Pág 430** Walter Deas/ Seaphot Limited/Planet Earth Pictures. **25.44** Jane Burton/ Bruce Coleman, Ltd.

CAPÍTULO 26 26.1 (a) P. Morris/ Ardea Londres; (b) © Karen Carr Studio/ www.karencarr.com. **Pág 433** desde arriba, Peter Parks/ Oxford Scientific Films/ Animals Animals; Cortesía de John McNamara, www.paleodirect.com; © Bill M. Campbell, MD; Z. Leszczynski/ Animals Animals; Jean Paul Tibbles. **26.2** Runk & Schoenberger / Grant Heilman, Inc. **26.3** (a, c) Reproducido de *Living Invertebrates*, V. & J. Pearse y M. & R. Buchsbaum. The Boxwood Press, 1987. Usado con autorización; (b) Peter Parks/Oxford Scientific Films/ Animals Animals; (d) © California Academy of Sciences. **26.4** © Bryon D. Cole/ Corbis. **26.5** izquierda, Foto de Lisa Starr; derecha, Cortesía de John McNamara, www.paleodirect.com. **26.6** Adaptado de A.S. Romer y T.S. Parsons, *The Vertebrate Body*, Sexta edición, Saunders, 1986. **26.7** Heather Angel. **26.8** (a) © Gido Braase/ Deep Blue Productions; (b) © Jonathan Bird/ Oceanic Research Group, Inc.; (c) © Ron & Valerie Taylor/ Bruce Coleman, Inc. **26.9** (a) de E. Solomon, L. Berg, y D.W. Martin, *Biology*, Séptima edición, Thomson Brooks/Cole; (b) Robert & Linda Mitchell Photography; (c) © Ivor Fulcher/ Corbis; (d) Patrice Ceisel/ © 1986 Acuario John G. Shedd. **26.10** © Wernher Krutein/ photovault.com. **26.11** © Norbert Wu/ Peter Arnold, Inc. **26.12** (a-c) © P. E. Ahlberg; (d) © Alfred Kamajian. **26.13** (a) © Bill M. Campbell, MD; (b) Juan M. Renjifo/ Animals Animals. **26.14** (a) © Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc.; (b) © David M. Dennis/Tom Stack & Associates, Inc. **26.15** (a) Pieter Johnson; (b) Stanley Sessions/ Hartwick College. **26.16** (a) Donna Braginetz/ Quail Studios Paleo Graphics; (b) Z. Leszczynski/ Animals Animals. **26.17** © Karen Carr Studio/www.karencarr.com. **Pág 443** © Julian Baum/SPL/ Photo Researchers, Inc. **Pág 444** © S. Blair Hedges, Pennsylvania State University. **26.19** (a) © Kevin Schafer/ Corbis; (c) © Joe McDonald/Corbis; (d) © David A. Northcott/ Corbis; (e) © Pete & Judy Morrin/ Ardea Londres; (f) © Stephen Dalton/ Photo Researchers, Inc.; (g) Kevin Schafer/ Tom Stack & Associates. **26.20** (a, c) © James Reece, Nature Focus, Museo Australiano; (b) R. Llewellyn/ SuperStock, Inc.; (d) © Doug Wechsler/ VIREO. **26.22** (a) © Gerard Lacz/ ANTPhoto.com.au; (b) © Kevin Schafer/ Corbis. **26.23** (a) Syry Roessler/ FPG / Getty Images; (b) Según M. Weiss y A. Mann, *Human Biology y Behavior*, 5a. edición, Harper Collins, 1990. **26.25**, **26.26** cuadro © Ely Kish. **26.27** (a) D. & V. Blagden/ ANT Photo Library; (b)

© Nigel J. Dennis/ Gallo Images/ Corbis;
(c) © Tom Ulrich/ Visuals Unlimited. **26.28**
© Jean PhillippeVarin/ Jacana/ Photo
Researchers, Inc. **26.29** (a) © Corbis Images/
Picture Quest; (b) Mike Jagoe/ Talune Wildlife
Park, Tasmania, Australia; (c) Jack Dermid. **26.30**
(b) © Mike Johnson. Todos los derechos reser-
vados. www.earthwindow.com; (c) © Marine
Themes Stock Photo Library; (d) © Douglas
Faulkner/ Photo Researchers, Inc.; (e) © David
Parker/ SPL/ Photo Researchers, Inc.; (f) Bryan
y Cherry Alexey Photography; (g) © Stephen
Dalton/ Photo Researchers, Inc.; (h) © Merlin D.
Tuttle/ Bat Conservation International; (i) Alan
y Syy Carey. **26.31** (a) Larry Burrows/ Aspect
Photolibrary; (c) © Zoológico de Dallas, Robert
Cabello; (d) Allen Gathman, Departamento de
Biología, Southeast Missouri State University;
(e) Bone Clones®, www.boneclones.com; (f)
Gary Head. **26.33** (a) © Rod Williams/ www.bcusa.com. **26.34** (a) © MPFT/ CorbisSygma;
(b-e) © Pascal Goetgheluck/ Photo Researchers,
Inc. **26.35** (a) Dr. Donald Johanson, Institute of
Human Origins; (b) Kenneth Garrett/ Colección
de imágenes del National Geographic; (c) Louise
M. Robbins; (d) Kenneth Garrett/ Colección
de imágenes del National Geographic. **26.36**
Jean Paul Tibbles. **26.37** © John Reader/
Photo Researchers, Inc. **26.38** (a) © Pascal
Goetgheluck/ Photo Researchers, Inc.; (b, c)
© Peter Brown. **26.40** © Chris Arribaher Scotese,
PALEOMAP Project. **Pág 458** P. Morris/ Ardea
Londres.

CAPÍTULO 27 **27.1** izquierda, Star Tribune/
Minneapolis-St. Paul; derecha, © VVG/
SciencePhoto Library/ Photo Researchers,
Inc. **Pág 461** desde arriba, © CNRI/ SPL/
Photo Researchers, Inc.; © Erwin & Peggy
Bauer/ www.bcusa.com; G. J. McKenzie
(MGS). **27.2**, derecha desde arriba, Cortesía
de Charles Lewallen; Dartmouth Electron
Microscope Facility; Foto cortesía del Prof.
Alison Roberts, Universidad de Rhode Isl. **27.3**
izquierda, Arte de Lisa Starr empleando © 2000
PhotoDisc, Inc.; derecha, superior, © CNRI/
SPL/ Photo Researchers, Inc.; inferior, Dr.
Robert Wagner/ Universidad de Delaware,
www.udel.edu/Biology/Wags. **27.4** izquierda
© Montana Pritchard/ Getty Images Sport;
derecha, © Darrell Gulin/ The Image Bank/
Getty Images. **27.5** (a) Cortesía de la National
Park Service, www.nps.gov; (b) © Cory Gray;
(c) Heather Angel; (d) © Biophoto Associates/
Photo Researchers, Inc. **27.6** (a) © Geoff
Tompkinson/ SPL/ Photo Researchers, Inc.; (b)
© Erwin & Peggy Bauer/ www.bcusa.com. **27.8**
derecha, © VVG/ Science Photo Library/Photo
Researchers, Inc. **27.9** derecha, © Niall Benvie/
Corbis. **27.10** izquierda, © Kennan Ward/
Corbis; derecha, G. J. McKenzie (MGS). **27.11**
Frank B. Salisbury. **Pág 471** superior derecha,
Cortesía de © Christine Evers. **27.13** Cortesía de
Dr. Kathleen K. Sulik, Bowles Center for Alcohol
Studies, the University of North Carolina at
Chapel Hill. **27.14** © John DaSai, MD/ Custom
Medical Stock Photo.

Pág 473 UNIDAD V © Jim Christensen, Fine Art
Digital Photographic Images.

CAPÍTULO 28 **28.1** izquierda © Michael
Westmorely/ Corbis; derecha © Reuters/
Corbis. **Pág 475** desde arriba, © Darrell Gulin/
Corbis; Cortesía de Dr. Thomas L. Rost;
© Biodisc/ Visuals Unlimited; © David
W. Stahle, Departamento de Geociencias,
Universidad de Arkansas; © iStockphoto.com/
mjutabor. **28.3** (a) desde la izquierda,
© Bruce Iverson; © Ernest Manewal/ Index

Stock Imagery; Cortesía de Dr. Thomas L. Rost;
© Franz Holthuysen, Making the invisible vis-
ible, Electron Microscopist, Phillips Research; (b)
desde la izquierda, Mike Clayton/ Universidad
de Wisconsin Departamento de Botánica;
© Darrell Gulin/ Corbis; Gary Head; Cortesía
de Janet Wilmhurst, Lycare Research, New
Zealy. **28.5** © Donald L. Rubbelke/ Lakely
Community College. **28.7** (a) © Dr. Dale M.
Benham, Nebraska Wesleyan University; (b)
D. E. Akin y I. L. Risgde, Richard B. Russel
Agricultural Research Center, Agricultural
Research Service, U.S. Dept. Agriculture, Atenas,
GA; (c) Kingsley R. Stern. **28.8** © YrewSyred/
Photo Researchers, Inc. **28.9** George S.
Ellmore. **28.10** (d) arriba, © M. I. Walker/ Photo
Researchers, Inc.; abajo, Gary Head. **28.11** (a)
centro, Ray F. Evert; derecha, James W. Perry;
(b) centro, Carolina Biological Supply Company;
derecha, James W. Perry. **28.12** (c), (d) izquierda,
Benjamin de Bivort; (d) centro, Miguel Bugallo;
derecha, Sigman. **28.13** © Kenneth Bart. **28.14**
(a) © N. Cattlin/ Photo Researchers, Inc.; (c)
C. E. Jeffree, *et al.*, *Planta*, 172(1):20-37, 1987.
Reimpreso con autorización de C. E. Jeffree y
Springer-Verlag; (d) © Jeremy Burgess/ SPL/
Photo Researchers, Inc. **28.15** (a) Cortesía de
Dr. Thomas L. Rost; (b) Gary Head. **28.16** (a)
izquierda, © Biodisc/ Visuals Unlimited; dere-
cha, según Salisbury y Ross, *Plant Physiology*,
cuarta edición, Wadsworth; (b) arriba, © Brad
Mogen/ Visuals Unlimited; abajo, © Dr. John
D. Cunningham/ Visuals Unlimited. **28.17** (a)
© Brad Mogen/ Visuals Unlimited; (b) © Dr.
John D. Cunningham/ Visuals Unlimited; (c)
Michael Clayton/ Universidad de Wisconsin,
Departamento de Botánica. **28.20** (b) © Peter
Gasson, Royal Botanic Gardens, Kew. **28.21**
(a) © Peter Ryan/ SPL/ Photo Researchers,
Inc.; (b) © Jon Pilcher; (c) © George Bernard/
SPL/ Photo Researchers, Inc. **28.22** (a) NOAA;
(b) © David W. Stahle, Departamento de
Geociencias, Universidad de Arkansas. **28.23** (a)
Michael Clayton/ Universidad de Wisconsin,
Departamento de Botánica; (b) © Dinodia Photo
Library/ Botánica/ Jupiter Images; (c) © iStock-
photo.com/ mjutabor; (d) © Eric Sueyoshi/
Audrey Magazine; (e) © Chase Studio/Photo
Researchers, Inc.; (f) © Chris Helliier/ Corbis.
Pág 490 © Darrel Plowes. **Pág 491** Critical
Thinking, #1, izquierda, Edward S. Ross; dere-
cha, © Ian Young, www.srgc.org.uk; #3, izqui-
erda, Edward S. Ross; derecha, Cortesía de Jeff
Hutchison, Universidad de Florida Center for
Aquatic and Invasive Plants.

CAPÍTULO 29 **29.1** (a) © OPSEC Número de
control 4 077-A-4; (b) © Billy Wrobel, 2004.
Pág 493 desde arriba, foto cortesía de
Stephanie G. Harvey, Georgia Southwestern
State University; © Wally Eberhart/
Visuals Unlimited; © Jeremy Burgess/
SPL/ Photo Researchers, Inc.; © J.C. Revy/
ISM/ Phototake. **Pág 494** © Jupiter Images
Corporation. **29.2** William Ferguson. **29.3**
Foto cortesía de Stephanie G. Harvey, Georgia
Southwestern State University. **29.4** (a) Cortesía
de Mark Holly, Salisbury University; (b) Foto
cortesía de Iowa State University Plant and
Insect Diagnostic Clinic; (c) © Wally Eberhart/
Visuals Unlimited; (d) Mark E. Dudley y Sharon
R. Long; (e) NiFTAL Project, Univ. of Hawaii,
Maui. **29.5** arriba, Microfotografía Chuck
Brown. **29.6** (a) Alison W. Roberts, Universidad
de Rhode Isl.; (b, c) H.A. Core, W. A. Cote, y A.
C. Day, *Wood Structure and Identification*, 2a. Ed.,
Syracuse University Press, 1979. **29.7** izquierda,
The Ohio Historical Society, Natural History
Collections. **29.8** (a) Microfotografía de Ken
Wagner/ Visuals Unlimited, mejoramiento por

computadora de Lisa Starr; (b-e) Cortesía de E.
Raveh. **29.9** izquierda Don Hopey/ *Pittsburgh
Post-Gazette*, 2002, todos los derechos reservados.
Reimpreso con autorización; derecha, © Jeremy
Burgess/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **29.10** (a)
© James D. Mauseth, MCDB; (b) © J.C. Revy/
ISM/ Phototake. **29.11** Martin Zimmerman,
Science, 1961, 133:73-79, © AAAS. **Pág 504**
Foto de Keith Weller, ARS, Cortesía de
USDA.

CAPÍTULO 30 **30.1** (a) © Alan McConnaughey,
www.fl.ickr.com/photos/engrman; (b)
Cortesía de James H. Cane, USDA-ARS Bee
Biology and Systematics Lab, Utah State
University, Logan, UT. **Pág 507** desde arriba,
© Robert Essel NYC/Corbis; Dartmouth
Electron Microscope Facility Foto de Stephen
Ausmus, USDA, ARS; Foto de Peggy Greb,
USDA, ARS. **30.2** (a) © Robert Essel NYC/
Corbis. **30.4** (a) Ravedave; (b) Cortesía de Joe
Decruyenaere; (c) Joaquim Gaspar; (d) Harlo H.
Hadow; (e) © Jay F. Petersen. **30.5** (a) Foto de
Jack Dykinga, USDA, ARS; (b, c) Thomas Eisner,
Cornell University. **30.6** izquierda John Alcock/
Arizona State University; derecha Merlin D.
Tuttle, Bat Conservation International. **30.7**
(a) © David Goodin; (b) John Alcock, Arizona
State University. **30.9** (a) Dartmouth Electron
Microscope Facility; (b) © Susumu Nishinaga/
Photo Researchers, Inc. **30.10** (a) izquierda,
© Michael Clayton, Universidad de Wisconsin;
arriba derecha, Raychel Ciemma; abajo derecha,
© Michael Clayton, Universidad de Wisconsin;
(b) Dr. Charles Good, Ohio State University,
Lima; (c, d) Michael Clayton, Universidad de
Wisconsin. **30.12** (a) © T. M. Jones; (b) R. Carr;
(c) © Jupiter Images Corporation; (d) © Robert
H. Mohlenbrock © Base de datos de Plantas
de USDA-NRCS; (e) © Trudi Davidoff, www.WinterSown.org; (f) © iStockphoto.com/
Gregory Frieden. **30.13** (a) Richard H. Gross;
(b) © Yrew Syred/ SPL/ Photo Researchers,
Inc.; (c) Foto de Stephen Ausmus, USDA,
ARS. **30.14** © Darrell Gulin/ Corbis. **30.15** (a)
© Richard Uhlhorn Photography; (b, c) Foto
de Peggy Greb, USDA, ARS. **Pág 520** arriba,
Cortesía de Caroline Ford, School of Plant
Sciences, Universidad de Reading, UK; abajo
© James L. Amos/ Corbis. **30.16** Gary
Head. **30.17** © Steven D. Johnson. **Pág 521**
Critical Thinking #1, Edward S. Ross.

CAPÍTULO 31 **31.1** Michael A. Keller /
FPG/Getty Images. **Pág 523** desde arriba,
Herve Chaumeton/ Agence Nature; © Yrei
Sourakov y Consuelo M. De Moraes; © Cathlyn
Melloan/ Stone/ Getty Images. **31.2** © Dr.
John D. Cunningham/ Visuals Unlimited. **31.3**
izquierda Barry L. Runk / Grant Heilman, Inc.;
derecha © James D. Mauseth, MCDB. **31.4** Herve
Chaumeton/ Agence Nature. **31.5** © Sylvan
H. Wittwer/ Visuals Unlimited. **31.6** izquierda
© mepr; derecha © Robert Lyons/ Visuals
Unlimited. **31.9** (a) Cortesía de Dr. Consuelo M.
De Moraes; (b-d) © Yrei Sourakov y Consuelo
M. De Moraes. **31.10** (a) Michael Clayton,
Universidad de Wisconsin, Departamento de
Botánica; (b, c) © Muday, G. K. y P. Haworth
(1994) "Tomato rootgrowth, gravitropism, y lat-
eral development: Correlations with auxin trans-
port." *Plant Physiology y Biochemistry* 32, 193-203,
con autorización de Elsevier Science. **31.11**
Microfotografías Cortesía de Ryy Moore de
"How Roots Respond to Gravity," M. L. Evans,
R. Moore, y K. Hasenstein, *Scientific American*,
diciembre de 1986. **31.12** Foto © Cathlyn
Melloan/Stone/ Getty Images. **31.13** Gary
Head. **31.14** Cary Mitchell. **31.17**, **31.18** (a)
© Clay Perry/Corbis; (b) © Eric Chrichton/

Corbis. **31.19** Eric Welzel/ Fox Hill Nursery, Freeport, Maine. **31.20** izquierda © Roger Wilmsmurst; Frank Lane Picture Agency/ Corbis; derecha © Adrian Chalkley. **31.21** Larry D. Nooden.

Pág 537 UNIDAD VI, © Kevin Schafer.

CAPÍTULO 32 **32.1** © Bryce Richter/ Cortesía de Universidad de Wisconsin-Madison. **Pág 539** segundo desde arriba, Ed Reschke; abajo, © Gregory Dimijian/ Photo Researchers, Inc. **32.4** desde arriba, © Ray Simmons/ Photo Researchers, Inc.; Ed Reschke/ Peter Arnold, Inc.; © Don W. Fawcett. **32.5** (a) © John Cunningham/ Visuals Unlimited; (b, c) Ed Reschke (d) © Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc.; (e) © Michael Abbey/ Photo Researchers, Inc.; (f) © Universidad de Cincinnati, Raymond Walters College, Biology. **32.6** Gary Head. **32.7** © Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc. **32.8** arriba, © Tony McConnell/ Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc.; (a, b) Ed Reschke; (c) © Biophoto Associates/ Photo Researchers, Inc. **32.9** © Triarch/ Visuals Unlimited. **32.10** Kim Taylor/ Bruce Coleman, Ltd. **32.13** (b) © John D. Cunningham/ Visuals Unlimited. **32.14** izquierda, © Gregory Dimijian/ Photo Researchers, Inc; derecha, adaptado de C.P. Hickman, Jr., L.S. Roberts, y A. Larson, *Integrated Principles of Zoology*, Novena edición, W. C. Brown, 1999. **32.15** Cortesía de © Organogenesis, Inc., www.organo.com. **Pág 550** © Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc.

CAPÍTULO 33 **33.1** arriba izquierda, © EMPICS; derecha, © Manni Mason's Pictures; abajo, © Jamie Baker/Taxi/ Getty Images. **Pág 553** segundo desde arriba, Microfotografía Manfred Kage/ Peter Arnold, Inc; abajo, Marcus Raichle, Washington Univ. School of Medicine. **33.2** (a) Cortesía de Dr. William J. Tietjen, Bellarmine University. **33.5** Microfotografía Manfred Kage/ Peter Arnold, Inc. **33.11** izquierda, Microfotografía de Don Fawcett, Bloom y Fawcett, 11a. edición, según J. Desaki y Y. Uehara/ Photo Researchers, Inc. **33.13** (a) APImages; (b, c) De Neuro Via Clinical Research Program, Minneapolis VA Medical Center. **33.14** escaneos PET de E. D. Londres, et al., *Archives of General Psychiatry*, 47:567-574, 1990. **33.17** derecha, Washington University/ www.thalamus.wustl.edu. **33.20** (a) derecha, © Colin Chumbley/ Science Source/ Photo Researchers, Inc.; (b) C. Yokochi J. Rohen, *Photographic Anatomy of the Human Body*, 2a. Ed., Igaku-Shoin, Ltd., 1979. **33.22** (a) según Penfield y Rasmussen, *The Cerebral Cortex of Man*, © 1950 Macmillan Library Reference. Renovado 1978 por Theodore Rasmussen; (b) © Colin Chumbley/ Science Source/ Photo Researchers, Inc. **33.23** Marcus Raichle, Washington Univ. School of Medicine. **33.28** © Nancy Kederasha/ UCLA/ Photo Researchers, Inc. **Pág 574** © Cordelia Molloy/ Photo Researchers, Inc.

CAPÍTULO 34 **34.1** AP Images. **Pág 577** arriba, Merlin D. Tuttle, Bat Conservation International; segunda desde abajo, Microfotografía de Dr. Thomas R. van De Water, Universidad de Miami Ear Institute; abajo, © Lennart Nilsson/ Bonnierforlagen AB. **34.2** (a) Merlin D. Tuttle, Bat Conservation International; (b) Eric A. Newman. **34.3** Thomas Eisner, Cornell University. **34.4** (a) © David Turnley/ Corbis. **34.5** izquierda, según Penfield y Rasmussen, *The Cerebral Cortex of Man*, © 1950 Macmillan Library Reference. Renovado 1978 por Theodore Rasmussen; derecha, © Colin

Chumbley/ Science Source/ Photo Researchers, Inc. **Pág 583** © AFP Photo/ Timothy A. Clary/ Corbis. **34.12** (a) © Fabian/ Corbis Sygma; (d) MedtronicXomed; (e) Microfotografía de Dr. Thomas R. Van De Water, Universidad de Miami Ear Institute. **34.13** Robert E. Preston, Cortesía de Joseph E. Hawkins, Kresge Hearing Research Institute, University of Michigan Medical School. **34.14** Foto, E. R. Degginger; arte según M. Gardiner, *The Biology of Vertebrates*, McGraw-Hill, 1972. **34.15** Chris Newbert. **34.16** Chase Swift. **34.19** © BoVeisly/ Photo Researchers, Inc. **34.20** (a) © Will & Deni McIntyre/ Photo Researchers, Inc.; (b) © Ophthalmoscopic image de Webvision <http://webvision.med.utah.edu>. **34.21** www.2gasou.edu/psychology/courses/muchinsky y www.occpita.cfa.cmu.edu. **34.22** arriba, © Lennart Nilsson/ Bonnierforlagen AB. **34.23** Según S. Kuffler y J. Nicholls, *Desde Neuron to Brain*, Sinauer, 1977. **34.26** National Eye Institute, U.S. National Institute of Health. **Pág 594** © Phillip Colla, OceanLight.com. Todos los Derechos Reservados a nivel mundial.

CAPÍTULO 35 **35.1** izquierda, © David Ryan/ SuperStock; derecha, © Catherine Ledner. **Pág 597** segundo desde arriba, Cortesía de G. Baumann, MD, Northwestern University; Gary Head; Herve Chaumeton/ Agence Nature. **35.7** (a) Cortesía de Dr. Erica Eugster; (b) Cortesía de Dr. William H. Daughaday, Washington University School of Medicine, de A. I. Mendelhoff y D. E. Smith, eds., *American Journal of Medicine*, 1956, 20:133; (c) Cortesía de G. Baumann, MD, Northwestern University. **35.9** Gary Head. **35.10** (a) © Scott Camazine/ Photo Researchers, Inc.; (b) © Biophoto Associates/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **35.11** The Stover Group/ D. J. Fort. **35.13** izquierda, Ralph Pleasant / FPG / Getty Images; derecha, © Yoav Levy/ Phototake. **35.15** © Mitch Reardon/ Photo Researchers, Inc. **35.18** Herve Chaumeton/ Agence Nature. **35.19** (c) © Kevin Fleming/ Corbis. **Pág 614** © David Aubrey/ Corbis.

CAPÍTULO 36 **36.1** izquierda, Michael Neveux; derecha, Ed Reschke. **36.2** (a) Raychel Ciemma; (b) Linda Pitkin/ Planet Earth Pictures. **36.4** © Stephen Dalton/ Photo Researchers, Inc. **36.6** Herve Chaumeton/ Agence Nature. **36.8** Izquierda, Yokochi J. Rohen, *Photographic Anatomy of the Human Body*, 2a. Ed., Igaku-Shoin, Ltd., 1979. **36.9** (a, b) arte, Joel Ito; derecha, Microfotografía Ed Reschke. **36.10** K. Kasnot. **36.11** Catedrático P. Motta/ Departamento de Anatomía/ La Sapienza, Roma/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **36.12** (a) Raychel Ciemma. **36.13** © Jupiter Images Corporation. **36.14** N.H.P.A./ ANT Photolibrary. **36.15** Robert Demerest. **36.16** Raychel Ciemma. **36.17** (a) abajo, Dance Theatre of Harlem, de Frank Capri; (b, c) © Don Fawcett/ Visuals Unlimited, de D. W. Fawcett, *The Cell*, Philadelphia; W. B. Saunders Co., 1966. **36.24** Imágenes Cortesía del Departamento de Patología, Universidad de Melbourne. **36.25** Cuadro de Sir Charles Bell, 1809, Cortesía de Royal College of Surgeons, Edinburgo. **Pág 634** © Steve Cole/PhotoDisc Green/ Getty Images. **36.26** Cortesía de la familia de Tiffany Manning.

CAPÍTULO 37 **37.1** (a) Cortesía de la familia de Matt Nadar; (b) Cortesía de ZOLL Medical Corporation. **Pág 637** segundo desde arriba, © National Cancer Institute/ Photo Researchers, Inc.; cuarta desde arriba, © Lennart Nilsson/ Bonnierforlagen AB. **37.2** (a) izquierda, © Darlyne A. Murawski / Getty Images; (b)

izquierda, © Cabisco/Visuals Unlimited. **37.3** (d) Según Labarbera y S. Vogel, *American Scientist*, 1982, 70:54-60. **37.4** derecha, © National Cancer Institute/ Photo Researchers, Inc. **37.5** Según *Bloodline Image Atlas*, Universidad de Nebraska-Omaha, y Sherri Wicks, *Human Physiology y Anatomy*, Web Education System de la Universidad de Wisconsin, y otros. **37.6** © Poto, Catedrático P. Motta/Departamento de Anatomía/ Universidad La Sapienza, Roma/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **37.7** Lester V. Bergman & Associates, Inc. **37.9** (a, b) Según G. J. Tortora y N. Anagnostakos, *Principles of Anatomy y Physiology*, 6a. ed. © 1990 de Biological Sciences Textbooks, Inc., A&P Textbooks, Inc., y Ellia-Sparta, Inc. Reimpreso con autorización de John Wiley & Sons, Inc. **37.13** (c) C. Yokochi y J. Rohen, *Photographic Anatomy of the Human Body*, 2a. Ed., Igaku-Shoin, Ltd., 1979. **37.20** izquierda, © Sheila Terry/ SPL/ Photo Researchers, Inc.; derecha, Cortesía de Oregon Scientific, Inc. **37.21** izquierda, © Lennart Nilsson/ Bonnierforlagen AB. **37.22** (a) izquierda, Lisa Starr, usando © Photodisc/ Getty Images Photography; derecha, © Dr. John D. Cunningham/ Visuals Unlimited. **37.23** (a) Ed Reschke; (b) © Biophoto Associates/ Photo Researchers, Inc. **37.24** © Lester V. Bergman/ Corbis. **Pág 656** © Faye Norman/ Photo Researchers, Inc.

CAPÍTULO 38 **38.1** izquierda, en memoria de Frankie McCullough; derecha, National Cancer Institute; inserto, CDC. **Pág 659** segundo desde arriba, © Dr. Richard Kessel y Dr. Ryy Kardon/ Tissues & Organs/ Visuals Unlimited; tercero desde arriba, © NSIBC/ SPL/ Photo Researchers, Inc; abajo, James Hicks, CDC. **38.2** © Dr. Richard Kessely Dr. Ryy Kardon/ Tissues & Organs/Visuals Unlimited. **38.3** Según *Bloodline Image Atlas*, Universidad de Nebraska-Omaha, y Sherri Wicks, *Human Physiology and Anatomy*, Web Education System de la Universidad de Wisconsin, y otros. **38.4** (a) © David Scharf, 1999. Todos los derechos reservados; (b) © Kwangshin Kim/ Photo Researchers, Inc.; (c) © Juergen Berger/ Photo Researchers, Inc. **38.5** © John D. Cunningham/ Visuals Unlimited. **38.6** www.zahnarzt-stuttgart.com. **38.7** (d) abajo, Robert R. Dourmashkin, Cortesía de Clinical Research Centre, Harrow, Engly. **38.8** abajo, © NSIBC/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **38.9** (a) © Biology Media/ Photo Researchers, Inc. **38.18** (b) © Dr. A. Liepins/ SPL/Photo Researchers, Inc. **38.19** (a) © Kent Wood/Photo Researchers, Inc.; (b) David Scharf/ Peter Arnold, Inc.; (c) Hayley Witherell. **38.20** izquierda, James Hicks, CDC; derecha, © Eye of Science/ Photo Researchers, Inc. **38.21** © Greg Ruffing. **38.22** (a) © NIBSC/ Photo Researchers, Inc.; (b) © Peter Turnley/ Corbis; (c) © Zeva Oelbaum/ Peter Arnold, Inc. **38.23** James Gathany/ CDC. **Pág 678** CDC.

CAPÍTULO 39 **39.1** © Ariel Skelley/ Corbis. **Pág 681** desde arriba, © John Lund/ Getty Images; © D. E. Hill; © David Nardini/ Getty Images; © Lennart Nilsson/ Bonnierforlagen AB; © Francois Gohier/ Photo Researchers, Inc. **39.2** © John Lund/ Getty Images. **39.4** © C. C. Lockwood. **39.5** (a) Douglas Faulkner/Sally Faulkner Collection; (b) Peter Parks/Oxford Scientific Films; (c) arriba, Precisions Graphics; abajo, John Glowczwski/ University of Texas Medical Branch. **39.6** Aydin Örstan. **39.7** arriba, reproducido de *Living Invertebrates*, V & J Pearse/M & R Buchsbaum, The Boxwood Press, 1987; abajo, Microfotografía Ed Reschke. **39.8** arriba, © D. E. Hill; abajo, Florida Conservation Commission/ Fish y Wildlife Research Institute;

derecha, reproducido de *Living Invertebrates*, V & J Pearse/ M & R Buchsbaum, The Boxwood Press, 1987. **39.9** (a) © David Nardini/ Getty Images. **39.12** Microfotografía H. R. Duncker, Justus-Liebig University, Giessen, Alemania. **39.14** Fotografías cortesía de Kay Elemetrics Corporation. **39.15** © Charles McRae, MD/Visuals Unlimited. **39.18** C. Yokochi y J. Rohen, *Photographic Anatomy of the Human Body*, 2a. Ed., Igaku-Shoin, Ltd., 1979. **39.19** (a) © R. Kessel/Visuals Unlimited. **39.22** (a) © Lennart Nilsson/Bonnierforlagen AB; (b) © CNRI/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **39.23** © O. Auerbach/ Visuals Unlimited. **39.24** © Francois Gohier/ Photo Researchers, Inc. **39.25** (a) Christian Zuber/ Bruce Coleman, Ltd.; (b) © Stuart Westmorly/ Stone/Getty Images. **Pág 698** Cortesía de Dr. Joe Losos.

CAPÍTULO 40 **40.1** (a) Cortesía de Dr. Jeffrey M. Friedman, Rockefeller University; (b) Cortesía de Lisa Hyche. **Pág 701** desde arriba, © W. Perry Conway/ Corbis; Microdiapositiva cortesía de Mark Nielsen, Universidad de Utah; Ralph Pleasant/ FPG/ Getty Images; Dr. Douglas Coleman, The Jackson Laboratory. **40.4** (a) © W. Perry Conway/ Corbis; (a, b art) Adaptado de A. Romer y T. Parsons, *The Vertebrate Body*, Sexta edición, Saunders Publishing Company, 1986. **40.7** Según A. Vyer et al., *Human Physiology: Mechanisms of Body Function*, Quinta edición, McGraw-Hill, 1990. Usado con autorización. **40.8** (a) Microdiapositiva cortesía de Mark Nielsen, Universidad de Utah. **40.9** (d) derecha, © D. W. Fawcett/ Photo Researchers, Inc.; Arte, según Sherwood y otros. **40.11** (b) National Cancer Institute. **40.13** USDA, www.mypyramid.gov. **Pág 713** desde la izquierda, Ralph Pleasant/ FPG/ Getty Images; © Photodisc/ Getty Images; Ralph Pleasant/ FPG/ Getty Images; © Paul Poplis Photography, Inc./ Stockfood America; © Photodisc/ Getty Images. **40.14** Gary Head. **40.15** Dr. Douglas Coleman, The Jackson Laboratory. **Pág 718** Simon Law, www.fl ickr.com/people/sfl law.

CAPÍTULO 41 **41.1** **Pág 720**, © Archivo Iconográfico, S.A./ Corbis; **Pág 721**, © Ed Kashi/ Corbis. **Pág 721** Abajo, © David Parker/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **41.4** izquierda © Cabisco/ Visuals Unlimited. **41.5** © Susumu Nishinaga/ Photo Researchers, Inc.; arriba, © Stephen Dalton/ Photo Researchers, Inc. **41.8** izquierda, Gary Head; derecha, © Tom McHugh/ Photo Researchers, Inc. **41.12** Evan Cerasoli. **41.14** (a) © Bob McKeever/ Tom Stack & Associates; (b) © S. J. Krasemann/ Photo Researchers, Inc. **41.15** © David Parker/ SPL/ Photo Researchers, Inc. **41.16** (a) © Dan Guravich/ Corbis; (b) Bettmann/ Corbis. **Pág 736** © Lawrence Lawry/ Photo Researchers, Inc. **41.17** Logo, USDA.

CAPÍTULO 42 **42.1** © AFP/ Getty Images. **Pág 739** arriba, © Rodger Klein/ Peter Arnold, Inc.; abajo, © Western Ophthalmic Hospital/ Photo Researchers, Inc. **42.2** © Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc.; (b) © Rodger Klein/ Peter Arnold, Inc.; (c) © Staebler/ Jupiter Images. **42.3** (a) Frieder Sauer/ Bruce Coleman, Ltd; (b) Matjaz Kuntner; (c) © Ron Austing; Frank Lane Picture Agency/ Corbis; (d) © Doug Perrine/ seapics.com; (e) Carolina Biological Supply Company; (f) Fred McKinney/ FPG/ Getty Images; (g) Gary Head. **42.5** (b) © Ed Reschke. **Pág 747** © AJ Photo/ Photo Researchers, Inc. **42.10** (e) derecha, © Lennart Nilsson/ Bonnierforlagen AB. **42.12** © Marilyn Houlberg. **42.13** (c) arriba, cortesía de Elizabeth Syers, Women's Specialty

Center, Jackson, MS. **42.15** © Heidi Specht, West Virginia University. **42.16** (a) © Dr. E. Walker/ Photo Researchers, Inc.; (b) © Western Ophthalmic Hospital/ Photo Researchers, Inc.; (c) © CNRI/ Photo Researchers, Inc. **42.17** (a) © David M. Phillips/ Visuals Unlimited; (b) © CNRI/ SPL/ Photo Researchers, Inc.; (c) © John D. Cunningham/ Visuals Unlimited. **42.18** © Todd Warshaw/ Getty Images. **Pág 756** © LauraDwight/ Corbis.

CAPÍTULO 43 **43.1** © Dana Fineman/ Corbis Sygma. **Pág 759** arriba, Dr. Maria Leptin, Instituto de Genética, Universidad de Colonia, Alemania; segundo de abajo, © Lennart Nilsson/ Bonnierforlagen AB. **43.3** (b-e) Carolina Biological Supply Company; (f) izquierda y centro, © David M. Dennis/ Tom Stack & Associates, Inc.; derecha, © John Shaw/ Tom Stack & Associates. **43.7** arriba, Carolina Biological Supply Company; abajo, Dr. Maria Leptin, Instituto de Genética, Universidad de Colonia, Alemania. **43.8** (a, b) Según S. Gilbert, *Developmental Biology*, cuarta edición; (c) © Catedrático Jonathan Slack. **43.10** izquierda, Peter Parks/ Oxford Science Films/ Animals Animals. **43.11** (a) © David M. Parichy; (b, c) © Dr. Sharon Amacher. **43.12** Adaptado de L.B. Arey, *Developmental Anatomy*, Philadelphia, W.B. Saunders Co., 1965. **43.16** © Lennart Nilsson/ Bonnierforlagen AB. **43.18** izquierda, © Zeva Oelbaum/ Corbis; derecha, James W. Hanson, M.D. **Pág 777** © Dana Fineman/ Corbis Sygma.

Pág 779 UNIDAD VII, © Minden Pictures.

CAPÍTULO 44 **44.1** © Scott Camazine. **Pág 781** desde arriba, reimpreso de *Trends in Neuroscience*, Vol. 21, publicación 2, 1998, L.J. Young, W. Zuoxin, T.R. Insel, "Neuroendocrine bases of monogamy", **Págs 71-75**, © 1998, con autorización de Elsevier Science; © Kevin Schafer/ Corbis; © B. Borrell Casals/ Frank Lane Picture Agency/ Corbis; © Australian Picture Library/ Corbis. **44.2** (a) Eugene Kozloff; (b) Stevan Arnold. **44.4** izquierda, © Robert M. Timm & Barbara L. Clauson, Universidad de Kansas; (a, b) Reimpreso de *Trends in Neuroscience*, Vol. 21, publicación 2, 1998, L.J. Young, W. Zuoxin, T.R. Insel, "Neuroendocrine bases of monogamy", **Págs 71-75**, © 1998, con autorización de Elsevier Science. **44.5** (a) Eric Hosking; (b) © Stephen Dalton/ Photo Researchers, Inc. **44.6** © Nina Leen/ TimePix/ Getty Images; inserto, © Robert Semeniuk/ Corbis. **44.7** © Catedrático Jelle Atema, Boston University. **44.8** © Bernhard Voelkl. **44.9** izquierda, Robert Maier/ Animals Animals. **44.10** (a) © Tom y Pat Leeson, leeson-photo.com; (b) © Kevin Schafer/ Corbis; (c) © Monty Sloan, www.wolfphotography.com. **44.11** © Stephen Dalton/ Photo Researchers, Inc. **44.12** (a) John Alcock, Arizona State University; (b, c) © Pam Gardner/ Frank Lane Picture Agency/ Corbis; (d) © D. Robert Franz/ Corbis. **44.13** Michael Francis/ The Wildlife Collection. **44.14** (a) © B. Borrell Casals/ Frank Lane Picture Agency/ Corbis; (b) © Steve Kaufman/ Corbis; (c) © John Conrad/ Corbis. **44.15** (a) © Tom y Pat Leeson, leesonphoto.com; (b) John Alcock, Arizona State University; (c) © Paul Nicklen/ National Geographic/ Getty Images. **44.16** © Jeff Vanuga/ Corbis. **44.17** © Steve Bloom/ steve-bloom.com. **44.18** © Eric y David Hosking/ Corbis. **44.19** (a) © Australian Picture Library/ Corbis; (b) © Alexey Wild; (c) © Catedrático Louis De Vos. **44.20** (a) Kenneth Lorenzen; (b) © Peter Johnson/ Corbis; (c) © Nicola Kountoupes/ Cornell University. **Pág 794** © Lynda Richardso/ Corbis.

CAPÍTULO 45 **45.1** © David Nunuk/ Photo Researchers, Inc. **Pág 797** desde arriba, © Amos Nachoum/ Corbis; © David Scharf, 1999. Todos los derechos reservados; © G. K. Peck; © Joe McDonald/ Corbis; © Don Mason/ Corbis. **45.2** (a) © Amos Nachoum/ Corbis; (b) © Corbis; (c) A. E. Zuckerman/ Tom Stack & Associates. **45.3** E. R. Degginger; inserto, Jeff Fott Productions/ Bruce Coleman, Ltd. **45.4** (a) © Cynthia Bateman, Bateman Photography; (b) © Tom Davis. **45.5** © Jeff Lepore/ Photo Researchers, Inc. **45.6** © David Scharf, 1999. Todos los derechos reservados. **45.7** (a) G. K. Peck; (b) © Rick Leche, www.fl ickr.com/photos/rick_leche. **45.9** © Charles Lewallen. **45.10** (a) © Joe McDonald/ Corbis; (b) © Wayne Bennett/ Corbis; (c) Estuary to Adess 2004. NOAA Office of Ocean Exploration. **45.11** (a, b) Superior David Reznick/ Universidad de California—Riverside; Mejoramiento por computadora de Lisa Starr; (a, b) inferior Hippocampus Bildarchiv; (c) Helen Rodd. **Pág 807** © Bruce Bornstein, www.capt-bluefin.com. **45.13** izquierda, © Mark Harmel/ Photo Researchers, Inc.; derecha, © Don Mason/ Corbis. **45.14** Polka Dot Images/ Super Stock. **Pág 819** U.S. Department of the Interior, U.S. Geological Survey. **45.20** © Reinhard Dirscherl/ www.bciosa.com.

CAPÍTULO 46 **46.1** (a) Fotos de B. M. Drees, Texas A&M University. <http://fireant.tamu.edu>; (b) Scott Bauer/ USDA; (c) USDA. **Pág 817** desde arriba, © Martin Harvey, Gallo Images/ Corbis; © Nigel Jones; © Pat O'Hara/ Corbis; © Pierre Vauthey/ Corbis Sygma. **46.2** izquierda, Donna Hutchins; (a) © B. G. Thomson/ Photo Researchers, Inc.; (b) © Len Robinson, Frank Lane Picture Agency/ Corbis; (c) Martin Harvey, Gallo Images/ Corbis. **46.3** superior, Harlo H. Hadow; inferior, Bob y Miriam Francis/ Tom Stack & Associates. **46.4** © Thomas W. Doepfner. **46.5** © Pekka Komi. **46.6a** (a) izquierda, © Michael Abbey/ Photo Researchers, Inc.; derecha, © Eric V. Grave/ Photo Researchers, Inc. **46.7** Stephen G. Tilley. **46.8** Superior, © Joe McDonald/ Corbis; inferior, izquierda, © Hal Horwitz/ Corbis; derecha, © Tony Wharton, Frank Lane Picture Agency/ Corbis. **46.9** © W. Perry Conway/ Corbis. **46.10** izquierda, © Ed Cesar/ Photo Researchers, Inc.; derecha, © Robert McCaw, www.robertmccaw.com. **46.11a** (a) © J. H. Pete Carmichael; (b) Edward S. Ross; (c) W. M. Laetsch. **46.12** (a-c) Edward S. Ross; (d) © Nigel Jones. **46.13** (a, b) Thomas Eisner, Cornell University; (c) David Burdick/ NOAA; (d) © Bob Jensen Photography. **46.14** (a) MSU News Service, foto de Montana Water Center; (b) © Karl Yree. **46.15** izquierda, © The Samuel Roberts Noble Foundation, Inc.; derecha, Cortesía de Colin Purrington, Swarthmore College. **46.16** © C. James Webb/ Phototake USA. **46.17** © Peter J. Bryant/ Biological Photo Service. **46.18** (a) © Richard Price/ Getty Images; (b) © E.R. Degginger/ Photo Researchers, Inc. **46.19** (a) © Doug Peebles/ Corbis; (b) © Pat O'Hara/ Corbis; (c, d) © Tom Bean/ Corbis; (e) © Duncan Murrell/ Taxi/ Getty Images. **46.20** (a) R. Barrick/ USGS; (b) USGS; (c) P. Frenzen, USDA Forest Service. **46.21** (a, c) Jane Burton/ Bruce Coleman, Ltd.; (b) Heather Angel. **46.22** (a) © Pr. Alexye Meinesz, Universidad de Niza-Sofia Antipolis; (b) © Angelina Lax/ Photo Researchers, Inc.; derecha, © The Universidad de Alabama Center for Public TV. **46.23** © John Carnemolla/ Australian Picture Library. **46.24** Según W. Dansgaard et al., *Nature*, 364:218-220, 15 de julio, 1993; D. Raymond et al., *Science*,

259:926–933, febrero 1993; W. Post, *American Scientist*, 78:310–326, julio-agosto 1990. **46.25** © Pierre Vauthy / Corbis Sygma. **Pág 836** John Kabashima.

CAPÍTULO 47 47.1 izquierda, © C. C. Lockwood / Cactus Clyde Productions; derecha, Diane Borden-Bilot, U.S. Fish y Wildlife Service. **Pág 839** desde arriba, © D. A. Rintoul; Gráfica creada con el Programa FoodWeb3D por Rich Williams Cortesía de the Webs on the Web project (www.foodwebs.org); NASA's Earth Observatory; USDA Forest Service, Northeastern Research Station. **47.3** derecha arriba, © Lloyd Spitalnik / lloydspitalnikphotos.com; derecha abajo, © VanVives; todos los demás, © D. A. Rintoul. **47.4** desde la izquierda, fila superior, © Bryan & Cherry Alexyer / Photo Researchers, Inc.; © Dave Mech; © Tom & Pat Leeson, Ardea Londres Ltd.; 2ª fila, © Tom Wakefield / Bruce Coleman, Inc.; © Paul J. Fusco / Photo Researchers, Inc.; © E. R. Degginger / Photo Researchers, Inc.; 3ª fila, © Tom J. Ulrich / Visuals Unlimited; © Dave Mech; © Tom McHugh / Photo Researchers, Inc.; mosquito, Foto de James Gathany, Centers for Disease Control; fl ea, © Edward S. Ross; 4ª fila, © Jim Steinborn; © Jim Riley; © Matt Skalitzky; Earthworm, © Peter Firus, fl agstaf-fotos.com.au. **47.5** izquierda, Cortesía del Dr. Chris Floyd; derecha, gráfica creada con el programa FoodWeb3D escrito por Rich Williams Cortesía de the Webs on the Webproject (www.foodwebs.org). **47.6** NASA. **47.9** superior, U.S. Department of the Interior, National Park Service; inferior, Gary Head. **47.10** Jack Scherting, USC&GS, NOAA. **47.12** USDA Forest Service, Northeastern Research Station. **47.14** Lisa Starr según Paul Hertz; foto © Photodisc / Getty Images. **47.15**, **47.16** Lisa Starr y Gary Head, basado en fotos de la NASA de JSC Digital Image Collection. **47.17** © Yann Arthus-Bertry / Corbis. **47.19** © Jeff Vanuga / Corbis. **47.20** © Frederica Georgia / Photo Researchers, Inc. **47.21** Arte, Gary Heady Lisa Starr; foto, © Photodisc / Getty Images. **47.22** Fisheries & Oceans Canada, Experimental Lakes Area. **Pág 858** U.S. Department of Transportation, Federal Highway Administration. **47.24** Cortesía del satélite Terra de la NASA, suministrado por Ted Scambos, National Snow and Ice Data Center, Universidad de Colorado, Boulder.

CAPÍTULO 48 48.1 © Hank Fotos Photography; inserto, © Wolfgang Kaehler / Corbis. **Pág 861** segunda desde arriba, NASA; © James Ryklev / Corbis; Jack Carey; Raghu Rai / Magnum Photos. **48.5** NASA. **48.7** (a) Adaptado de *Living in the Environment* de G. Tyler Miller,

Jr., p. 428. © 2002 de Brooks/Cole, división de Thomson Learning; (b) © Ted Spiegel / Corbis. **48.8** Según M. H. Dickerson, "ARAC: Modeling an Ill Wind", en *Energy and Technology Review*, agosto 1987. Usado con autorización del Lawrence Livermore National Laboratory de la Universidad de California y el U.S. Dept. of Energy. **48.9** NASA. **48.10** izquierda, © Sally A. Morgan, Ecoscene / Corbis; derecha, © Bob Rowan, Progressive Image / Corbis. **48.12** NASA. **48.13** arriba, © Yves Bilat, Ardea Londres Ltd.; abajo, © Eagy Lyau / Photo Researchers, Inc. **48.15** (a, b) Cortesía de Jim Deacon, Universidad de Edinburgh; (c) Jeff Servos, US Fish & Wildlife Service; (d) Bill Radke, US Fish & Wildlife Service. **48.16** (a) Ray Wagner / Save the Tall Grass Prairie, Inc.; (b) © Tom Bean Photography; (c) Jonathan Scott / Planet Earth Pictures. **48.17** (a) © John C. Cunningham / Visuals Unlimited; (b) Jack Wilburn / Animals Animals; (c) AP Images; (d) © Richard W. Halsey, California Chaparral Institute. **48.18** izquierda, © James Ryklev / Corbis; Todos los demás, © Ryy Wells / Corbis. **48.19** superior, © Franz Lanting / Minden Pictures; inserto, Edward S. Ross; inferior, Hans Renner; inserto, © Adolf Schmidecker / FPG / Getty Images. **48.20** (a) © Thomas Wiewyt / ChromoSohm Media Inc. / Photo Researchers, Inc.; (b) © Raymond Gehman / Corbis; inserto, Donna Dewhurst, US Fish & Wildlife Service. **48.21** © Darrell Gulin / Corbis; inserto, Thomas D. Mangelsen / Images of Nature. **48.22** © Pat O'Hara / Corbis. **48.24** Jack Carey. **48.26** Ocean Arks International. **48.27** (a) © Annie Griffiths Belt / Corbis; (b) © Douglas Peebles / Corbis. **48.28** (a) © Nancy Sefton; (b) Cortesía de J. L. Sumich, *Biology of Marine Life*, 7a. ed., W. C. Brown, 1999; (c) © Paul A. Souders / Corbis. **Pág 882** © Sea Studios / Peter Arnold, Inc. **48.29** (a) C. B. & D. W. Frith / Bruce Coleman, Ltd.; (b) Douglas Faulkner / Sally Faulkner Collection; (c) © Douglas Faulkner / Photo Researchers, Inc.; (e) lionfish, Douglas Faulkner / Sally Faulkner Collection; todos los demás, © John Easley, www.johneasley.com. **48.30** © Dr. Ray Berkemans, Australian Institute of Marine Science. **48.31** (b) NOAA. **48.32** (a) Cortesía de Monterey Bay Aquarium Research Institute; (b) © Peter Herring / imagequestmarine.com; (c) Imagen cortesía de NOAA y MBARI; (d–f) © Peter Batson / imagequestmarine.com. **48.35** NASA Goddard Space Flight Center Scientific Visualization Studio. **48.36** (a) CHAART, del Centro de Investigación Ames de la NASA; (b) © Eye of Science / Photo Researchers, Inc.; (c) Cortesía de Dr. Anwar Huq y Dra. Rita Colwell, Universidad de Maryly; (d) Raghu Rai / Magnum Photos. **Pág 888** © José Luis Peláez, Inc. / Corbis.

CAPÍTULO 49 49.1 Foto de Chief Yeoman Alphonso Braggs, U.S. Navy. **Pág 891** arriba, © George M. Sutton / Cornell Lab of Ornithology; tercera desde arriba, NOAA; Bureau of Ly Management. **49.3** Mansell Collection / Time, Inc. / Getty Images. **49.4** © George M. Sutton / Cornell Lab of Ornithology. **49.5** Jeffrey Sylvester / FPG / Getty Images. **49.6** (a) © Dr. John Hilty; (b) Joe Fries, U.S. Fish & Wildlife Service. **49.8** © Billy Grimes. **49.10** NOAA. **49.11** Imagen proporcionada por GeoEye y proyecto SeaWiFS de la NASA. **49.12** Claire Fackler / NOAA. **49.13** © PhotoDisc / Getty Images. **49.14** Bureau of Ly Management. **Pág 904** © Dan Guravich / Corbis.

Apéndice V Modelos de la hemoglobina: PDB ID:1GZX; Paoli, M., Liddington, R., Tame, J., Wilkinson, A., Dodson, G., Crystal structure of T state hemoglobin with oxygen bound at all four haems. *J. Mol. Biol.*, v256, pp. 775–792, 1996.

Apéndice VI Cadenas de transferencia de electrones: PDB ID:1A70; Binda, C., Coda, A., Aliverti, A., Zanetti, G., Mattevi, G., Structure of the mutant E92K of [2Fe-2S] ferredoxin I of Spinacia oleracea at 1.7 Å resolution. *Acta Crystallogr., Sect.D*, v54, pp. 1353–1358, 1998. PDB ID: 1AG6; Xue, Y., Okvist, M., Hansson, O., Young, S., Crystal structure of spinach plastocyanin at 1.7 Å resolution. *Protein Sci.*, v 7, pp. 2099–2105, 1998. PDB ID: 1ILX; Vasilév, S., Orth, P., Zouni, A., Owens, T.G., Bruce, D., Excited-state dynamics in photosystem II: insights desde the x-ray crystal structure. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, v98, pp. 8602–8607, 2001. PDB ID: 1Q90; Stroebel, D., Choquet, Y., Popot, J. L., Picot, D., An Atypical Haem in the Cytochrome B6F Complex, *Nature*, v 426, pp. 413–418, 2003. PDB ID: 1QZV; Ben-Shem, A., Frolow, F., Nelson, N., Crystal structure of plant photosystem I, *Nature*, v 426, pp. 630–635, 2003. PDB ID: 1IZL; Kamiya, N., Shen, J. R., Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II of Thermosynechococcus vulcanus at 3.7-Å resolution, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, v 100, pp. 98–103, 2003. PDB ID: 1GJR; Hermoso, J.A., Mayoral, T., Faro, M., Gómez-Moreno, C., Sández-Aparicio, J., Medina, M., Mechanism of coenzyme recognition and binding revealed de crystal structure analysis of ferredoxin-NADP+ reductase complexed with NADP+, *J. Mol. Biol.*, v 319, pp.1133–1142, 2002. pdb ID: 1C17; Rastogi, V.K., Girvin, M.E., Structural changes linked to proton translocation of subunit c of the ATP synthase., *Nature*, v 402, pp. 263–268, 1999. PDB ID: 1E79; Gibbons, C., Montgomery, M.G., Leslie, A.G., Walker, J.E., The structure of the central stalkin bovine F(1)-ATPase at 2.4 Å resolution., *Nat. Struct. Biol.*, v 7, pp. 1055–1061, 2000.

- A**
A través del espejo (Carroll), 154
 Aardvark, 449, 449f
 ABA. Véase Ácido abscísico
 Abanico rojo, 883f
 Abanicos de mar, 388
 ABC Modelo de desarrollo floral
 233, 233f
 Abductor largo. Véase bíceps crural
 Abeja azul (*Osmia ribifloris*), 510f
 Abeja melífera
 africana, 780, 780f, 794, 795, 795ff
 como polinizador, 510
 comportamiento altruista en,
 792, 792f
 comunicación en, 780, 786, 786f,
 787, 787f
 desorden de colapso de colonia,
 506
 europea, 795
 órganos excretores, 723f
 panal, 43
 reina, 792, 793f
 Abejas africanizadas, 780, 780f, 794,
 795, 795f
 Abejas asesinas. Véase Abejas
 africanizadas
 Abejas, como polinizador,
 290–291, 291f, 510, 510f, 511t.
 ■ Aberdeen Proving Ground, 492, 492f
 Abeto de Douglas (*Pseudotsuga
 menziesii*), 491, 491f
 Abeto Sitka (*Picea sitchensis*),
 876
 Abeto, 876
 Abetos, 876
 ABO tipos sanguíneos, 176, 176f,
 642, 643f
 ■ Aborto
 inducido, 199, 753, 811
 ■ Aborto espontáneo 753
 causas, 194
 diagnóstico prenatal y, 198
 factores de riesgo, 775
 Abscisión, 527, 534, 534f
 Absorción de nutrientes y agua
 por el sistema digestivo 703,
 708–709, 708f, 709f
 por hongos 390
 por micorrizas, 399, 399f, 496,
 496f, 819
 por raíces de plantas, 496–497,
 496f, 497f
 Abstinencia como método
 anticonceptivo 752, 752f, 753t
 Abulón blanco, 894
 ■ Abuso de drogas
 Éxtasis, 552, 552f
 prueba de orina, 720, 721
 síntomas de adicción, 563t
 tipos de drogas y efectos, 563, 563f
 tolerancia, 563, 563t
 y alimentación por mama, 776
Acanthostega, 440f
 Ácaro de polvo, 422f
 Ácaro, 422, 422f, 786, 786f
 Aceite de oliva, 712–713
 Aceite vegetal parcialmente
 hidrogenado, 34, 42
 ■ Aceites vegetales, 34, 42
 Acetaldehído, 103, 132
 Acetilcoenzima A (acetil-CoA), 125,
 125f, 128, 128f, 129, 129f, 134,
 135f
 Acetilcolina (ACh)
 en contracción muscular, 567, 630,
 630f, 633
 funciones, 562, 562t, 565
 metabolismo, 561
 nicotina, 563
 Acetilcolinesterasa, 561
 Acetona, 103
 Acetona(s)
 ■ cetoacidosis, 609
 ■ dieta alta en grasas y, 713
 ACh. Véase Acetilcolina
 Ácido abscísico (ABA), 501, 526t,
 527, 527t
 Ácido ascórbico Véase Vitamina C
 Ácido aspártico, 309
 Ácido desoxirribonucleico. Véase
 ADN
 Ácido esteárico, 42f
 Ácido fólico. Véase Folato
 Ácido gamma-aminobutírico. Véase
 GABA
 Ácido glutámico, 220
 Ácido clorhídrico (HCl), 30, 706
 Ácido láctico, 663
 Ácido linóico, 712
 Ácido linoléico, 42f
 Ácido oléico, 42f, 43f, 712–713
 Ácido pantoténico
 efectos de la deficiencia/exceso,
 714t
 fuentes, 714t
 funciones, 714t
 Ácido ribonucleico. Véase ARN
 Ácido salicílico, 527
 Ácido úrico, 625, 723, 724
 Ácidos grasos *cis*, 43f
 Ácidos grasos esenciales, 42, 712
 Ácidos grasos Omega-3, 42, 712, 713t
 Ácidos grasos Omega-6, 42, 712, 713t
 Ácidos grasos poliinsaturados, 712,
 713t
 Ácidos grasos *trans*, 34, 34f, 35, 42,
 43f, 50, 713, 713t
 ■ Ácidos grasos, 34, 34f, 42, 42f
 absorción en intestino delgado,
 709, 709f
 como combustible en respiración
 aeróbica, 134, 135f
 ■ esenciales, 42, 712
 Ácidos nucleicos, 48–49, 48f, 50t
 digestión de, 706t
 origen de, 326f–327f
 Ácidos, características, 30
 ■ Acidosis, 31, 731
 Acilglicéridos, 42, 42f, 50t
 ■ Aclimatación a la altitud, 696
 ■ Acné, 662
 ■ Acondroplasia, 188, 188f, 196t
 ■ Acromegalia, 604, 604f
 ACTH. Véase Hormona
 Adenocorticotrópica
 Actina
 en citocinesis, 148, 148f, 149
 funciones, 72, 72f, 530
 en contracción muscular, 72,
 544, 628–629, 628f, 629f,
 630, 630f
 en músculo liso, 545
 síntesis de, 632
 Actinopterigios, 303f, 436f, 439,
 439f
 Activador(es), 230, 236
 Acuaporina, 80f–81f, 497, 730
 Acuifero de Edwards, 894
 Acuifero Ogallala, 849
 Acutane (isotretinoína), 775
 ADA. Véase adenosina desaminasa
 Adaptación evolutiva, 265
 a ambientes extremos, 316, 316f,
 468–469, 469f (Véase también
 Adaptación sensorial, 579
 Adaptación, 785
 Adaptaciones para conservar el
 agua
 amniotas, 442
 anfibios, 440
 animales, 463, 464, 548, 725, 725f,
 729, 730, 734f, 871
 artrópodos, 421, 425
 caracoles y babosas, 684
 insectos, 684
 plantas, 372, 373, 373f, 379, 462,
 462f, 464, 469, 469f, 482, 500–
 501, 500f, 501f, 871, 876
 vertebrados, 437
 Adecuación y selección natural, 265
 Adenina (A), 48f, 206, 206f, 216, 217f,
 218, 319
 Adenoides, 655
 Adenosin monofosfato cíclico
 Véase también AMPc, 236,
 600, 601
 Adenosin trifosfato Véase ATP
 Adenosina, 563
 Adenosina desaminasa (ADA)
 deficiencia, 675, 675f
 Adenovirus, estructura, 334f, 335
 ADH. Véase Alcohol deshidrogenasa;
 Hormona Antidiurética
 ■ Adicción, 563t
 ■ Administración de Alimento y
 Drogas de los Estados Unidos
 (USFDA), 616
 Administración Nacional
 Oceanográfica y Atmosférica
 (NOAA), 889
 ADN (Ácido desoxirribonucleico).
 Véase también cromosoma
 apareamiento de bases, 207, 207f,
 218, 218f
 clonación de, 242–243, 242f, 243f
 cloroplasto, 69
 código genético, 220, 221f, 224, 309
 como característica de la vida, 7
 comparado con el ARN, 216, 217f
 cortes del, 242, 242f
 delecciones, 192
 duplicaciones, 192
 en síntesis protéica, 44, 44f–45f,
 136, 142
 estructura
 apareamiento de bases, 207, 207f
 azúcares, 40
 descubrimiento de, 206–207,
 207f, 211
 doble hélice, 48–49, 48f, 49f,
 207, 207f
 en análisis filogenético, 308–309,
 308f, 309f, 310
 esqueleto de azúcares-fosfatos,
 207f
 grupos funcionales, 38, 38f
 nucleótidos, 48–49, 48f, 206, 206f,
 207, 207f, 216f, 217f (Véase
 también Nucleótido(s)
 eucariontes 56, 63f, 65, 70t
 “extremos pegajosos” de (sticky
 ends), 242, 242f, 243f
 fragmentos
 copia/multiplicación de, 244–
 245, 245f
 unión de, 242, 242f, 243f
 funciones, 7, 48–49
 humano, transposones en, 224
 información genética, naturaleza
 de, 216
 inversiones en, 192
 investigación en, 204–207, 211
 largo del, 143, 143f
 mitocondrial, 68
 en análisis filogenético, 309
 en investigación evolutiva, 457
 parentesco con ADN bacterial,
 325
 origen de, 321, 321f
 procariontes, 56, 60f, 61, 75t, 340,
 340f
 radiación UV y, 323, 370
 recombinantes, 242, 242f
 secuencia de bases, 207, 208, 208f,
 216
 transcripción. Véase Transcripción
 translocación de, 192
 viral, 334–336, 337f
 ADN complementario. Véase también
 ADNC
 ADN Polimerasa, 208–209, 209f,
 316, 342
 en reacción en cadena de la
 polimerasa, 244–245, 245f
 en secuenciación del ADN, 245,
 245f
 Taq polimerasa, 245, 245f
 verificación por, 209, 224
 ADN recombinante, 242, 242f
 ADN, verificación, 209, 224
 Adolescente, definición 767t
 ADP (adenosin difosfato)
 ATP/ADP ciclo, 97, 97f
 en contracción muscular, 629, 629f
 en fotosíntesis, 111, 111f, 112, 112f,
 113f
 en glicólisis, 126, 126f–127f
 en síntesis de ATP, 130, 130f, 631,
 631f
 Adrenalina, 562. Véase también
 Epinefrina; Noradrenalina
 Adulto, definición, 767t
 AED. Véase Desfibriladores
 automáticos externos
Aegyptopithecus, 453f
 AER (Cresta ectodérmica apical),
 765, 765f
 Aeróbico, definición 124
 Aeroembolia. Véase Mal de
 descompresión
 Áfidos (*Phylloxera*), 519
 Afidos, 426, 502, 502f, 827, 827f
 África
 ■ desertificación y tormentas de
 polvo, 388, 900, 900f
 ■ desarrollo económico en, 812
 ■ enfermedades emergentes en, 347,
 350, 350f, 355
 origen humano en, 454, 454f, 455,
 455f, 457, 457f
 sabana, 872f, 873
 ■ SIDA en, 332, 347, 676f, 810, 812
 ■ tasa de fertilidad total, 810
 Aftas, 335
 Agalla azul (pez), 790
Agapanthus, 483f
 ■ Agar, 364
Agaricus bisporus, 396
 Agave, 871
 Agazapar, perros, 786f, 787
 ■ Agencia de Protección Ambiental
 (EPA), 492, 492f, 596, 596f
 Aglutinación, 642, 643f
 ■ Agricultura. Véase también
 Fertilizantes; Pesticidas
 en las Grandes Planicies, 872
 impacto ambiental, 250
 propagación de plantas, asexual,
 518–519, 519f
 químicos y efectos ambientales,
 596, 596f, 597, 614, 615, 615f,
 846, 846f
 rotación de cosechas, 855
 uso del agua, 848–849
 y capacidad de carga, 368, 808–
 809, 813
 y ciclo del fósforo, 856
 y ciclo del nitrógeno, 855
 y desertificación, 900, 900f
 y diversidad de plantas, 894
 y el ciclo del carbono, 119
 y sequía, 474, 488, 488f
Agrobacterium tumefaciens, 250, 251f,
 505
 Agua
 absorción por intestino delgado,
 708–709
 acción enzimática y, 98
 aguas subterráneas
 como reservorio de agua,
 848t

- contaminación del, 849, 849f
definición, 848
balance agua-soluto, 464
ciclo del agua, 847–848, 847f, 848f, 856
como compuesto, 25
congelamiento, 29, 29f
- desalinización, 849
difusión a través de membranas, 88–89, 88f, 89f
en la fotosíntesis, 111, 111f, 112f, 113f, 114
en la respiración aeróbica, 125, 125f
en Marte, 328
estructura, 27, 27f, 28, 28f
- fresca, escasez global, 848–849, 849f
nivel celular, su regulación, 76
pH de, 30
en plantas y absorción por sus raíces, 496–497, 497f
movimiento a través de la planta, 29, 29f, 498–499, 498f, 499f
potable
- contaminación, 849
- fluoruro en el, 21
- purificación, 880, 880f
- proceso de evaporación, 29, 29f
en el ciclo del agua, 848, 848f
y homeostasis térmica, 733
movimiento del agua a través de las plantas, 498–499, 499f
propiedades, 28–29, 28f, 29f
reservorios ambientales, 848, 848f
su espectro de absorción, 110
- tratamiento de aguas de desecho, 880, 880f
vida y, 28, 136
- Aguas subterráneas
como reservorio de agua, 848f
- contaminación de, 849, 849f
definición, 848
- Aguas residuales, 855, 865
Águila pescadora (*Pandion haliaetus*), 846f
Aguileña (*Aquila*), 383f
Aislamiento reproductivo ecológico, 290f, 291
Aislamiento reproductivo mecánico, 290–291, 290f, 291f
Aislamiento reproductivo temporal, 290, 290f
Aislamiento reproductivo, 290–291, 290f, 291f
- Ajolotes, 307
- Asfixia, 690, 691f
- Ala(s)**
ave, 446–447, 447f
como estructura análoga, 305, 305f
como estructura homóloga, 304, 304f
insecto
como estructura homóloga, 305, 305f
su evolución, 421
y éxito evolutivo, 426
mosca (díptero), 421f
murciélago
como estructura análoga, 305, 305f
como estructura homóloga, 304, 304f
su evolución, 305, 305f
Álamo temblón (*Populus tremuloides*), 518, 518f
Álamos, híbridos (*Populus trichocarpa* *X deltoidea*), 492, 492f
Alantoides, 446f, 769, 769f
Albatros, 291f, 447f, 901f
Albatros de Laysan, 447f, 901f
- Albinismo, 183, 196f
Albúmina, 46–47, 446f
Albura, 487, 487f, 488f
- Alcalosis, 31
Alce, 876, 876f
- Alcohol (etanol)
barbitúricos, y, 563
barrera hematoencefálica 569
como combustible, 106
en el embarazo, 775, 775f
metabolismo del, 67, 92, 92f, 103
y alcoholismo, 103
y amamantar, 776
y choque térmico, 467
y densidad ósea, 623
y el hígado, 92, 563, 711
y la gota, 625
y resacas (“cruda”), 105
Alcohol deshidrogenasa (ADH), 92, 92f, 103
Alcohol etílico Véase también Alcohol (etanol), 523, 526f, 527, 527f, 534, 535
Alcohol(es), grupos funcionales, 38, 38f
- Alcoholismo, 92, 103
Alcornia, 489, 489f
Aldehído deshidrogenasa (ALDH), 103
Aldosterona, 599f, 600, 600f, 605f, 610, 730–731, 747
- Aldosteronismo, 731
Alelo dominante
definición, 171
Herencia autosómica dominante, 188, 188f, 196f
- Alelos**
codominancia, 176
definición, 156, 171, 171f, 278
dominante
definición, 171
herencia autosómica dominante, 188, 188f, 196f
dominancia incompleta, 176, 176f
fijación de, 288
nuevas fuentes de, 278, 278f
posible número en humanos, 278
recesivos
caracteres recesivos ligados a X, 191, 191f, 196f, 592
definición 171
herencia autosómica recesiva, 188–189, 188f, 196f
ligados a X
desórdenes, 190
sistema de alelos múltiples, 176
- Alelos recesivos**
caracteres recesivos ligados a X, 191, 191f, 196f, 592
definición, 171
herencia autosómica recesiva, 188–189, 188f, 196f
y desórdenes genéticos ligados a X, 190
- Alergenos, definición, 673
- Alergias, 673, 673f
Aleta pectoral, 437f
Aleta pélvica, 437f
Aleurona, 528, 528f
Alfa-globina, 46, 46f, 693f
Alfa-ácido linoléico, 712
Alfalfa (*Medicago*), 481f
Algas enraizantes. Véase Charales
- Algas Rojas**, 364, 364f
características, 353f
ciclo de vida, 364, 364f
clasificación, 352f, 370
cloroplastos, 352
en arrecifes de coral, 882, 882f
especies amenazadas, 896f
especies antecesoras, 323, 323f
evolución de, 313f, 358, 364
halófilas, 345f
- usos comerciales, 364, 364f
- Alga** Véase también algas cafés; algas verdes; algas rojas
- como especies exóticas, 832, 832f
como especies pioneras, 829
en ambientes extremos, 316
en zonas costeras, 830–831, 830f, 880, 881, 881f
especies tempranas, 323, 323f
- floreamiento de algas, 358, 358f, 683, 855, 857, 886, 886f
- pigmentos en, 110
reproducción, 362, 362f, 364f
- usos comerciales, 361, 364, 364f
- Algas café**, 360–361, 360f
características, 353f
clasificación, 352f
especies amenazadas, 896f
evolución de, 313f
Algas cariofitas, 313f, 352f, 362, 362f
Algas clorofitas, 313f, 352f, 362–363, 363f, 370
- Algas verdes**, 362–363
características, 353f
ciclo de vida, 362, 362f, 372f
clasificación de, 352f
cloroplastos, 352
en lagos, 878
en líquenes, 398
especies ancestrales, 323
especies en peligro de extinción, 896f
evolución, 364
- Ali, Muhammad, 562f
- Alimento. Véase Dieta; Nutrición
alga como,
algas café, 361
algas rojas, 364
algas verdes, 362, 363
cosechas genéticamente modificadas, 240, 240f, 250–251, 251f, 255, 592
especies, número de, 379, 379f
y polinizadores, 506, 506f
hongos como, 388, 394f, 395, 397, 397f
orgánico, beneficios de, 736, 736f
organismos genéticamente modificados, 250–251, 251f
radiación de, 53, 74
y fermentación, 132–133, 133f
- Alimentos orgánicos, 736, 736f
- Alimentos transgénicos, 251
- Alisos, árboles 828f
- Almejas, 417, 417f, 618–619
- Almidón
almacenamiento de, 40–41, 69, 502
digestión de, 705
estructura, 40, 41f
- Alprazolam (Xanax), 562
- Alquimia, 33
- ALS. Véase Esclerosis lateral miotrófica
- Alternancia de generaciones en plantas terrestres, 372
en protistas, 353
- Altitud
influencias en el fenotipo, 179, 179f
- mal de montaña, 138, 696
respiración, 696, 696f
- Altura corporal, humana, variación en, 180, 180f
- Alucinógenos, 563
- Álvarez, Luis, 275, 443
- Álvarez, Walter, 275, 443
- Alveolados, 313, 352f, 353f, 357, 358, 359
- Alveolo (s)
en alveolados, 357, 357f
en pulmón, 688f, 689, 690, 692, 693–695
- Alzheimer, enfermedad, 137, 562
- Amamantamiento, 776
- Amanita phalloides* (amanitas), 397, 397f
- Amapola de California (*Eschscholzia californica*), 485f, 516f, 517, 524
- Ambiente**
agrícola, impacto en, 250 (Véase también Agricultura)
capacidad de carga, 802–803, 802f, 803f
y crecimiento de la población humana 808–809, 808f, 809f, 812–813, 813f
y desarrollo económico, 812–813, 813f
- crecimiento poblacional, factores limitantes 802–803, 802f, 803f, 808–809
y determinación del sexo en animales 186
y fenotipo, 179, 179f, 181, 278
- Ambrosia*, 383, 383f
- Ambrosia, polen, 673f
- AMD. Véase Degeneración de la mácula relacionada con la edad
- Amebas**, 73, 73f, 87f, 167, 313f, 325, 352f, 353f, 365, 365f
- Amebozoos**, 313f, 353f, 352f, 365, 365f, 406f
- Americanos nativos, herencia genética, 168
- Amígdala, 571, 571f
- Amígdala, funciones, 654f, 655
- Amilasa salival, 705, 706f, 719, 719f
- Amilasa, 528, 528f
- Amiloplastos, 69, 530
- Aminoácido(s)**
absorción en el intestino delgado, 709f
definición, 44
en el espacio, 319
esenciales, 713
estructura, 44, 44f
origen de, 319
- Aminoácidos esenciales, 713
- Amish, endogamia en, 289
- Amniocentesis, 198, 198f
- Amnios, 198, 446f, 768, 769f
- Amniotas**
características, 442
evolución de, 303f, 436f, 442–443, 442f
homeostasis, balance de fluidos, 724–725
reproducción, 442
sistema respiratorio, 687
- Amoniac (NH₃)
como desecho metabólico, 722–723, 724
como producto del procesamiento de aminoácidos, 711, 711f, 713
en el ciclo de nitrógeno, 854, 854f
- Amonificación, 854f, 855
- Amonio (NH₄⁺), en ciclo del nitrógeno 854–855, 854f
- Amonita, 261f
- AMP (adenosin monofosfato), 97f
- AMPc (adenosin monofosfato cíclico), 236, 600, 601f
- AMP cíclico, 365
- Ampelis americano, 516f
- Anabaena* (cianobacteria), 342, 342f
- Anaeróbico, definición, 124
- Anafase (mitosis), 144f, 146, 147f, 164, 164f–165f
- Anafase I (meiosis), 157, 158f–159f, 160, 161, 164, 164f–165f, 194
- Anafase II (meiosis), 157, 158f–159f, 164f–165f
- Analgésicos, 563, 581
- Análisis de parsimonia, 310, 310f
- Análisis genético
como problema ético, 77, 90, 185, 199, 200
proceso, 198–199, 198f
- Análisis genético, en humanos, 196–197, 196f, 197f
- Anatomía
definición, 460
organización estructural, niveles de, 462
- Anatomía comparada, 261
- Ancylostoma duodenale* (Anquilostomiasis), 420
- Andro. Véase Androstenediona
- Andrógeno(s), 599f, 600f, 605f, Androstenediona (andro), 616
- Anélidos (Annelida)**, 414–415, 414f, 415f
características, 404f
clasificación, 407f
esqueleto hidrostático, 618
evolución de, 313f

- proteínas respiratorias, 683
sistema circulatorio, 638
sistema nervioso, 555
- Anemia de Fanconi, 196f
 - Anemia drepanocítica, 196f, 198
base molecular, 46, 47f
causas, 224, 224f, 652
síntomas, 47f
y malaria, 287, 287f, 350
 - Anemia por deficiencia de hierro, 652
 - Anemia(s), tipos y características, 652
 - Anemias hemolíticas, 652
 - Anemias hemorrágicas, 652
 - Anémoma atrapamoscas, 885f
 - Anémonas marinas**, 410, 411f, 819, 819f
esqueleto hidrostático, 618, 618f
evolución de, 613
músculos, 618
 - Aneuploidia, 194
 - Anfetaminas, 552, 563, 574, 575, 575f
 - Anfibio(s)**, 440–441
adaptación al ambiente terrestre, 440
características, 440
cerebro, 568, 569f
desarrollo
 - disruptores hormonales y, 596, 596f, 607, 607f, 614
 - normal, 686, 764, 764f
 - especies
 - diversidad, a través del tiempo, 892f
 - número de, 434f
 - especies en peligro de extinción, 441, 441f, 896f
 - evolución de, 303f, 313f, 436f, 440, 440f
 - huevos, 231, 231f, 762, 762f
 - parásitos de, 391, 391f
 - reproducción
 - asexual, 740
 - sexual, 437, 440, 441, 741
 - sistema circulatorio, 639, 639f
 - sistema respiratorio, 686–687
 - subgrupos, 440–441
 - Anfioxos (Cefalocordados)
características de, 434–435, 434f, 434f, 436f, 437
 - evolución de, 313f
 - Angioplastia con láser, 653
 - Angioplastia de globo, 653
 - Angioplastia, 653
 - Angiosperma(s)**, 382–383
características, 382
ciclo de vida, 372f, 384, 384f, 509, 509f, 512, 512f–513f
clasificación de, 383
coevolución con polinizadores, 382, 383f, 510, 520
como especies pioneras, 828, 828f, 835
doble fertilización, 384, 384f, 512–513, 512f–513f, 515
 - especies
 - diversidad de, 382–383, 892f
 - número de, 370f, 382, 382f
 - especies en peligro de extinción, 894, 896f
 - esporofito, 372
 - evolución de, 270f, 275f, 313f, 368, 368f, 370f, 371, 371f, 373, 379, 382, 382f, 383, 383f, 386f
 - poliploidia, 194, 294
 - plano corporal, 476, 476f
 - reproducción asexual, 518–519, 518f
 - reproducción sexual, 384, 384f
ciclos de vida, 372f, 384, 384f, 509, 509f, 512, 512f–513f
en moléculas señalizadoras, 514, 514f
 - estructuras reproductivas, 508–509, 508f (Véase también Flore(s))
 - fertilización, 384, 384f, 509, 509f, 512–513, 512f–513f
formación de semillas, 515, 515f
frutos, 516–517, 517f
 - Polinización
 - Angiostensina, 731
 - Angraecum sesquipedale* (orquídea Darwin), 296f
 - Anhidrasa carbónica, 693, 699
 - Anillo de contracción, 148–149, 148f
 - Anillos de crecimiento, árbol, 487, 487f, 488f, 491
 - Animal(es)**
características, 9, 9f
clasificación, 404, 404f, 407, 407f
comunicación, 786–787, 786f, 787f, 790, 790f
definición, 404
desarrollo. Véase Desarrollo, animal
 - en reproducción sexual, 760–761, 760f–761f
 - estructura, niveles de organización, 540
 - evolución de, 270f, 313f, 323, 326f–327f, 365, 406, 407f, 766
 - formación de gametos, 162, 162f, 163f, 167, 167f
 - genéticamente modificado, 252–253, 252f, 253f, 256, 256f
 - orígenes, 406, 406f
 - planos corporales, 404–405, 405f
 - reproducción asexual, 408, 409, 740, 740f
 - Animales coelomados, 407, 407f
 - Anís estrellado, 383, 383f
 - Ano
anfioxos, 434f
araña, 422f
funciones, 705
gasterópodos, 416f
gusanos redondos, 420f
humanos, 704f
lombriz de tierra, 415, 415f
rotífero, 419f
sepia, 418f
 - Anopheles* mosquito, 359, 359f
 - Anorexia nerviosa, 719
 - ANP. Véase Péptido natriurético atrial
 - ARN de interferencia, 231
 - ARN Polimerasa**, 218–219, 218f, 219f
control de, 230–231, 230f, 232, 236, 237f
en la respuesta hormonal, 600
 - Antártida
 - agujero en la capa de ozono, 864, 864f
 - derretimiento de los polos, 859, 859f
tectónica de placas, 273
 - Antenas, 414f, 421, 423, 423f
 - Antera, 156f, 170f, 171, 508, 508f, 512, 512f–513f
 - Anterior, definición, 546f
 - Antibióticos
hongos como fuente de, 395
resistencia, 61, 102, 250, 283, 347, 662f
y pérdida del oído, 585
 - Anticoagulantes, como veneno de ratas, 276, 283, 298, 299, 299f
 - Anticodones, 221, 221f
 - Anticonceptivos
de emergencia, como método anticonceptivo, 753, 753f
orales, 747
tipos y efectividades, 752–753, 752f, 753f
y control de población, 810
 - Anticonceptivos orales, 747
 - Anticuerpo(s)**
clases, 668–669, 668f
en aglutinación, 642
en la leche, 448, 776
función y estructura, 668–669, 668f
 - inmunidad mediada por anticuerpos respuesta, 667–671, 670f
maternales, a través de la placenta, 668, 775
monoclonales, 679
y respuesta autoinmune, 675
 - Anticuerpos monoclonales, 679
 - Antidepresivos y embarazo, 775
 - Antígeno próstático específico (PSA), 743
 - Antígeno(s)**. Véase también Sistema Inmune
características de, 660
definición, 660
procesamiento de, 666–667, 666f
reconocimiento de, 660, 660f, 661, 666–667
 - Antígenos, sitios de unión, 668, 668f
 - Antihistamínicos, 673
 - Antilope blanco (*Oryx leucoryx*), 472
 - Antílopes, 703, 703f
 - Antioxidantes, 99
 - Antithamnion plúmula* (alga roja), 364f
 - Antitripsina, 694–695
 - Antoceros, 374
especies, número de, 370f
evolución de, 313f, 370
 - Antocianinas, 109f
 - Antozoos, 410, 411f
 - Antrax, 343
 - Antropoides, 452, 453, 452f
 - Aorta, 171, 644, 644f, 645f, 649, 653f, 691
 - Aparato de Golgi**, 63f, 67, 75f
euglenas, 355f
función, 62f, 63, 66f–67f, 67, 86f, 87, 87f
origen de, 324
 - Aparato vestibular, 583, 583f, 584, 584f–585f
 - Apareamiento de bases
en ADN, 207, 207f
en síntesis de ADN, 218, 218f
en transcripción, 218, 218f
 - Apatosauro, 432f
 - Apéndice, 581f, 655, 710, 710f
 - Apendicitis, 710
 - Apetito, regulación hormonal de, 700, 700f, 717, 717f
 - Ápice de la raíz, 476f, 484f, 485
 - Apicomplexa (esporozoarios), 313f, 352f, 353f, 359, 359f
 - Apligraf (cultivo de piel), 549f
 - Apnea nocturna, 694
 - APOA5 gen, 249
 - Apoptosis, 470–471, 470f, 471f, 765
 - Aprendizaje observacional, 785, 785f
 - Aquifex*, 313f, 342
 - Arabidopsis thaliana*, 308f
 - Arabidopsis*, (*Arabidopsis thaliana*), 233, 233f, 306
 - Arácnidos, 422, 422f, 684–685
 - Arañas**, 422, 422f
arañas pescadoras, 29f
arañas saltarinas, 422f, 619f
como depredadores, 822
exoesqueleto, 619
movimiento de arítes, 619, 619f
reproducción, 741f
sistema respiratorio, 684–685, 685f
 - Araña giradora, 422f
 - Araña lobo, lícido, tarántula europea 798, 798f
 - Arber, Werner, 242
 - Árbol bronquial, 688f
 - Árbol de cerezos (*Prunus*), 508f, 509, 512f–513f, 517
 - Árbol de eucalipto, 382, 820
 - Árbol de frambuesa, fruta del, 506f
 - Árbol de la vida, 312, 313f
 - Árbol de navidad (en transcripción), 219f, 222, 222f
 - Árbol(s)**
anillos de crecimiento, 487, 488, 488f, 491
 - enfermedades, 361, 361f, 401
evolución en, 270f
 - lluvia ácida y, 865
respuesta a infección, 468
respuesta a lesión, 468, 468f
 - Árboles caducifolios, en bosque caducifolios, 874
 - Arbusto creosote (*Larrea*), 799f, 871, 871f
 - Arrecife Key Largo, 883
 - Archaea**. Véase también Procariontes
características, 8, 8f, 8f, 60, 60f, 344–345, 344f, 345f
clasificación, 312, 312f
como dominio, 8, 8f
descubrimiento de, 316, 344
estructura, 60, 344
evolución de, 313f, 322, 326f–327f, 339
membrana celular, 79
pared celular, 340
transferencia genética, 341
 - Archaeofructus sinensis*, 382f
 - Archaeopteryx*, 432, 432f, 446, 446f, 458
 - Archipiélagos, especiación alopátrica en, 292–293, 293f
 - Arcilla, origen, 356
 - Arcilla. como suelo, características de, 494, 870
 - Arco branquial, 686, 686f
 - Arcos faríngeos, 770, 770f, 772f–773f
 - Ártico**
 - contaminación en, 890, 905, 905f
 - derretimiento de los polos, 859, 859f, 890, 904
 - red trófica, 842–843, 842f
 - Ardilla gris (*Sciurus carolinensis*), 833
 - Ardilla roja (*Sciurus vulgaris*), 833
 - Ardilla(s)
como especies exóticas, 833
voladoras, 451f
 - Ardipithecus ramidus*, 454
 - Área de Broca, 570, 570f, 572
 - Arena, en suelo, 494, 870
 - Arenisca, 266, 267f
 - Arginina vasopresina. Véase Hormona antiidiurética
 - Argón, estructura atómica, 24f
 - Ari, Mary, 13f
 - Aristóteles, 260
 - Armadiños, 264, 264f, 297f
 - Armas biológicas, 214, 214f, 215, 226
 - Armillaria ostoyae*, hongos melíferos 396, 401
 - Armiño, 842f
 - ARN (Ácido ribonucleico)**
como enzima, 321
comparado con el ADN, 216, 217f
doble cadena, 216, 231
estructura, 48, 216, 216f
azúcares, 40
grupos funcionales, 38, 38f
funciones, 216, 217f
nucleótidos, 217f
origen del, 321, 321f
síntesis. Véase Transcripción
 - tipos, 216
viral, 334–336, 337f
viroide, 338
 - ARN de transferencia (ARNt)**
estructura, 221, 221f
funciones, 216, 220, 221, 222, 222f–223f
iniciador, 222, 222f–223f
 - ARN Mensajero (ARNm)**
Casquete (cap) de guanina, 220, 220f
cola de poliadenina, 220, 220f, 231
en clonación de ADNc, 243
estabilidad de, 231
estructura, 220
función, 216, 220, 221, 222, 222f–223f
localización, 231
proceso de post-transcripción, 220, 220f, 231

- traducción, 216–217
transporte, y control de expresión genética, 230f, 231
- ARN ribosomal (ARNr), 216, 220, 221
- ARNr. *Véase* ARN ribosomal
- Arnold, Steven, 782
- Aromatasa, 614
- Arqueano
definición, 270f
origen de la vida y evolución, 270f, 275f, 326f–327f
- Arqueosaurio, evolución del, 442f
- Arrancamoños (*Xanthium*), 516f, 517, 533
- Arrecife, coral, 882–883, 882f–883f
- Asociación Atlética de Colegiales Nacionales (NCAA)
Prueba de orina, 720
- Arritmias, 653, 653f
- Arroyos, como ecosistemas, 879
- Arroz** (*Oryza sativa*)
como alimento, 515
competencia de ratas por, 276f
en la dieta vegetariana, 713
ingeniería genética del, 240, 240f, 255, 592
- Arroz dorado, 240, 240f, 255
- Arrugas, piel, 549
- Arsénico, 276
- Artemisia tridentata*, 820, 829
- Arteria femoral, 645f
- Arteria iliaca, 645f
- Arteria(s)**
aorta mayor, humanos, 645f
estructura, 648f
flujo sanguíneo, 648
función, 648
presión sanguínea, 648f
- Arterias carótidas, 645f, 649, 691
- Arterias coronarias, 645f, 653f
- Arterias pulmonarias, 645f, 693f
- Arterias renales, 645f, 726, 726f
- Arteriolas**
distribución del flujo sanguíneo en, 648–649, 649f
estructura, 648f
función, 648
presión sanguínea en, 648f
- Arteriosclerosis, 652–653, 652f, 653f, 663
- Arthrobotrys* (hongos predadores), 395, 395f
- Arthropoda. *Véase* Artrópodo
- Articulación cartilaginosa, 624, 624f
- Articulación de rótula, 624, 624f
- Articulación fibrosa, 624, 624f
- Articulación sinovial, 624, 624f, 625
- Articulación(es)**, 624, 624f
- artificial/prótesis, 625
- artritis, 625
- bursitis, 625
- definición, 624
- lesiones, comunes, 625
- tipos, 624, 624f
- Articulaciones artificiales, 625
- Artiodáctilos, 269, 269f, 297f
- Artritis reumatoide, 625, 675, 712
- Artritis, 625, 675, 712, 716
- Artrópodo(s)** (*Arthropoda*), 421–427, 421f
características, 404t, 421
desarrollo, 421
eclosión, 613, 613f
evolución de, 270f, 313f
exoesqueleto, 619
órganos excretores, 723, 723f
origen, 406f
sistema circulatorio, 638
sistema nervioso, 554f, 555
sistema respiratorio, 684
- Asa de Henle, 727, 727f, 729, 729f
- Asaro, Frank, 275
- Ascaris lumbricoides* (gusanos redondos parasíticos), 420, 420f
- Ascidia de mar, 435
- Asclepias, 517
- Asco (ascos), 394, 394f
- Ascomcarpo, 394, 394f
- Ascomicetos**, 313f, 391, 391t, 394–395
ciclo de vida, 394, 394f
dispersión de, 400
especies, número de, 391t, 394
patógenos, 399
reproducción, 394, 394f, 395f
simbiontes, 398
usos humanos de, 395
- Ascomicetos. *Véase* Saco fúngico
- Ascosporas, 394
- Asia
■ población, 457
- SIDA en, 676t
- tasa de fertilidad total, 810
- Asma, 388, 865
- Asociación Nacional Atlética Universitaria (AANC), pruebas de orina, 720
- Aspartame, 199
- Aspergillus*, 394, 395, 388, 388f
- Aspirina, 581
- Astenopia, 589
- Astigmatismo, 592
- Astrobiología, 328, 328f
- Astrocitio, 573, 573f
- Atacama, Desierto, 328, 328f, 871
- Ataque cardíaco
causas, 652
factores de riesgo, 694
inhibición del dolor en, 581, 581f
tratamiento, 252, 636, 636f
y músculo cardíaco, 645
- Ataques a las Torres gemelas (WTC) (9/11/2001), identificación de los restos de las víctimas, 247
- Ataques de pánico, 571
- Ataques terroristas del 11 de septiembre, 247
- Ataxia de Friedreich, 122, 122f
- Atmósfera**. *Véase también*
contaminación del aire
capa de ozono, 33, 864
agujero en, 864, 864f
desarrollo de, 118, 323, 370
y vida, desarrollo de, 118, 323, 328, 370
como reserva de agua, 848t
componente de la biosfera, 860
composición
cambios a través del tiempo, 118, 118f, 270f, 330f
evolución de, 118, 118f, 318, 322–323, 326f–327f, 368, 370, 406
investigación sobre, 119
presente, 682
efecto invernadero, 852, 852f
en dióxido de carbono, 119, 356, 682, 851, 859, 859f
en el ciclo del carbono, 850–851, 850f–851f
origen de, 318
y gases invernadero, 851, 852–853, 852f, 853f, 894
y pérdida de selvas tropicales, 875
- Atolón, 882f
- Átomo(s)**. *Véase también* Ión(es)
características, 22
como nivel de organización, 4, 4f–5f
definición, 4, 4f–5f
estructura, 22, 22f, 24–25, 24f, 25f
interacción
tipos de unión, 26–27
y estructura anatómica, 24–25
- ATP (adenosin trifosfato)**
ATP/ADP, ciclo, 97, 97f
como “moneda” energética, 97, 124
como transportador de energía, 101, 101f, 104
estructura, 42, 42f, 97, 97f
fosforilación, 97
- Funciones
acción hormonal, 600, 601f
citocinesis, 148
contracción muscular, 544, 629, 629f, 631, 631f, 632
- fotorrespiración, 116
- fotosíntesis, 115, 115f, 117, 117f
- glicólisis, 126, 126f–127f
- transporte a través de la membrana, 84–85, 85f, 86–87, 86f, 87f, 557
- grupos funcionales, 38, 38f
- vías metabólicas, 101, 101f
- ATP sintasas, 79f, 80f–81f, 112, 130
- ATP síntesis**
control de, 134
desfosforilación de creatina
fosfato, 631, 631f
desórdenes, 122, 122f
en arqueas, 344–345
en cloroplastos, 69
en fermentación láctica, 133, 631, 631f
en fermentación, 124, 132, 132f
en flagelados anaeróbicos, 354
en fotosíntesis, 111, 111f, 112, 112f, 113, 113f, 114, 114f
en glicólisis, 126
en membrana celular, 61, 79f
en mitocondria, 68, 69f
en músculo, 133, 133f, 631, 631f
en quimioautótrofos, 344
en respiración aeróbica, 68, 124, 125, 128, 128f, 129, 129f, 130–131, 130f, 131f, 134, 631, 631f
vías de, 124, 631, 631f
- ATP/ADP ciclo, 97, 97f
- Atrazine, 596, 596f, 614
- Atrio, 646, 646f, 647f
- AUG codón, 220, 221f, 222
- Aumento, en el nivel del mar, 885, 885f
- Australia
■ diagrama de estructura de edades, 811f
- especies exóticas en, 833, 833f
- flora, 377f
- fósiles humanos, 456–457
- Gran Barrera Arrecifal, 882, 882f
- población de, 457, 457f
- procariontes tempranos, 322, 322f
- sequía, 474
- SIDA en, 676t
- Australopithecus*, 454, 458f, 454, 454f, 455f
- Autismo, 184, 256, 793
- automóvil. *Véase también*
combustibles fósiles
y contaminación del aire, 864–865
y emisiones de carbón, 858
- Autopolinización, 506, 506f, 509
- Autosacrificio. *Véase*
Comportamiento altruista
- Autosomas, 186
- Autótrofos, 118
- Auxinas, 526t, 527, 527f, 527t, 528, 529f, 530, 530f, 531, 531f, 534
- AV válvula. *Véase* Atrioventricular (AV) válvula
- AV, nodo. *Véase* Atrioventricular (AV) nodo
- Ave cantora, nutrición, 426
- Ave del paraíso (*Paradisaea raggiana*), 286f
- Avena (*Avena sativa*), como comida, 515
- Avery, Oswald, 204–205
- Aves**
adaptaciones de vuelo, 446–447, 447f
- aves no voladoras, evolución de, 260, 260f
- características, 446–447
- cerebro, 569f
- como dispersadores de semillas, 831
- como polinizadores, 382, 383f, 511t
- comportamiento
anidación 447, 791, 791f, 798, 798f
- aprendizaje, 784–785, 784f
- canibalismo, 791
- cortejo, 286f, 291f, 786f, 788–789, 788
- cuidado parental, 789, 789f
- instinto, 784, 784f
- migración 447, 880
- curva de supervivencia, 805
- de las Islas Galápagos, 257f, 264, 265f, 821
- de las Islas Hawaianas, 293, 293f, 296, 300, 300f, 308f, 309, 309f, 310, 311f, 312, 312f, 314, 315, 315f, 895
- defensas, 824, 824f
- desarrollo, 763, 765, 765f
- diversidad, 434t, 447, 892f
- evolución de, 260, 260f, 304, 313f, 436f, 442, 442f, 443, 445, 446, 446f
- huevos, 741, 741f
- impacto humano en 586, 846, 846t, 890, 896t
- nutrición, 426, 431
- ojos, 589
- pico, 285, 285f, 293f, 446, 446f, 702, 703, 821
- regulación de la temperatura, 446, 733, 733f
- reproducción, 437, 446
- sistema circulatorio. 639, 639f
- sistema digestivo, 702f, 703
- sistema respiratorio, 687, 687f
- sistema urinario, 724
- Avestruz, 260f, 447
- Avetoros, 824, 824f
- Avispas, 426, 427f
- como polinizadores, 511f
- imitaciones de, 825, 825f
- parasitoides, 529, 529f
- Avispón de cara calva, 427f
- Avispón, 427f
- Axón(es), 555, 556, 556f, 560–561, 561f, 564, 564f
- AZT, 336, 677
- Azolla pinnata* (helecho de agua), 377, 377f
- Azúcares simples. *Véase*
Monosacáridos
- Azúcares simples. *Véase*
Monosacáridos
- Azufre
como nutriente en las plantas, 494t
- dióxidos, 865
- en la alimentación, 715t
- B**
- Babosa banana, 416f, 782, 782f
- Babosa con branquias, 683
- Babosa de mar, 417, 613, 613f, 684, 684f
- Babosa, 416
reproducción, 740
sistema respiratorio, 684
- Babuino(s) 611, 611f, 786, 786f
- Bacalao (*Gadus morhua*), 807, 807f
- Bacalao atlántico (*Gadus morhua*), 807, 807f
- Bacillus*, 61f, 316, 340, 340f, 343
- Bacteria gram-negativa, 342
- Bacteria gram-positiva, 313f, 342–343, 343f
- Bacteria magnetotáctica, 8f, 342, 343f
- Bacteria verde no sulfurosa, 313f
- Bacteria verde sulfurosa, 313f
- Bacterias fotosintéticas. *Véase*
Cianobacteria
- Bacteriófago
efectos benéficos del, 335
en investigación de ADN, 205, 205f, 213, 213f, 242
- estructura, 334f, 335
- replicación, 336, 337f
- transducción, 341
- Bacteriorodopsina, 345

Bacteria. Véase también

- Cianobacteria; Procariontes aeróbicos, en lagos, 683
- biopelículas, 61, 61f
- características, 8, 8f, 8t
- clasificación, 312, 312f
- como descomponedores, 840, 843, 855
- como dominio, 8, 8t
- como endosimbionte, 324, 325
- como especies pioneras, 835
- componentes celulares, 75t
- crecimiento poblacional exponencial, 801, 801f
- factores limitantes, 802
- cuerpo fructífero, 342, 343f
- desnitrificación, 855
- en ambientes extremos, 316, 316f
- en clonación de ADN, 242–243, 242f, 243f
- en intestinos, 52, 52f, 103, 343, 710
- en la fermentación, 132
- endosporas, 343, 343f
- estructura, 56f, 60, 60f
- evolución de, 313f, 322, 326f–327f, 339
- éxito de, 339
- éxito evolutivo, 154
- fijación de nitrógeno, 342, 342f, 374, 377, 496, 496f, 819, 819f, 828, 828f, 847, 854, 854f, 855, 857
- fotosintéticas. Véase también Cianobacteria
- gram-negativas, 342
- gram-positivas, 342–343, 343f
- grupos mayores, 342–343
- heterótrofas, evolución de, 326f–327f
- magnetotáticas, 8f, 342, 343f
- pared celular, 340
- patógenas, 52, 52f, 60, 342, 343
- potencial biótico de, 801
- reproducción, 60
- resistencia a antibióticos, 61, 102, 250, 283, 347, 662f
- tamaño y forma, 54f, 61f
- termófilas, 316, 316f, 326f–327f, 342
- transferencia de genes 341, 341f
- Bahía de Bengala, 887, 887f
- Bakane*, 522
- Balance ácido-base, 731
- Balance de polimorfismo, 287
- Balance, sentido de, 583, 583f
- Balantidium coli*, 357
- Ballenas**, 451f
- audición, 576, 578
- ballena asesina (orca), 899
- jorobada, 576
- navegación, 576, 576f
- radiación adaptativa, 297f
- riñones, 725
- su evolución, 269, 269f, 304
- Ballena azul, 451f
- Ballena jorobada, 576
- Ballenas de barbas, 576
- Bambú, 116, 805
- Banana, 249, 519
- Banda de Caspari, 497, 497f
- Banda I, 628f
- Bangiomorpha pubescens*, 323, 323f
- Bangladesh, 810, 887
- Bannkyh, Sergei, 91
- Barba del hombre viejo (*Usnea*), 398
- Barbitúricos, 563
- Bark, 487, 487f
- Barr, Murray, 232
- Barrera hematoencefálica, 568–569, 650
- Barreras de coral, 882f
- Base reproductiva, definición, 798
- Bases, características de, 30
- Basidiocarpo, 396, 396f, 397f
- Basidiomiceto (*Laetiporus*), 397, 397f
- Basidiomicetos**, 313f, 396–397, 397f
- ciclo de vida, 396f
- clasificación, 391, 391t
- número de especies, 391t
- patógenos, 401
- simbiontes, 399
- Basófilos
- en la respuesta inmune, 640f, 641, 661, 661f, 665, 669, 673
- número de, 640f
- origen, 641, 641f
- Bastones (célula), 590, 590f, 591
- Basura, impacto ecológico, 901, 901f
- Baya epígina, 517
- Bayliss, W., 598
- Beagle* (barco), 262–263, 262f–263f
- Bebés de probeta, fertilización in vitro, 199
- Bequerel, Henri, 23
- Beehler, Bruce, 2
- Beethoven, Ludwig von, 184
- Béisbol profesional, uso de esteroides, 616, 720
- Berberis, 510f
- Berg, Paul, 253
- Bergerub, Toha, 780
- Berrendo, dientes, 703, 703f
- Beta-globina, 46, 46f, 693f
- Beta-caroteno, 109f, 110f, 240, 255
- Beta-talasemia, 652
- Beyer, Peter, 240, 255
- Biblioteca genómica, 244
- Biblioteca de ADNc, 244
- Bicapa lipídica. Véase Membrana Celular**
- envoltura nuclear, 64, 65f
- estructura, 43, 43f, 57, 57f, 78, 78f, 79f
- y origen de las células, 136, 321
- Bicarbonato (HCO_3^-)
- como amortiguador, 31, 731
- en el ciclo del carbono, 850–851, 850f–851f
- en intercambio de gases, 692–693
- en la digestión, 707
- reabsorción y secreción, 728, 731
- Bíceps, 626, 626f
- Bifeniles policlorinados (PCBs), 905, 905f
- Bifosfato de ribulosa. Véase RuBP
- Bígaro (*Littorina littorea*), 830–831, 830f
- Bigote(s), 448
- Bilis, 707, 711f
- Biocombustibles, 106, 106f, 120, 121, 121f
- Biodiesel, 106, 875
- Biodiversidad**, 8–9, 8f–9f
- a través del tiempo, 892f
- agricultura y, 894
- animales acuáticos, oxígeno disuelto contenido en agua y, 683
- como riqueza biológica, 902
- de algas, factores de, 830–831, 830f
- en arrecifes de coral, 882f–883f
- en el interior del hábitat, como auto reforzamiento, 834
- en islas, 834–835, 834f, 835f
- evaluación de, 896–897
- evolución y, 10, 10f
- mantenimiento, 902–903, 902f, 903f
- niveles de, 896
- y consumo de recursos, 898
- y desarrollo de la tierra, 898
- y extinciones, 297, 297f, 892
- Biogeografía, 260, 261, 266, 834
- Biología de la conservación, 896–897
- Bioluminiscencia, 102, 102f, 358, 358f
- Biomasa, 106, 850, 868–869, 868f–869f
- esfuerzos de preservación, 897
- suelos, 870, 870f
- Biosfera**
- como nivel de organización, 4f–5f, 5
- definición, 4f–5f, 5, 860
- impacto humano en, 890 (*Véase Contaminación*)
- amenazas actuales, 894–895
- aseguramiento de, 896–897

- basura, 901, 901f
- deforestación, 368, 368f, 848, 849f, 855
- desertificación, 900, 900f
- ecoregiones amenazadas, 897, 897f, 897t
- efectos del desarrollo y el consumo, 898–899, 898f
- especies en peligro o amenazadas, 893, 894–895, 894f, 896, 896t, 897, 898
- extinciones, 893, 893f
- severidad de, 890
- ubicuidad de, 890, 890f
- Bipedalismo, 452, 452f, 453f, 454, 620
- Bisfenol A (BPA), 167, 167f
- Bisonte (*Bison bison*), 789f, 827, 827f, 827f
- Bivalvos, 416f, 417, 417f, 618–619
- Blair, Tony, 248
- Blanqueamiento de coral, 410, 882, 882f
- Blastoceles, 760, 760f–761f, 768, 768f–769f
- Blastocisto, 763, 767, 767t, 768, 768f–769f
- Blastodisco, 763
- Blastómero, 760, 762–763
- Blástula, 760, 760f–761f, 761, 763
- Boca (cavidad oral)
- arqueas, 345
- digestión, 705, 706t
- flora normal, 663
- fumar y cáncer, 695f
- funciones, 688f, 704f, 705
- gingivitis, 663
- pH de, 705
- Bocas de Dragón (*Antirrhinum*), color en, 176, 176f
- Bochornos, 747
- Bochornos, en menopausia, 747
- Bocio, 606, 606f, 607
- Bogue, 308f
- Bolsa de pastor (*Capsella*), 515f
- Bomba de sodio-potasio, 85, 85f, 557–559, 557f, 558f–559f
- Bombas de calcio, 79f, 80f–81f, 85, 85f, 560–561, 630, 630f
- Bonifacio, Alejandro, 385, 385f
- Bonobo, 452, 452f, 455
- Borreliosis (Enfermedad de Lyme), 343, 422
- Bosque**
- caducifolio
- suelo, 870, 870f
- templado, 868f–869f, 874, 874f
- tropical, 874, 870, 870f, 874, 875, 875f
- de coníferas, 876, 876f, 868f–869f
- boreal (taigas), 868f–869f, 876, 876f
- ecoregiones en peligro, 897f
- montano, 876, 876f
- suelo, 870, 870f
- deforestación, 368, 368f, 848, 849f, 855
- magnitud global de, 387f
- subcaducifolio, 874
- templado, 875
- caducifolio, 868f–869f, 874, 874f
- ecoregiones amenazadas, 897t
- tropical
- caducifolio, 874
- ecoregiones amenazadas, 897t
- en Nueva Guinea, nuevas especies en, 2, 2f
- perennifolio 870, 870f, 874, 875, 875f
- seco, 868, 868f–869f
- tropical 870, 870f, 874, 875, 875f
- tropical seco, 868, 868f–869f
- Bosque caducifolio
- suelo, 870, 870f
- templado, 868f–869f, 874, 874f
- tropical, 874
- Bosque de coníferas (taigas), 868f–869f, 876, 876f

- Bosque de coníferas montano, 876, 876f
- Bosque de coníferas**, 876, 876f, 868f–869f
- boreal (taigas), 868f–869f, 876, 876f
- ecoregiones en peligro, 897f
- montano, 876, 876f
- suelo, 870, 870f
- Bosque de Klamath–Siskiyou, 897, 897t
- Bosque seco, 868f–869f, 873
- Bosque subcaducifolio, 874
- Bosque templado**, 875
- caducifolio, 868f–869f, 874, 874f
- conífero, 868f–869f
- ecoregiones en peligro de extinción, 897t
- Bosque tropical perennifolio**
- características de, 874
- ecoregiones en peligro, 897t
- en Nueva Guinea, nuevas especies en, 2, 2f
- pérdida de, 875, 875f
- suelo, 870, 870f
- Bosque tropical**
- caducifolio, 874
- pérdida de, 875, 875f
- suelo, 870, 870f
- perennifolio
- características de, 874
- seco, 868, 868f–869f
- Bosque, seco, 868f–869f, 873
- Bosques boreales de coníferas (taigas), 868f–869f, 876, 876f
- Botulismo, 33, 343, 633
- Bouchard, Claude, 717, 717f
- Bradicardia, 653, 653f
- Bradshaw, Ken, 860
- Bradyrhizobium*, 496
- Braille, 571
- Branquias(s)**
- almeja, 417f
- arácnido, 684
- babosa marina, 684, 684f
- cefalópodo, 418
- definición, 437, 684
- evolución de, 437, 684
- función, 639, 686, 686f
- invertebrados, 684, 684f
- molusco, 416, 416f
- pez
- estructura, 686, 686f
- función, 686, 686f
- Branson, Herman, 206
- Brasil, datos demográficos, 810f
- Brasinoesteroides, 527
- Briófitas**, 374–375, 374f
- ciclo de vida, 372, 372f, 374–375, 375f
- especies, número de, 370f
- evolución de, 370, 370f, 371f, 386f
- reproducción, 373, 374–375, 374f, 375f
- Brock, Thomas, 316, 316f
- Brodifacoum, 298
- Bromadiolona, 299
- Bronceado, efectos en la piel a causa del, 549
- Bronquiolo, 688f, 689
- Bronquios, 689
- Bronquitis crónica, 694, 695f
- Bronquitis, crónica, 335, 694, 695f
- Brote
- lateral (axilar), 476f, 480, 508
- terminal (extremo), 476f, 480
- Brote apical. Véase Yema apical
- Brote del meristemo apical, 477, 477f, 480, 480f, 524
- Brote**, angiosperma, 476, 476f
- dirección y tasa de crecimiento, control de, 530–531, 530f, 531f
- estructura primaria, 480–481, 480f, 481f
- “Brotes excesivos” efecto, 522
- Brown, Robert, 56
- Brundtland, G. H., 695
- BSE. Véase Encefalopatía espongiforme bovina

- Bt* (*Bacillus thuringiensis*), 250, 251f
Bt gen, 250, 251f, 289
 Buceo en mar profundo, 696–697, 697f
 Buey almiscletero (*Ovibos moschatus*), 790–791, 791f
 Búho nival, 842f
 Búho manchado del norte, 804, 897
 Búhos
 manchado, 804, 897
 nival, 842f
 ojos, 587, 587f
 Bulbo de Krause, 580, 581f
 Bulbo olfatorio, 582, 582f
 Bulbo, planta, 489, 489f
 ■ Bulbos de luz incandescente, 95
 Bunkley-Williams, Lucy, 882
 Bursa, 625, 627f
 Bursitis, 625
 Byron, Lord, 184
- C**
- Caballitos del diablo (Zigópteros), 426, 427f
 Caballo de mar, 439f
 Caballo(s)
 extremidades, estructuras homólogas, 304
 radiación adaptativa, 297f
 Cabeza, insecto, 424, 424f
 Cacao (*Theobroma cacao*), 515, 520, 520f
 Cacerolas de Mar (*Limulus polyphemus*), 422, 422f, 431, 685f
 Cachalote (*Physeter macrocephalus*), 697, 697f
 Cacto (s)
 clasificación, 260f, 261
 como planta CAM, 117, 871
 espinas, 465, 465f
 sistema de raíces, 484
 Cadena trófica, 841, 841f
 acuática, 843
 detritívora, 843, 880, 884
 pastoreo, 842–843
 y magnificación biológica 846, 846f
Cadena de transferencia de electrones
 definición, 101
 desórdenes, 122
 en fermentación, 124
 en fotosíntesis, 101, 112–113, 113f, 114, 114f
 en respiración aeróbica, 124, 130–131, 130f, 131f
 evolución de, 118
 Cadera. Véase también Cintura pélvica
 articulaciones, 624, 624f
 recolocación de, 625
 Cadherina, 80f–81f
 ADNc (ADN complementario)
 armado de, 243
 clonación de, 243
Caenorhabditis elegans, 420, 420f
 Café (*Coffea*), 515
 Cafeína
 ■ barrera hematoencefálica y, 569
 como defensa en plantas, 824
 ■ efectos, 563
 ■ en el embarazo, 775
 Chancro del castaño, 831t
 Caimán, 445, 445f
 Caja torácica, 620, 620f, 621f, 689, 690, 690f
 Calamares, 416f, 417, 418, 418f, 587
Calcio
 como nutriente en plantas, 494f
 en el hueso, 622, 623
 en el suelo, 855
 en función muscular, 85, 85f, 629, 629f, 630, 630f
 Calcitonina
 acción, 605t, 606, 623
 como hormona peptídica, 600t
 fuente, 599f, 605t, 606
 Calcitriol, 607
 Cálculo biliar, 707, 716
- Caléndula acuática (*Caltha palustris*), 510f
 ■ Calentamiento global, 853, 853f
 causas del, 119
 impacto del, 119, 838, 838f, 866, 877, 882, 904
 pérdida de la selva tropical y, 875
 y cambio climático, 474
 Calicivirus, 833
 Cáliz, 508, 508f
 Calor, 747
 Caloría(s), 712, 716
 Calvatia (bejín), 397, 397f
 Calvin, Melvin, 23, 362
 Camaleón mexicano, 816
 Cámara de Bowman, 727, 727f, 728, 728f
Camarhynchus pallidus (Pinzón carpintero), 265f
 Camarón bandeado del coral, 883f
 Camarón, 423
 Cambium suberígeno, 477f, 486f, 487, 487f
 Cámbium, 477f, 486–487, 486f, 499f
 Cameleón, 444, 545f
 Camélidos, 292, 292f
 Camello(s), dromedario, 734, 734f
 Camma (híbrido llama–camello), 299
 Campaña global contra el SIDA, 677f
 Campo magnético, de la tierra, habilidad animal sensorial, 595
 ■ Camptodactilia, 181, 181f, 196t
Camptosaurus, 432
 Camuflaje, 444, 824, 824f, 825, 825f
 Caña de azúcar (*Saccharum officinarum*), 106, 120, 379f
 Canadá, diagrama de estructura de edad, 811f
 Canal auditivo, 584, 584f–585f
 Canal(es), oreja, 583, 583f
 Canales de calcio, 560–561, 581
 Canales de sodio, 564, 564f
 Canales de transportación activados por voltaje, 557, 557f, 558, 558f–559f
 Canales semicirculares, 583, 583f
 ■ Cáncer cervical, 150f, 658, 658f, 679, 679f, 754
 ■ Cáncer de colon, 595, 710, 716
 ■ Cáncer de seno
 factores de riesgo, 615, 716
 mutaciones genéticas y, 238, 281
 restricción preventiva del seno, 229, 238
 tabaquismo y, 680
 tratamiento, 228, 228f
 ■ Cáncer pulmonar
 radón y, 699, 699f
 tabaquismo y, 680, 695f
 tasa de supervivencia, 680
 ■ Cáncer. Véase Cáncer de mama; cáncer de colon; cáncer de pulmón; Tumor(es)
 características de, 151
 células, desplegamiento de antígenos, 672
 cervical, 150f, 658, 658f, 679, 679f, 754
 de próstata, 743
 dieta y, 595, 713
 en el SIDA, 676, 676f
 en los ovarios, 211, 228
 factores de riesgo y, 716
 investigación, 151, 153, 153f, 239
 leucemias, 254, 652
 linfomas, 652
 metástasis, 151, 151f
 mutación genética y, 209, 225, 228, 238, 239, 281
 nitritos y, 33
 obesidad y, 700
 piel, 151f, 225
 radiación UV y, 471
 regulación genética en, 249
 retrovirus y, 538
 tabaquismo y, 680
 tecnología de imagen, 23f
 teléfonos celulares y, 573
- terapia génica y, 254
 testicular, 743
 tratamiento, 151, 254, 875
Cándida, 395f, 399
 Cangrejo araña, 423
 Cangrejo azul, 613f
 Cangrejo rey, 65
 Cangrejo violinista, 785, 788, 788f
Cangrejo(s)
 características, 421f, 423
 ciclo vital, 423f
 cromosomas, número de, 65
 “de concha blanda”, 613f
 exoesqueleto, 619
 muda, 613, 613f
 respiración, 684
 Canguro de manto dorado, 2f
 Canguro, 2f, 297f, 450, 741f
 Caninos, dientes, 448, 448f, 705, 705f
Cannabis. Véase Mariguana
 Cañón Providence, Georgia, 495f
 ■ Cándula, posangioplastia, 653
Capa de ozono, 33, 864
 ■ agujero en, 864, 864f
 desarrollo de, 118, 323, 370
 y vida, desarrollo de, 118, 323, 328, 370
 Capa superior del suelo, 495, 495f
Capacidad de carga, 802–803, 802f, 803f
 ■ y crecimiento de la población humana, 808–809, 808f, 809f, 812–813, 813f
 ■ y desarrollo económico, 812–813, 813f
Capas de germinales, 546. Véase Ectodermo; Endodermo; Mesodermo
 animal, 404, 404f, 760, 760f–761f, 761, 764
 cnidario, 410, 410f
 humanas, 770, 770t
 Capas de tejidos. Véase Capas germinales
 Capas rocosas, 258, 258f, 261, 266, 267f, 270, 271f
 Capilar glomerular, 728, 728f
Capilar(es)
 estructura, 648f, 650
 flujo sanguíneo, 638, 638f, 639f
 función, 648, 650–651, 650f
 presión sanguínea en, 648f
 Capilares linfáticos, 654–655, 654f
 Capilares peritubulares, 727, 727f, 728, 728f, 730, 730f, 731
 Capilares pulmonares, 688f, 689, 692
 Capilares sistémicos, presión parcial en, 693f
 Cápsula bacterial, 60, 60f
 Cápsula (capa de limo bacteriano), procariótico, 340
 Cápsula renal, 726, 726f
 Cara
 control cerebral de la, 570f
 huesos, 620, 621f
 percepción sensorial, 580, 580f
 Caracol terrestre (*Helix aspersa*), 685f
 Caracoles cónicos (*Conus*), 402, 402f, 581
Caracoles, 416, 416f
 caracol común (*Littorina littorea*), 830–831, 830f
 con branquias, 683
 en zonas costeras, 881
 reproducción, 741f
 sistema respiratorio, 684, 685f
 variación fenotípica en, 278f–279f
Caracter(es) (cladística), 303, 303f
 características bioquímicas, 308
 desplazamiento de características, 821
 matriz de caracteres, 310
Caracter(es). Véase Fenotipo
 adaptativos, 10
 ADN como fuente de, 7
 dimorfismo, 278
 polimorfismos, 278
- variación dentro de las poblaciones, 278, 278f–279f
 Caracteres adaptivos, 10, 265
 Caracteres del comportamiento, 278
 Caracteres morfológicos, 278
 Caracteres recesivos ligados a X, daltonismo, 191, 191f, 196t, 592
 Caracteres sexuales, secundarios, en humanos, 187
 Características culturales, transmisión de, en animales, 790–791, 791f
Carbaminio hemoglobina (HbCO₂), 692
 Carbohidratos complejos. Véase Polisacáridos
 Carbohidratos de cadena corta. Véase Oligosacáridos
Carbohidratos, Véase Monosacáridos; Oligosacáridos; Polisacáridos
 conversión en grasas 134, 711
 digestión de, 706, 706t
 energía almacenada en, 95
 estructura, 40
 origen, 326f–327f
 recomendaciones dietéticas, 712, 713
 rutas de descomposición, 124–125, 125f
 síntesis en cloroplastos, 69
 tipos, 40–41, 50t
 Carbón
 formación, 378
 fuentes, 106
 ■ y contaminación del aire, 846
 Carbonato de calcio, en arrecifes de coral, 882
 Carbono 12, 268, 268f
 Carbono 14, 268, 268f
Carbono. Véase Moléculas orgánicas
 ácidos grasos, 34, 42, 42f
 como nutriente de plantas, 494t
 conducta de enlace
 anillos de, 36, 36f, 48, 48f
 esqueleto de, 36, 42, 42f
 datación de carbono, 23
 en nucleótidos, 207f, 208, 208f
 estructura, 24f
 isótopos, 22
 número atómico, 22
 ■ Carcinoma de células escamosas, 151f
 Cardinal, 446f
 Cardo, 516
 Carga, de partículas subatómicas 22
 Caribú (*Rangifer tarandus*), 803f, 822, 822f
 Cariotipo, 187, 187f, 192, 193
 ■ Carne
 curada, 33
 proteínas en, 713
 recomendaciones alimenticias, 712, 713
 Carnívoros
 como consumidores, 840, 844, 844f, 845f
 radiación adaptativa, 297f
 Carotenoides, 69, 109f, 121
 Carotenos
 α-caroteno, 109f
 β-caroteno, 109f, 110f, 240, 255
 Carpa, 683
 Carpel, 170f, 233, 233f, 382f, 508–509, 508f, 512, 512f–513f
 Carpintero Real (*Campephilus principalis*), 893, 893f
 ■ Carragenina
 Carroll, Lewis, 154
 Carson, Rachel, 846
 Cartilago
 esqueletos de embriones vertebrados, 622
 estructura y función, 542, 542f
 Casquete de guanina (cap), en ARNm, 220, 220f
 Castaño de Indias (*Aesculus hippocastanum*), 534f

- Castor, 831
Catalasa, 99, 105
Cataratas, 592, 593f
Catarina, 427f
Catastrofismo, 262
Caulerpa taxifolia (alga invasiva), 832, 832f
Cavidad abdominal 546, 546f
Cavidad amniótica, 768, 768f–769f, 770f
Cavidad coriónica, 768f–769f, 770f
Cavidad corporal, 407, 407f
 animal, 405, 405f
 humana, 546, 546f
Cavidad craneal, 546, 546f
Cavidad del manto, 416, 416f
Cavidad espinal, 546, 546f
Cavidad nasal, funciones, 688f, 689
Cavidad oral. Véase Boca
Cavidad pélvica, 546, 546f
Cavidad sinovial, 627f
Cavidad torácica, 546, 546f
Cayos de Florida, 292
- Caza ilegal, 894–895
 - Caza de brujas, ergotismo y la, 399
- Cebada (*Hordeum vulgare*), 515, 528, 528f
Cebador (primer)
 en la reacción en cadena de la polimerasa, 245, 245f
 en secuenciación de ADN, 245, 245f
Cebolla (*Allium cepa*), 146f, 147f, 489, 489f
Cecílido, 440, 441
Cecum, 710, 710f
Cefalización, 404, 405f, 554
Cefalópodos, 416f, 417, 418, 418f, 587, 587f
Cefalosporina, 395
- Ceguera del río (oncercosis), 592
 - Ceguera nutricional, 592
- Ceguera, causas de, 592
Celacantos (*Latimeria*), 296, 313f, 439, 439f
Celera Genomics, 248, 248f
Célula embrionaria de pez blanco, 146f, 147f
Células de cartílago (condrocito), 542, 542f
Celoma, 405, 405f, 770
 anélido, 414
 humano, 546
 lombriz, 414, 415f
Célula amacrina, 590, 590f, 591
Célula bipolar, 590, 590f, 591
Célula blanco, para las hormonas, 600
Célula calciforme, 660f
Célula en forma de flama (planaria), 412, 412f, 722, 722f
Célula presináptica, 560–561, 561f
Célula T. Véase Linfocito T
Célula(s). Véase Células animales; Núcleo, celular; Células de plantas
 almacenamiento de energía, en enlaces químicos, 96
 como nivel de organización, 4, 4f–5f
 definición, 4, 4f–5f
 estructura, 56–57, 56f
 eucariontes
 citoesqueleto, 72–73, 72f
 estructura y componentes, 56, 56f, 62, 62f, 62t, 63f, 70, 70f, 73, 73f, 75t
 respiración aeróbica y, 124
 humano
 división fuera del cuerpo, 140, 140f
 investigación en, 140, 140f
 microscopía, 58, 59f
 observaciones tempranas, 54–55
 origen, 320–321, 320f, 321f
 procariontes
 estructura y componentes, 56, 56f, 60–61, 60f, 75t, 340, 340f
 forma y tamaño, 340, 340f
 rutas de síntesis de ATP, 124
 tamaño y forma, 54, 56–57, 56f, 59f
 turgencia, 88–89, 89f
Células acompañantes, 479, 481f, 502, 502f, 503f
Células animales
 citocinesis en, 148–149, 148f
 estructura y compuestos, 56f, 63f, 75t
 mitosis en, 146f, 147f
Células asesinas naturales (NK, natural killer cells), 661, 661f, 667, 669, 673
Células B. Véase Linfocitos B
Células de guarda, 500–501, 500f
Células de la glándula salival, cromosomas politénicos en, 231, 231f
Células de Leydig, 744, 744f, 745, 745f
Células de memoria, 667
Células de Schwann, 564, 564f, 573
Células de Sertoli, 744, 744f, 745, 745f
Células del colénquima, 478, 478t
Células del haz vascular, 116f, 117, 117f
Células dendríticas
 en respuesta inmune, 548, 661, 661f, 664, 666, 666f, 667, 667f, 669, 670, 670f, 672, 672f
 VIH y, 676
Células dentadas, 708, 708f
Células efectoras, en respuesta inmune, 666–667, 667f
 células B efectoras, 666–667, 667f, 670f, 671, 671f
 células T efectoras, 666–667, 667f, 670f, 672–673, 672f
Células empalizadas, 116f, 483, 483f
Células espermáticas, definición, 156
Células eucariontes
 Citoesqueleto, 72–73, 72f
 Estructura y componentes, 56, 56f, 62, 62f, 62t, 63f, 70, 70f, 73, 73f, 75t
 Respiración aeróbica y, 124
Células fotosintéticas. Véase Cloroplasto(s)
Células germinales
 masculinas, 744
 meiosis y, 156
 mutación genética en, 225
 Células gliales, 554, 564, 573, 573f
 Células HeLa, 140, 140f, 141, 151, 152, 153, 153f
Células horizontales, 590, 590f, 591
Células madre
 adulto, 538
 ■ aplicaciones, 211, 538, 549
 definición, 640
 embrionarias, 538
 ■ investigación sobre, 18, 538, 538f, 549
 médula ósea, componentes sanguíneos, 640, 641f
Células madre del endospermo, 512, 512f–513f, 513
Células mesófilas Véase Mesófilo, 116f, 117, 117f
Células musculares
 contracción de, 72, 85, 85f, 544, 561
 contracción muscular, 632, 632f
 control nervioso, 630, 630f
 disrupción por enfermedad o toxinas, 633, 633f
 energía para, 631, 631f, 632
 modelo de filamentos deslizantes, 629, 629f, 646
 troponina y tropomiosina en, 630, 631f
 reemplazo de, 538
Células de parénquimas, 478–479, 478t, 483, 486, 497, 502
Células naive, 666, 667f, 669
Células nerviosas, reemplazo de, 538
Células NK. Ver células asesinas naturales
- Células pétreas, 479f
Células pigmentadas, dérmicas, 548, 549f
Células pilosas, 583, 583f, 584f–585f, 585, 586, 586f, 595
Células presentadoras de antígenos (APC), 666, 672f
Células somáticas, mutaciones genéticas, en, 225
Células T ayudadoras, 661f, 667f, 670, 671, 672–673, 672f, 676
Células T citotóxicas, 661f, 667, 667f, 672–673, 672f, 673f, 676
Células T de memoria, 666, 667, 667f, 670, 670f, 671, 672–673, 672f
Celulosa
 digestión de, 703, 845
 en células vegetales, 41, 96
 estructura, 40, 41, 41f
 y producción de etanol, 106
Centeno (*Secale cereale*), 484, 515
Centriolo, 63f, 73, 158f–159f
 funciones, 62t, 75t
Centro Nacional para VIH, 677f
Centrómeros, 143, 143f, 146
Centros para la Prevención y Control de enfermedades, 13f
Centrosomas, 146, 147f
Cepa, definición, 339
Ceras, 43, 50t
Cerdo(s)
 ■ como fuente de órganos humanos, 253
 parásitos, 826f
 ■ transgénicos, 252, 252f
Cerebro, 568, 568f, 569, 569f
Cerebro
 animal, procesamiento de los sentidos datos, 579, 579f
 araña, 422f
 barrera hematoencefálica, 568–569, 650
 cocodrilo, 444f
 fuente de energía, 711
 humano, 555f
 anatomía, 569, 569f
 corteza somatosensorial, 580, 580f
 drogas psicoactivas, 563
 evolución, 455
 experimentos de división de cerebro, 572, 572f
 formación de, 770, 773
 tumores, 573
 irrigación, 649f
 lesión/infección, sistema inmune respuesta, 573
 lombriz de tierra, 415, 415f
 peces, 439f
 planaria, 412, 412f
 primates, evolución de, 453
 proteínas, evolución de, 455
 regulación hormonal, 605t
 reptiles, 442
 rotífero, 419f
 vertebrados, 555, 568, 568f, 569f
- Cerveza, fermentación, 395
- Cérvix, humano, 746, 746f, 747t, 776, 776f
Cestodo *Scolex*, 413, 413f
Céstodo. Véase Planaria
■ Cetoadicidosis, 609
CFCs. Véase Clorofluorocarbonos
CFTF, 76, 76f, 90, 91
Chantarelas, 397, 397f
Chaos carolinense (amiba), 87f
Chaparral, 873, 873f, 897f
Chapman, John (Johnny Appleseed), 519
Chara (alga carófito) 363, 363f
Charalambous, Haris, 171, 171f
Charales, 363, 363f, 370
Chargaff, Erwin, 206
Chase, Martha, 205, 205f, 213, 213f
Chen, Kuang-Yu, 503
- Chernobyl planta nuclear, desastre en, 865f
- Chicharo común (*Pisum sativum*)
 anatomía, 170f
 características de, 170–171, 170f
 cromosomas, 171f
 experimentos Mendelianos, 170–174, 170f, 172f, 173f, 175f, 178
 hormonas, 526
 número cromosómico, 144, 167, 178
Chicxulub, Cráter, 443
Chile, Desierto de Atacama, 328, 328f, 871
Chimpancé(s)
 clasificación, 452
 desarrollo, 306–307, 307f, 459f
 genes, 256
 caracteres culturales, transmisión de, 790–791, 791f
 uso de herramientas, 455
China
 ■ desertificación en, 900
 ■ diagrama de estructura de edades, 811f
 ■ emisiones de carbono, 858
 ■ enfermedad, 346, 346f, 347
 ■ planes de reforestación, 387
 ■ población, 810
 ■ poblamiento de, 457, 457f
 ■ programas de control de población, 810–811
 ■ sequía, 474
 ■ taza de fertilidad total, 811
 ■ y desarrollo económico, 813
Chinche boticario, 827
Chinches (*Cimex lectularius*), 424, 425f, 427
Chinn, Mari, 106f
Chips de ADN, 249, 249f
Chironex (avispa marina), 411f
Chladophora (alga verde), 110, 110f, 363
Chlamydia, 313f, 343, 592, 754, 754f, 755
Chlamydomonas (alga verde), 362, 362f
Chlorela, 362
- Chocolate, fuente de, 520
 - Choque anafiláctico, 673, 673f
 - Choque de insulina, 609
- Chordata. Véase Cordados
Chukwa, Nikem, 758
Churchill, Winston, 184
Cianobacteria, 8f
 características de, 342, 342f
 en lagos, 878
 en líquenes, 398
 evolución de, 313f, 322, 322f, 326f–327f
 fijación de nitrógeno, 342, 342f, 374, 377, 854
 fotosistemas, 114
 pigmentos, 109
Cianuro de sodio, 883
Cianuro, 138, 276
Cicada, 290, 290f, 426, 426f
Cicadas, 380, 380f
 especies, número de, 370f
 evolución de, 270f, 313f, 368, 371, 371f, 373, 379
Ciclos, 806f, 807, 807f
Ciclo Calvin–Benson, 115, 115f, 116–117, 117f
Ciclo cardíaco, 646, 647, 647f
Ciclo celular
 disrupción del, 144
 mecanismos de control, 144, 150–151, 150f
 puntos de control, 150
 resumen, 144, 144f
Ciclo de Krebs (ciclo del ácido cítrico), 125, 125f, 128–129, 129f, 131f, 135f
Ciclo del ácido cítrico. Véase ciclo de Krebs
Ciclo del carbono, 850–851, 850f–851f
 carbono atmosférico y, 119, 356, 851
 diatomeas y, 360

- disrupción humana del, 119, 851
foraminíferos y, 356
fotosíntesis y, 119, 850f–851f, 851
- Ciclo del fósforo, 856–857, 856f
- Ciclo del nitrógeno, 854–855, 854f
- Ciclo menstrual, 747
- dolor/incomodidad en el, 747
humano, sincronización del, 793
- Ciclo ovárico, humano, 748–749, 748f, 749f
- Ciclos biogeoquímicos**
ciclo del agua, 847–848, 847f, 848f, 856
ciclo del carbono, 119, 356, 360, 850–851, 850f–851f
ciclo del fósforo, 856–857, 856f
ciclo del nitrógeno, 854–855, 854f
definición, 847, 847f
- Ciclos de vida**
algas rojas, 364, 364f
algas verdes, 362, 362f, 372f
angiosperma, 372f, 384, 384f, 509, 509f, 512, 512f–513f
Apicomplexa, 359, 359f
bacteriófago, 336, 337f
briófitas, 372, 372f
cangrejos, 423f
céstodo, 413, 413f
cnidarios, 410–411, 411f
coníferas, 381, 381f
diatomeas, 353
esquistosomiasis (*Schistosoma*), 413f
eudicotiledóneas, 535f
gimnospermas, 372f, 381, 381f
gusano plano, 412–413, 413f
helecho (*Woodwardia*), 377f
helecho, 372f
hepatáticas, 374, 374f
hongos, 390
 ascomicetos, 394, 394f
 basidiomiceta, 396f
 zigomicetos, 392, 392f
lirios (*Lillium*), 384f
musgos, 374–375, 375f
Neurospora, 394, 394f
planta, 162, 162f
plantas terrestres, 372, 372f
procariontes, 340–341, 341f
protistas, 353, 353f
rana leopardo (*Rana pipiens*), 760–761, 760f–761f
virus, 334, 336–337, 336f, 337f
- Ciencia natural, primeros trabajos en, 260–266
- Ciencia, cuestiones morales y, 11.
 Véase Problemas éticos
- Cienpies, 421f, 424, 424f
- Cigarras, 426
- Cigospora, hongos, 392, 392f
- Cigoto(s)**
algas, 362f, 364f
angiospermas, 512f–513f, 513, 515
animal, 760, 760f
briófita, 375f
definición, 157
esponjas, 409
gimnospermas, 381f
hongos, 394f, 396f
humano, 767, 767f
plantas terrestres, 372, 372f
plantas vasculares sin semilla, 377f
plantas, 162, 509, 509f
segmentación. Véase Segmentación
- Ciliados, 313f, 352f, 353i, 357, 357f
- Cilio(Cilios)**
de células epiteliales, 541
de células pilosas, 583, 583f
de tejido respiratorio, 463f, 660f, 680, 689, 694, 694f
en el sistema inmune, 660f, 663
eucariontes, 73
Paramecium, 357, 357f
- Cinasa(s), punto de control en el ciclo celular y, 150
- Cinetocoro, 143
- Cinetoplástitos, 353t, 354f, 355
- Cintura escapular
ave, 447f
humano, 620, 621f
vertebrado, 620, 620f
- Cintura pélvica
articulaciones, 624
ave, 447f
humano, 620, 621f
vertebrado, 620, 620f
- Ciperáceas (*Carex*), 516
- Ciprés calvo (*Taxodium distichum*), 488, 488f
- Cipreses, 876
- Circón, 268
- Circuito sistémico, 639, 644, 644f, 648, 648f
- Circuitos pulmonares, 639, 644, 644f, 648
- Cirrosis del hígado, 103, 103f
- Cirugía bypass gástrico, 700, 700f
- Cirugía de bypass coronaria, 652–653, 653f
- Cirugía ocular con láser (LASIK), 592
- Cisteína, 713
- Citocinas, 660t, 661, 661f, 664, 665, 666, 669, 670f, 671, 672–673, 673
- Citocininas, 526t, 527, 527t
- Citocromo b, secuencia de aminoácidos, 308–309, 308f, 309f, 315f
- Citocromo c oxidasa, 138
- Citocromo P450, 505, 505f
- Citoesqueleto
células eucariontes, 62, 63f, 72–73, 72f, 75t
células procariontes, 75t
componentes del, 72, 72f
- Citoplasma**, 56, 56f, 64f
células procariontes, 60f, 61
de célula cancerígena, 151
en división celular, 142
en fermentación, 124, 124f
glicólisis en, 125f, 126, 126f–127f
Citosina (C), 48f, 206, 206f, 216, 217f, 218
- Citocinesis (división citoplásmica)**
células vegetales, 148f, 149
en células animales, 148–149, 148f
en el ciclo celular, 144, 144f
- Citrato, 128, 129f
- Ciudad de México, 852f
- Civilización Acadia, colapso de, 474
- Civilización Inca, 385
- Civilización Maya, caída de, 474, 474f, 491
- CJD. Véase enfermedad Creutzfeldt–Jakob
- Cladística**, Véase Caracter(es)
análisis de parsimonia en, 310, 310f
definición, 303
- Clado, definición, 303
- Cladogramas, 303, 303f
- Clark, Larry, 786
- Clase, en nomenclatura Linneana, 302, 302f
- Clasificación. Véase Taxonomía
- Clave, especies, 830–831, 831f
- Claviceps purpurea*, 399, 399f
- Clavícula, 620, 621f
- Clima**
ciclos, 888
El Niño y el, 886
monzones, 867
sombra orográfica, 866–867, 867f
- Clima**. Véase calentamiento global
bosque tropical perennifolio, 874
bosque tropical caducifolio, 874
corrientes oceánicas y, 866, 866f
definición, 862
desierto, 871
chaparral, 873
Eoceno, 331f
erupciones volcánicas y, 457
gases de invernadero y, 852–853, 852f, 853f
impacto de asteroides y, 443
- pastizales, 872
- periodo Cámbrico, 406
- periodo Ordovícico, 368
- periodo Pérmico, 371
- regional, origen de, 862
- sabanas, 873
- y biomas, 868–869
- y dispersión humana temprana, 457, 457f
- Clinton, William “Bill”, 248
- Clitelio, 415, 415f
- Clitoris, 746–747, 746f, 750
- Cloaca
ave, 702f, 703, 757
pez, 439f
reptil, 444, 444f
- Clonación**
■ beneficios potenciales de la, 202
- como problema ético, 202, 203, 211, 212
- de ADN, 242–243, 242f, 243f
de células, 242–243
- de humanos, 202, 211
- de plantas, 518, 518f
- reproductiva, 202, 202f, 210–211
- terapéutica, 211, 212
- Clonación terapéutica, 211, 212
- Cloro
como nutriente de plantas, 494f
estructura atómica, 24f, 25, 25f
- Clorofilas**
clorofila a, 109, 109f, 110f, 112
clorofila b, 110f
en cianobacterias, 342
en fotosíntesis, 69
fluorescencia, 58, 59f
tipos y características, 109, 109f
- Clorofluorocarbonos (CFCs), 852, 853f, 864
- Cloroplasto(s)**
ADN, en análisis filogenético, 309
algas rojas, 364
algas verdes, 362
definición, 111
en células eucariontes, 62f, 63f
estructura, 111, 111f
euglenoide, 355
evolución de, 313f, 324–325, 326f–327f, 342
funciones, 62t, 69, 69f, 75t, 111
origen, 324–325, 326f–327f
- Cloruro de sodio (NaCl; sal de mesa), 26, 26f, 28, 31. Véase Salinidad
- e hipertensión, 653
- Clostridium*, 33, 343, 633, 662
- CML. Véase Leucemia mieloide crónica
- Cnidarios (Cnidaria)**, 410–411, 411f
características, 404f, 410
ciclo de vida, 410–411, 411f
clasificación, 407f
diversidad, 410
esqueleto hidrostático, 618
evolución de, 313f
red nerviosa, 554, 554f
respiración, 684
- Cnidoblastos, 410, 410f, 819, 824
- Coagulación, 642
- Coanoflagelados, 313f
clasificación de, 352f
origen colonial, y animal, 406, 406f
- Cocaína, 563, 563f
- Coccidioides*, 399
- Coccidioidomycosis (fiebre del valle), 388, 399
- Coccix humano, 261, 261f
- Cochinilla, 423f
- Cochinillas de humedad, 423f
- Cóclea, 584, 584f–585f, 586, 586f, 595
- Coco (*Cocus nucifera*), 516
- Coco (tipo morfológico de bacteria), 340, 340f
- Cocodrilo, 445, 569f
- Cocodrilos, 313f, 444f, 445, 445f
características de, 445
cuidado parental en, 789
evolución de, 442, 442f, 443
- Codeína, 563
- Código genético, 220, 221f, 224, 309
- Codium fragilis* (Dedos de muerto, alga verde), 363, 363f
- Codo, articulación, 624, 624f
- Codominancia, 176
- Codón UAA, 220, 221f
- Codón UAG, 220, 221f
- Codón UGA, 220, 221f
- Codón(es), 220, 221, 221f, 222, 222f–223f
- Codones de término, 220, 222, 222f–223f
- Coenzimas**
definición, 99
en reacciones redox, 101
reducidas, en respiración aeróbica, 128, 129, 131f
rutas metabólicas y, 101, 101f
- Coenzimas nucleotídicas 50t
- Coevolución**, 296f, 296
angiospermas, 382, 383f, 510, 520
de polinizador y planta, 382, 383f, 510, 520
definición, 382, 818
patógeno y hospedero, 346–347
- Cofactor, definido, 99, 104t
- Cofía, 476f, 484f, 485, 530, 530f
- Cohesión
de moléculas de agua, 29, 29f
definición, 29
- Cohorte, definición, 804
- Coho salmón, 897
- Coito interrumpido, como método contraceptivo, 752, 752f, 753t
- Col, 306, 526
- Cola de caballo (*Equisetum*), 313f, 376, 376f
- en el periodo Carbonífero, 378
- especies, número de, 370f, 376
- evolución de, 371f
- número cromosómico, 167
- Cola de caballo gigante (*Calamites*), 378f
- Cola de poli-adenina, en ARNm, 220, 220f, 231
- Cola, cordados 434
- Colágeno
en hueso, 71, 622
en la piel, 548, 549
en tejidos conectivos, 542, 542f, 548, 549
formación, 623
mutación en el gen para, 279, 635
- Colas de gato, 516
- Colchicina, 187, 294, 519
- Colecitoquina, Coleman, Douglas, 717f
- Colénquima, 478, 478f, 478t, 479f
- Coleóptero. Véase Escarabajo
- Coleóptilo, 524f, 525f, 529f
- Cólera, 340f, 342, 809, 886–887, 887f
- Coolesterol**
estructura, 43, 43f
funciones, 652
HDL (lipoproteína de alta densidad), 51, 51f, 652, 680
LDL (lipoproteína de baja densidad), 51, 51f, 652, 680
niveles sanguíneos
- dieta y, 34, 51, 51f
en membrana celular, 78f
regulación, 711f
- tabaquismo y, 680
- y arterosclerosis, 652, 652f, 653
- Coleus*, 480f
- Colibrí abeja, 447
- Colibrí gorganta rubí, 741f
- Colibrí, 383f, 447, 733, 733f, 741f
- Colmenillas (*Morchella esculenta*), 394f, 395
- Colon descendente, 710, 710f
- Colon transversal, 710, 710f
- Colón. Véase Intestino grueso
- Colonia de la isla Roanoke, 488, 488f
- Colonia Jamestown, 488, 488f
- Colonoscopia, 710
- Coloración de advertencia, 824

- Columna vertebral, 436, 444f, 620, 620f, 621f
- Colwell, Rita, 887, 887f
- **Combustibles fósiles.** Véase **Carbón** alternativas para, 119 extracción y transporte, impacto ecológico, 898–899, 899f fuentes de, 106 reservas conocidas, 850 y calentamiento global, 838 y ciclo del carbono, 119, 850f–851f, 851 y contaminación, 30–31, 31f y gases invernadero, 853, 855 y revolución industrial, 809 Comensalismo, 818, 818f Cometa Shoemaker-Levy 9, 443
 - **Comida rápida, y nutrición,** 701, 718
 - Compartimentalización, en plantas,** 468, 468f, 471
 - Compartimiento tilacoide,** 111, 111f, 112, 113f, 114
 - Compensación de dosis, teoría de,** 232–233
 - Competencia por explotación,** 820
 - Competencia por interferencia,** 820, 820f
 - Competencia,** 818, 818f, 820–821, 820f, 821f. Véase **Selección natural** efectos de, 820–821 exclusión competitiva, 820 por explotación, 820 por interferencia, 820, 820f
 - Complejo de iniciación,** 222, 222f–223f
 - Complejo MHC,** 661f, 666–667, 666f, 670, 670f, 672, 672f
 - Complemento,** 660, 660f, 664, 664f, 665f, 667, 667f, 668, 670, 670f
 - Comportamiento adaptativo** definición, 820, 820f
 - Comportamiento altruista** 792–793, 792f
 - Comportamiento aprendido,** 784–785, 784f, 785f
 - Comportamiento de apareamiento** cuidado parental y, 286, 789, 789f gupie, 806 hormonas y, 783, 783f señal visual, 786f, 787 y aislamiento reproductivo, 290f, 291, 291f y selección sexual, 286, 286f, 788–789, 788f, 789f
 - Comportamiento instintivo,** 784, 784f
 - Comportamiento.** Véase **Comportamiento de apareamiento** adaptativa definición, 786, 786f vs. moralidad, 793 aprendido, 784–785, 784f, 785f aprendizaje observacional, 785, 785f bases genéticas del, 782–783, 782f, 783f habituación, 785 humano bases evolutivas, 793 factores que afectan, 793 plasticidad del, 457 instintivo, 784, 784f y respuestas condicionadas, 785, 785f
 - Compuesto, definición,** 25
 - Comunicación.** Véase **Lenguaje;** **Sistema nervioso;** **Tejido nervioso;** **Lenguaje**
 - Animal** llamadas de alarma, 790, 790f tipos de señales, 786–787, 786f, 787f célula a célula, 464–465, 470, 470f en reproducción de angiospermas, 514, 514f sistema endocrino, 598, 600 pasos, 470, 470f, 600
 - Comunidad** como nivel de organización, 4f–5f, 5 definición, 4f–5f, 5, 818 estructura de, patrones en 818 estructura, patrones biogeográficos en, 834–835, 834f, 835f interacciones específicas en, interacciones en sucesión ecológica en, 828–829, 828f, 829f Concentración, definición, 82
 - Concha(s).** Véase **Exoesqueleto** animal, evolución de, 270f huevo, amniota, 446f molusco, 416, 416f, 417, 417f, 418, 418f tortuga, 444, 445f
 - Conciencia, naturaleza de,** 572
 - **Condición XXY,** 195
 - **Condición YY,** 195, 196f
 - Condicionamiento clásico,** 785
 - Condicionamiento operante,** 785
 - Condrocitos,** 542, 542f
 - Conducción, y temperatura** homeostasis, 733
 - Conducta alimenticia** bases genéticas de, 782–783, 782f cacería en grupo, 790, 791f
 - Conducta de cortejo.** Véase **Comportamiento de apareamiento**
 - Conducto coclear,** 584, 584f–585f
 - Conducto colector,** 727, 727f, 730, 730f
 - Conducto deferente,** 742f, 742f, 743, 744f
 - Conducto torácico, funciones,** 654f
 - Conductos linfáticos,** 654f
 - Conductos mamarios,** 776, 776f
 - Conductos reproductivos,** masculinos, 742, 742f, 743
 - Conductos seminales,** 742f, 742f, 743
 - Conduto vestibular,** 584, 584f–585f
 - Conejo** europeo (*Oryctolagus cuniculus*), 833, 833f radiación adaptativa, 297f transgénico, 252, 252f
 - Conexión sináptica,** 556, 556f
 - Confuciusornis sanctus** (ave primitiva), 446, 446f
 - Congelamiento del agua,** 29, 29f
 - Conidia** (conidiosporas), 395, 395f
 - Conidioesporas.** véase **Conidias**
 - Conifera(s),** 380 ciclo de vida, 381, 381f como madera blanda, 487 especies, número de, 370f evolución de, 270f, 313f, 368, 371, 371f, 373 y selección natural, 382f
 - Conjugación,** 340–341, 341f
 - Conjuntiva,** 588, 592
 - **Conjuntivitis,** 588
 - Conos,** 590, 590f, 591
 - Conotoxinas,** 402, 402f
 - **Consejo genético,** 198
 - **Constipación,** 710, 712
 - Consumidores** en la cadena trófica, 842f papel en el ecosistema, 6, 6f, 95, 95f, 840, 840f
 - Consumo de recursos,**
 - **Contaminación del agua** agua potable, 849 agua subterránea, 849, 849f basura como, 901, 901f desecho de fertilizantes por desagüe, 856 disruptores hormonales, 596, 596f, 607, 607f en estuarios, 880 fuentes, 880 impacto en ecosistemas acuáticos, 849 mercurio, 846 y el contenido disuelto de oxígeno en ella, 683
 - **Contaminación del aire** efectos en la salud, 865 mercurio, 846 óxidos nítricos, 855, 855f, 864–865 partículas, 865 y agujero de ozono, 864, 864f y circulación global, 865, 865f y enfisema, 623 y estomas de plantas, 501, 501f y líquenes, 398 y lluvia ácida, 30–31, 31f, 855, 865, 865f, 894 y selección natural, 282
 - **Contaminación por ruido** en el océano, 576, 576f en la tierra, 586
 - **Contaminación** Véase **Contaminación del aire;** **Contaminación del agua** combustibles fósiles y, 30–31, 31f contaminación por ruido en el océano, 576, 576f en la tierra, 586 contaminante, definición, 864 disruptores hormonales, 596, 596f, 607, 607f en regiones polares, 890, 905, 905f químicos agrícolas, 596, 596f, 597, 614, 615, 615f, 846, 846f
 - **Contaminación,** 852f, 864–865, 864f
 - Contenido de oxígeno disuelto en el agua (DO), y animales acuáticos,** 683, 683f
 - Conteo celular,** 641
 - Contracción muscular,** 632, 632f fibras de contracción lenta, 133, 133f fibras de contracción rápida, 133, 133f
 - **Control de natalidad,** 752–753, 752f, 753f, 768
 - **Controles biológicos,** 816, 827, 827f, 837, 837f
 - Conus** (caracoles cónicos), 402, 402f
 - Convección, y homeostasis de temperatura,** 733
 - Convergencia morfológica,** 305, 305f, 587
 - Cooksonia** (planta vascular temprana), 267f, 370–371, 371f
 - Copepodos,** 423, 423f, 878, 887
 - Copernicus, Nicolaus,** 11
 - Coprolitos,** 267f
 - Coral,** 410, 411f, 882 arrecifes, 882–883, 882f–883f endosimbiosis, 358 especies amenazadas, 896f evolución de, 270f
 - Corales marginales,** 882f
 - Corarqueobacterias, evolución de,** 313f
 - Corazón** anfibio, 639, 639f aparición en el humano, 646f arritmias, 653, 653f ciclo cardíaco, 646, 647f latido del, 646–647, 647f sistema de conducción cardíaco, 647, 647f araña, 422f ave, 446, 639, 639f cocodrilo, 444f
 - **defectos y desordenes,** 138, 636, 636f
 - **diabetes y,** 609f
 - estructura,** 639, 646, 646f
 - función,** 639, 639f, 646–647, 647f
 - localización,** 646f
 - marcapasos, cardíaco,** 636, 647, 647f, 653
 - gastrópodo,** 416f
 - lombriz,** 414, 415f, 638f
 - mamífero,** 448, 639, 639f, 644
 - papel en el sistema circulatorio,** 638
 - pez,** 437, 439f, 639, 639f
 - producción hormonal,** 605
 - reptil,** 444f, 445
 - saltamontes,** 638f
 - sonido del,** 647f
 - surro del,** 657
 - vertebrado,** 437
 - Corcho,** 487, 487f
 - Cordados (Chordata)** características, 404f, 434 clasificación, 407f evolución de, 436f invertebrados, 434–435, 434f sistema nervioso, 555 vertebrado, 434, 434f
 - Cordados invertebrados,** 434–435, 434f
 - Cordón umbilical,** 772f–773f, 776, 776f
 - Corey, Robert,** 206
 - Corión,** 446f, 768f–769f, 769, 769f
 - Cormoranes,** 791, 791f
 - Cormos,** 489, 489f
 - Córnea,** 588, 588f, 592
 - Coroide,** 588, 588f
 - Corola,** 508, 508f
 - Coronavirus,** 346, 346f
 - Corpúsculo de Barr,** 232, 232f
 - Corpúsculos de Meissner,** 580, 581f
 - Corpúsculos de Pacini,** 580, 581f
 - Corpúsculos de Ruffini,** 580, 581f
 - Corriente de Humboldt,** 885, 885f
 - Corrientes del Golfo,** 866, 866f
 - Corrientes oceánicas,** 866, 866f
 - Córtex Adrenal,** 610f hormonas, 599f, 605f, 610 secreciones, 731
 - Córtex motor primario,** 570, 570f
 - Córtex premotor,** 570
 - Córtex somatosensorial primario,** 570, 570f, 580, 580f
 - Córtex visual primario,** 570f, 571
 - Corteza celular,** 72, 762, 762f
 - Corteza isual,** 572f, 591, 591f
 - Corteza motriz,** 570, 570f
 - Corteza renal,** 726, 726f, 727f
 - Corteza,** 478f, 479, 487, 487f
 - Cortisol** acción, 605, 605f, 610, 623 como esteroide, 600f fuente, 599f, 605f, 610 nivel sanguíneo anormal, 611 regulación de, 610, 610f, 793
 - Cortisona,** 611
 - Corynebacterium diphtheriae,** 662
 - **Cosecha (alimento)** competencia en insectos por, 250–251, 251f, 426 competencia en ratas por, 276, 276f especies de, número de, 379, 379f genéticamente diseñadas, 240, 240f, 250–251, 251f, 255, 592 polinizadores y, 506, 506f
 - Costilla(s),** 620, 621f
 - Cotiledones** véase **Cotiledonias**
 - Cotiledonias** (hojas de semillas), 383, 476, 476f, 477f, 515, 515f, 516, 524f, 525f
 - Cotransportadores,** 85
 - Covas, Rita,** 284
 - Craneados** definición, 435 evolución de, 436f
 - Cráneo** desarrollo del chimpancé, 306–307, 307f humano, 620, 621f desarrollo, 306–307, 307f primario, 456, 456f pájaro, 447f primates tempranos, 453f
 - Cráneo,** 620
 - Craneo.** Véase **Craneados**
 - Cráter Barringer,** 258, 258f
 - Creatina,** 616, 631, 631f
 - **Creatividad, desórdenes** neurobiológicos y, 184, 184f, 200
 - Crecimiento** animal, 760, 760f–761f como característica de la vida, 7

- definición, 462, 524
estrés y, 611
humano, 767, 767f, 767t
planta
división celular y, 149
fósforo y, 856–857
hormonas en, 526–529
latencia, 534
nutrientes y, 494, 494t
respuestas de, frente a cambios en el medio ambiente, 532–533, 532f, 533f
senescencia, 534, 534f, 535
tasa direccional, control de, 529f, 530–531, 530f, 531f
temprano, 524, 525f
tipos de suelo y, 494
primario, 477, 480f
secundario, 477, 477f, 486–487, 486f, 487f
- Crecimiento cero de la población (ZPG), 800
Crecimiento exponencial, de la población, 800–801, 800f, 801f
Crecimiento logístico, 802–803, 802f
Crecimiento primario, 477, 480f
Crecimiento secundario, 477, 477f, 486–487, 486f, 487f
Crenarqueobacterias, 313f
Cresta ectodérmica apical (AER), 765, 765f
- Cretinismo, 774
CRH. Véase *Hormona liberadora de corticotropina*
Crick, Francis, 206–207, 207f, 211, 253, 321
Crisantemo, 532, 533f
- “Cristal” (anfetamina), 563
Cristalografía de rayos X, 206, 211
Cromátidas hermanas, 142
en meiosis, 157, 158f–159f, 160, 160f, 164f–165f
en mitosis, 145, 146, 147f, 164f–165f
Cromatina, 64f, 64t
Cromoplastos, 69
- Cromosoma Y**
en la investigación evolutiva, 457
genes, 187
órgano Y, 613f
su evolución, 193, 193f
y determinación del sexo, 186–187, 186f
- Cromosoma(s)**
- anomalías, en humanos, 187
autosomas, 186
cariotipo, 187, 187f
deleciones en, 192
duplicación en, 192
en meiosis, 157, 158f–159f, 161, 161f, 164, 164f–165f
en mitosis, 145, 145f, 146, 147f, 164, 164f–165f
en reproducción sexual, 156
entrecruzamiento, 160, 160f, 164f–165f, 192, 278t
estructura
cambios hereditarios en, 192, 196t
evolución de, 193, 193f
eucarionte
apariencia, 65
estructura, 65, 142–143, 143f
resumen 64t, 65
homólogo, 156, 171f
humanos, 187f
anomalías, 187
autosomas, 186
cromosomas sexuales, 186–187, 186f
vs. cromosomas de simios, 193, 193f
inversiones en, 192
politénicos, 231, 231f
procariote, 340
segregación en gametos, 161, 161f
translocación en, 192
Cromosomas homólogos, 156, 171f, 186
- Cromosomas sexuales**, 145, 145f
animales, 186
definición, 186
humanos, 186–187, 186f
número de cromosoma, cambios en, 195, 196t
- Crustáceos**, 421, 421t, 423, 423f
especies amenazadas, 896t
muda, 613
proteínas respiratorias, 683
sistema nervioso, 554f
- Cruza interespecífica, 252, 252f
Cruzas de prueba, 172
Cubierta de hielo perpetuo, 868f–869f
- Cubierta de la semilla, 379, 381f, 384f, 512f–513f, 515, 515f, 524, 524f, 525f
- Cubozoa, 410, 411, 411f
Cucllo de botella, genética 288–289
Cuenca de Hubbard Brook, 848, 849f
Cuenca, 848
Cuenca del Río Mississippi, 848
- Cordón nervioso**
cordados, 434, 434f
gusano de tierra, 415, 415f
peces, 439f
planaria, 412, 412f, 554, 554f
vertebrados, 436
- Cuerpo calloso, 569, 569f, 572, 572f, 591f
- Cuerpo ciliar, 588, 588f
Cuerpo fructífero
bacteria, 342, 343f
hongos, 394, 394f, 396, 396f
mohos mucilaginosos, 365, 365f
Cuerpo luteo, 748f, 749, 749f, 769
Cuerpo polar, 210f
primario, 162, 163f, 748, 748f
secundario, 162, 163f, 751f
- Cuidado de la salud, y
envejecimiento poblacional, 813
- Cuidado parental
y comportamiento de cortejo, 286, 789, 789f
y curva de supervivencia, 805
- Culebra arbórea café, 895
- Cultura
definición, 453
origen de, 453
y supervivencia humana, 457
- Cúrcuma (*Curcuma longa*), 489f
- Curtis, Tom, 896
- Curva de campana, variación fenotípica, 180f, 181
- Curva en forma de J, 800f, 801
- Curva en forma de S, en crecimiento logístico (sigmoidea), 802f, 803
- Curvas de supervivencia, 804–805, 805f
- Cuscuta, 826, 826f
- Cutícula
artropodo, 613
céstodos, 420
lombriz, 414
planta, 70, 71f, 116, 372, 373f, 479, 479f, 482, 483f, 500, 500f
- Cutshaw, Cindy, 675f
- Cuvier, Georges, 262
- Cyanophora paradoxa*, 325f
- Cycas armstrongii*, 380f
- Ciclosporina, 395
- D**
- DAE. Ver *Desorden afectivo estacional*
Dale, B. W., 822f
- Daltonismo, 191, 191f, 196t, 592
- Daphnia, 179, 179f
- Darwin, Charles**
el viaje del Beagle, 262–263, 262f–263f
en el origen de las especies, 266
en la coevolución, 296f
en la herencia genética, 170
en la selección natural, 10, 264–265, 820
investigación evolutiva 262–266
- Datación de carbono, 268, 268f
- Datación radiométrica, 119, 268, 268f, 432,
DCT gen, 168
- DDT (diclorodifeniltricloroetano)
acción, 596
magnificación biológica de, 846, 846f
y control de malaria, 350, 351, 366
- De Moraes, Consuelo, 529f, 536
- Deficiencia de adenosina deaminasa (ADA), 675, 675f
- Decaimiento radiactivo, de desastre de planta nuclear en Chernobyl, 865f
- Decápodo, 423
- Decibel, 586
- Dedo(s)
control cerebral de, 570, 570f
huesos, 620, 621f
percepción sensorial, 580, 580f
- Defectos de nacimiento, 774–775, 775f
- Defensa(s)**, 824–825, 824f, 825f. Véase *concha*
aguijones, 408, 410–411, 429, 465, 465f, 819, 819f, 824
camuflaje y mimetismo, 444, 824, 824f
secreciones y eyaculaciones, 429, 435, 529, 529f, 536, 536f, 548, 549f, 824, 825, 825f
venenos, 402, 402f, 422, 422f, 438, 444, 445f, 450f, 549f, 581, 780, 816, 824, 832
- Deficiencias inmunes primarias, 675
- Deforestación, 368, 368f, 848, 849f, 855
- Degeneración macular, 592, 593f, 715
- Delfín nariz de botella (*Tursiops truncatus*), 697, 697f
- Delfines, 269, 297f, 697, 697f, 725
- Delphia, Casey, 536
- Demografía**
diagramas de estructura de edades, 810, 811f
definición, 798
tasas de fertilidad, 810, 810f
patrones de historia de vida, 804
crecimiento poblacional y decrecimiento
factores limitantes, 802–803, 802f, 803f, 808–809
tipos y terminología, 800–801, 800f, 801f
curvas de supervivencia, 804–805, 805f
terminología, 798
- Demonio de Tasmania, 450, 450f
- Dendrita, 556, 556f
- Dengue Fiebre Hemorrágica, 335
- Dentina, en estructuras animales, 439, 705, 705f
- Departamento de Cultura de Estados Unidos (USDA)
- investigación de controles biológicos, 837, 837f
- marcas orgánicas, criterios para, 736, 736f
- recomendaciones alimenticias, 712, 712f
- Servicios de Inspección de Plantas y Animales (APHIS), 251
- Depósitos de hidrato de metano, 344f
- Depredadores y depredación**, 818, 818t
cnidarios, 410
definición, 822
grupos sociales como defensa contra, 790, 790f
modelos de interacción presa-depredador, 822–823, 822f
moluscos, 402, 402f
respuesta adaptativa, 825, 825f
y evolución, 437
y selección natural, 282–283, 283f, 806–807, 806f, 807f, 823–826, 824f, 825f
- Depresión, como un desorden genético, 184, 184f
- Depresivos, tipos y efectos, 563
- Deriva continental. Véase *Tectónica de placas*
- Deriva génica, 279, 288–289, 288f
- Dermis, 548, 548f
- Desalinización, del agua, 849
- Desarrollo económico y crecimiento de población, 812, 812f
- Desarrollo terrestre, impacto en la biosfera 898
- Desarrollo.** Véase *Pubertad*
- Anfibio
- disruptores de hormonas y, 596, 596f, 607, 607f, 614
normal, 686, 764, 764f
- animal
diferenciación, 765
gastrulación, 764, 764f
localización citoplasmática, 762
modelo general, 766
morfogénesis, 765
patrón de formación, 765
procesos en, 760–761, 760f–761f
segmentación, 762–763, 763f
- artropodo, 421
- aves, 763, 765, 765f
- chimpancé, 306–307, 307f, 459f
- comunicación celular en, 470
- definición, 7, 462
- deuterostomados, 405
- Drosophila melanogaster* (mosca de fruta), 234–235, 234f–235f, 764f
- en análisis filogenético, 306–307, 306f, 307f
- gasterópodos, 416, 416f, 417
- humano
características humanas, surgimiento de, 772–773, 772f, 773f
plano corporal, surgimiento de, 770, 770f
temprano, 768–769, 768f–769f
resumen, 199f, 741, 741f, 767, 767f, 767t
cráneo, 306–307, 307f
etapas prenatales, 767, 767t
tiroide y, 606
- insecto, 425, 425f, 426
- marsupiales, 741f
- panorama evolutivo, 766
- patrón de formación, 235
- pez
disruptores endócrinos y, 596
normal, 763, 763f
- planta, 524
- protostomados, 405
- rana
disruptores hormonales y, 596, 596f, 607, 607f, 614
normal, 760–761, 760f–761f, 763, 763f
- reptiles, 763
- sistema nervioso, tiroide y, 606
- vertebrados
genes maestros en, 306
tejidos, 546
- Descendencia con modificaciones, 266. Véase *Evolución*
- Descomponedores**
bacteria como, 840, 843, 855
en lagos, 879
hongos como, 396, 840, 843, 855
papel de los, 840, 842f, 843, 844f, 845f, 855
saprobios como, 339
- Descomposición radiactiva, 23
- Desertificación, 900, 900f
- Desfibriladores, 636, 636f, 653
- Deshidratación y constipación, 710
- Desierto, 871, 871f
distribución global, 862, 868f–869f
suelo, 870, 870f
- Desierto de Gobi, 900
- Desierto de Sahara, 900, 900f
- Desierto de Sonora, Arizona, 871, 871f

- Desintoxicación, hígado y, 711, 711f
- Desmidiales, 363, 363f
- Desnaturalización de enzima, 99
- de proteína, 46–47
- Desnitrificación, 854–855, 854f
- Desorden afectivo estacional (“depresión de invierno”), 612
- Desorden bipolar, 184, 200
- Desorden de colapso de colonias, 506
- Desorden de Estrés Post-traumático, (PTSD), 575
- Desórdenes genéticos, 188–189, 189f
- desórdenes ligados a X
- aborto de embriones con, 753
- acondroplasia, 188, 188f, 196t
- análisis para, 198–199
- anemia de Fanconi, 196t
- anemia falsiforme, 46, 47f, 196t, 198, 224, 224f, 652
- anomalías de los cromosomas sexuales, 195
- autismo, 793
- cambios en el número cromosómico, hereditario, 194–195, 194f, 196t
- campodactilia, 181, 181f, 196t
- condición XXY, 195
- condición XYY, 195, 196t
- consejo genético, 198
- definición, 197
- diagnóstico prenatal, 194
- distrofia muscular de Duchenne, 191, 633
- distrofia muscular, 191, 196t, 199, 633, 633f
- enfermedad de Huntington, 188, 192, 196t, 197f, 224
- enfermedad de Tay–Sachs, 68, 68f
- epidermolisis bullosa (EB), 549
- estructura cromosómica, cambios en, 192, 196t
- fenilcetonuria, 196t, 199
- fibrosis quística, 76, 76f, 90, 91, 196t, 198, 199, 252, 254
- galactosemia, 188–189, 189f, 196t
- hemocromatosis hereditaria, 281
- hemofilia, 190–191, 190f, 196t, 265, 642, 652
- hipercolesterolemia hereditaria, 196t
- leucemia mieloide crónica, 196t
- ligado a X, 190–191, 190f, 191f, 196t, 232–233, 232f, 633
- neurofibromatosis, 196t, 227, 227f
- persistencia de, 197
- poco comunes, investigación en, 254
- progeria, 189, 189f, 196t
- SIDS, (Síndrome de Muerte Infantil Súbita) 254, 675
- síndrome Crie-du-chat, 192, 192f, 196t
- síndrome de Down (Trisomía 21), 194, 194f, 195f, 196t, 198, 753
- síndrome de Ellis–van Creveld, 196t, 197f, 289
- síndrome de insensibilidad a andrógenos, 196t, 600
- síndrome de Klinefelter, 196t
- síndrome de Marfan, 171, 196t
- síndrome de progeria Hutchinson–Gilford, 189, 189f, 196t
- síndrome de Touraine, 196t
- síndrome de Turner, 195, 195f, 196t
- síndrome X frágil, 196t
- síndrome XXX, 195, 196t
- terapia génica, 68, 254, 675f
- Tetralogía de Fallot (TF), 138
- tratamiento, 199
- Xeroderma pigmentosum, 213
- Desórdenes ligados a X, 190–191, 190f, 191f, 196t, 232–233, 232f, 633
- Desórdenes neurobiológicos (DNB)
- análisis de, 185, 200
- factores ambientales, 189
- factores genéticos, 184, 184f, 189, 200, 256
- Despliegue táctil, 787, 787f
- Detergente, desnaturalización de proteínas, 46
- Detritívoros, 840, 842f, 843, 844f, 845f
- Detritos, retención del carbono, 850
- Deuterostomados**, 428
- clasificación, 407, 407f
- desarrollo, 405
- embrión, segmentación en, 763, 763f
- Dexametasona, 757
- Diabetes insípida, 731
- Diabetes juvenil, 609
- Diabetes mellitus, 609
- complicaciones en, 551, 592, 609, 609t, 653
- embarazo y, 774
- factores de riesgo, 700, 716
- falla renal, 732
- investigación en, 252, 720
- mitocondria y, 137
- tipos, 609
- tratamiento, 551, 551f
- y dieta, 609, 712, y golpe de calor, 467
- Diafragma (método anticonceptivo), 752, 752f, 753t
- Diafragma (músculo), 546, 546f, 688, 688f, 689, 690, 690f, 691, 691f
- Diagnóstico prenatal, 194, 198
- Diagrama de estructura de edades, 810, 811f
- Diagramas de árboles evolutivos, 303, 303f, 309f, 310, 311f
- Dialisis peritoneal, 732, 732f
- Diarrea 346t, 663, 710
- Diástole, 646, 647f
- Diatomea(s)**, 352f, 360, 360f
- características, 353t
- ciclo de vida, 353
- en lagos, 878
- evolución de, 313f
- hábitat, 316
- Diazepam (Valium), 562
- Dicotiledónea, definición, 383
- Dictyostelium discoideum* (moho unicelular), 365, 365f
- Dideoxinucleótidos, 245, 245f
- Didinium* (ciliado), 357f
- Diener, Theodor, 338
- Diente de león (*Taraxacum*), 516–517, 516f, 519
- Diente(s)**
- cavidades, 663
- cocodrilos, 444f, 445f
- en digestión mecánica, 705
- estructura de, 705, 705f
- humano, 455, 705, 705f
- mamífero, 448, 448f, 703, 703f
- placa dentobacteriana, 663, 663f
- primates, 453
- Dieta vegetariana, 713
- Dieta. Véase Comida; Nutrición
- adaptaciones relacionadas con la, 703, 703f
- alta en proteínas, y riñones, 732
- deficiencia de zinc, 699
- desórdenes visuales, 592
- e hipertensión, 653
- en embarazo, 774
- fiebre, 710, 712
- grasas
- impacto en la salud, 34
- recomendaciones para, 712–713, 713t
- y niveles de colesterol en la sangre, 34, 51, 51f
- prevención de osteoporosis, 623
- recomendación de consumo calórico, 716–717
- y cáncer, 595, 713
- y diabetes, 609, 712
- y enfisema, 623
- Dietas bajas en carbohidratos-altas en proteínas, 713
- Dietilamida de ácido lisérgico. Véase LSD
- Diferenciación**
- clonación y, 219
- control de, 234
- de linfocitos T, 655
- en células de plantas, 477, 480, 524
- en desarrollo animal, 765
- expresión del gen y, 230
- Difteria, 662, 674f
- Difusión facilitada, 83. Véase Transporte pasivo
- Difusión, 82, 82f
- a través de la membrana celular, 83, 83f, 84, 84f
- factores que afectan la tasa de, 83, 682–683
- y homeostasis, 464
- Digestión**
- ácidos nucleicos, 706t
- animal, diversidad en, 404t
- carbohidratos, 706, 706t
- como función del sistema digestivo, 702–703
- grasas, 707, 709f
- humano
- absorción de nutrientes, 703, 708–709, 708f, 709f
- boca, 705, 706t
- control de la, 707
- estómago, 706, 706t, 707t
- intestino grueso, 706, 706t, 707, 707f, 707t, 708–709, 708f, 709f
- metabolismo de compuestos orgánicos compuestos, 711, 711f
- lípidos, 706, 706t
- proteínas, 706, 706t
- Digestión extracelular y absorción, fungi, 390
- Digestión mecánica, en humanos, 705, 706
- Digestión química, 705–707, 706t
- Dímero de timina, 213, 225, 225f
- Dimorfismo sexual, 286
- Dimorfismos, 278
- Dineína, 73f, 75
- Dinoflagelados fotosintéticos, 882
- Dinoflagelados, 313f, 352f, 353t, 358, 358f, 410, 882
- Dinosaurios**
- características, 443
- evolución de, 270f, 275f, 436f, 443, 446
- extinción de, 258, 443
- reproducción, 442f
- terápodo, 442f
- Dinucleótido de flavina adenina. Ver FAD
- Dinucleótido de nicotinamida adenina. Ver NAD⁺**
- Dióxido de carbono**
- atmosférico, 119, 356, 682, 851, 859, 859f
- como desperdicio metabólico, 722, 725
- como gas de invernadero, 852, 853f, 875
- en el ciclo de carbono, 850–851, 850f–851f
- en el intercambio gaseoso en la respiración, 692
- en fotorrespiración, 116
- en fotosíntesis, 111, 111f, 115, 115f, 117, 117f, 482, 483f
- en la fermentación, 132
- niveles en la sangre
- regulación de, 731
- respiración de, 691, 691f
- respiración aeróbica en, 125, 125f, 128, 128f, 129f
- transporte, 692–693
- Dióxido de nitrógeno, 864–865
- Dipulmonados, 313f, 352f, 353t, 354, 354f
- Disco embrionario, 768, 768f–769f, 770, 770f
- Disco intervertebral, 620, 621f
- Disco óptico, 588f
- Discos intercalados, 647, 647f
- Discoverer XVII* satélite, 140
- Disenteria amébia, 365
- Disfunción eréctil, 750–751
- Disminución, en el transporte vascular de plantas, 502–503, 503f
- Dispersión a grandes distancias, 831
- Dispersión geográfica, 831
- Dispositivo intrauterino (DIU), como método anticonceptivo, 752, 752f, 753t
- Disputas de la paternidad, ADN fingerprinting en, 247
- Distal, definición, 546f
- Distribución aleatoria de poblaciones, 798, 798f
- Distribución de recursos, 821
- Distribución grupal de la población, 798, 798f
- Distribución uniforme de la población, 798, 798f
- Distrofia 191
- Distrofia miotónica muscular, 633
- Distrofia muscular de Duchenne (DMD), 191, 633
- Distrofia muscular, 191, 196t, 199, 633, 633f
- DIU. Véase Dispositivo intrauterino
- Divergencia morfológica, 304
- Diversidad genética, humana, fuentes en, 160, 160f, 161, 162–163, 278, 278t
- Diversidad. Véase Biodiversidad; Diversidad genética
- División celular. Véase Meiosis; Mitosis; Fisión procariótica**
- mecanismos de control, 144, 150–151, 150f
- resumen, 142, 142f
- División citoplásmica. Véase Citocinesis
- División del embrión, 219
- Dixon, Henry, 498
- Dlx*, gen 306, 307f
- DO. Véase Contenido de oxígeno
- disuelto en el agua
- Doble fertilización, en angiospermas, 384, 384f, 512–513, 512f–513f, 515
- Dodo (*Raphus cucullatus*), 893
- Dolly, la oveja, 202, 211
- Dolor**
- analgésicos, 563
- diferido, 581, 581f
- percepción de
- neuromoduladores, 562, 581
- receptores sensoriales, 580–581, 581f
- visceral, 580, 581, 581f
- Dolor diferido, 581, 581f
- Dominancia Apical, 527
- Dominancia incompleta, 176, 176f
- Dominio, de proteína, 44
- Dominio, en la nomenclatura Linnaeana, 8, 8f–9f, 8t, 302, 302f
- Dopamina, 562, 562t, 563
- Dorsal, definición, 546f
- Dorudon atrox* (ballena fósil), 269, 269f
- Doty, Sharon, 505
- Dragón de Komodo, 444
- Droga(s), de prescripción
- fuentes naturales de, 875, 902
- investigación farmacéutica, 875, 902
- y amamantar, 776
- y embarazo, 775
- Drogas antirretrovirales, 349, 349f
- Drogas de fertilidad, 758, 759, 777, 778, 778f
- Drogas psicoactivas, 563, 563t, 563f
- Dromedario, 734, 734f
- Drosophila* (mosca de la fruta), especies en Islas hawaianas, 293
- Drosophila melanogaster***
- comportamiento de cortejo, 783
- conducta alimenticia, 782–783, 783f
- desarrollo, 234–235, 234f–235f, 764f
- en investigación
- investigación genética, 234–235, 234f–235f, 766
- ventajas del uso, 234
- gen foraging (for), 782–783, 782f

- gen fruitless (fru), 783
genoma, *vs.* genoma humano, 308
número cromosómico, 167
tamaño, 234f
Drupa, 517, 517f
Dryas, 828, 828f
Dúcula bicolor, 818f
Duffin, Richard, 184
Duncan, Ruth, 832f
Duodeno, 706f
Duplicación, de ADN, 192
Durazno (*Prunus*), 521f
- E**
E.M. Véase Esclerosis múltiple
EB. Véase Epidermolísis bullosa
Ecdisozoa, clasificación de, 407, 407f
Ecdizona, 613
ECF. Véase Fluido extracelular
Ecolocalización, 576
■ Ecorregiones amenazadas, 897, 897f, 897t
EcoRI enzima, 242, 242f
Ecosistema de Silver Springs, Florida, 844, 844f
Ecosistema(s)
agua dulce, 878–879, 878f, 879f
agua salada, 881–885
ciclo de los elementos en. Véase Ciclos bioquímicos flujo de energía en, 6, 6f, 95, 95f, 136, 840, 840f, 844–845, 844f, 845f
ciclo de nutrientes en, 6, 6f, 95, 95f, 840, 840f
como nivel de organización 4f–5f, 5
definición, 4f–5f, 5, 840
niveles tróficos, 840–843, 841f, 842f
océanos como, 884–885, 884f
pirámides de biomasa, 844, 844f
pirámides de energía, 845, 845f
Ecosistemas acuáticos
cadenas tróficas en, 843, 845
■ contaminación del agua, 849
■ contenido de oxígeno, 683, 683f
■ enriquecimiento de nitrógeno, 855
■ eutroficación, 857, 857f
■ niveles de fósforo, 856–857
Ecosistemas de agua dulce, 878–879, 878f, 879f
Ecosistemas salinos, 881–885
Ecosistemas terrestres, cadena trófica, 843
Ectoturismo, 902–903
Ectodermo
cnidario, 410, 410f
en la formación del tubo neural, 765f
formación del, 404, 404f, 761f, 764
humano, 546, 598, 770f
Ectotermos, 444, 733, 733f, 845
Ecuación. Véase ecuación química
Ecuación química, 96, 96f
Edad adulta, como etapa del crecimiento humano, 767t. Véase Envejecimiento
Edad del Plioceno, 448f
Efecto del área, 835, 835f
Efecto fundador, 289
Efecto invernadero, 852, 852f
Efectos de la distancia, 835, 835f
Efímera, 683
■ Ejercicio
aeróbico, beneficios del, 632
cambios en la respiración y, 691, 691f
neuromoduladores y, 562
y constipación, 710
y densidad ósea, 623
y digestión, 707
y músculo, 632
y pérdida de peso, 716
y presión en las venas, 651
■ Ejercicio aeróbico, 632
El área de Wernicke, 570–571, 571f, 572
El Niño, 815, 860, 860f, 885–887, 886f
El origen de las especies (Darwin), 266
El pueblo Yoruba, 750, 750f
Elastina, 542, 542f, 549
Electroforesis en gel. Véase Electroforesis
Electroforesis, 245, 245f, 247, 247f
Electronegatividad, definición, 25
Electrones
características de, 24
en la estructura atómica, 22, 22f
energía y acumulación en fotosíntesis, 112–113, 113f
excitación de los, en fotosíntesis, 109, 112
Elefante marino del norte, 288–289
Elefante(s), 297f
apareamiento, 740f
curva de supervivencia, 804
extremidades anteriores, como estructura homóloga, 304, 304f
Elefantes marinos (*Mirounga leonina*), 697f
Elefantiasis. Véase Filariasis linfática
Elementos transponibles, 224, 225f
Elementos hijos (Datación radiométrica), 268
Elementos. Véase Estructura atómica en la tabla periódica y reactividad química, 25
ciclos de, en ecosistemas. Véase Ciclos biogeoquímicos
definición, 22
en agua marina, 33, 33f
en corteza terrestre, 33, 33f
en el cuerpo humano, 20, 32, 33, 33f
hijos, 268
isótopos, 22
origen de, 318
símbolos de, 22, 22f
Eliminación, como función del sistema digestivo, 703
Elomeryx (pariente extinto de la ballena), 269, 269f
■ Embarazo ectópico, 768
■ Embarazo Véase Parto(s); por tecnología de reproducción asistida, 753, 753f, 758 (Véase Drogas conceptivas
DDT, exposición y, 846
dieta, 774, 775
drogas y uso de alcohol, 775
duración de, 453, 767
ectópico, 768
enfermedades infecciosas, 775
exposición al mercurio, 846
náuseas matutinas, 774–775
pruebas de orina para, 720, 769
tabaquismo y, 695, 695f, 775
tipo sanguíneo Rh y, 643, 643f
toxoplasmosis y, 359, 367, 775
trimestres, 767
VIH/SIDA y, 349, 349f, 677
y choque térmico/ onda de calor, 467
■ Embolia
causa, 652
daño cerebral por, 652
factores de riesgo, 657, 657f, 694
y alimentación, 713
y vértigo, 583
Embriofita, 370
Embrión
Animal
capas de tejido, 404, 404f, 407, 407f
cordado, 434
equinodermo, 429
huevo amniótico, 446f
Humano
definición, 198
desarrollo, 768, 768f–769f, 772, 772f–773f
mano, 149f
membrana extraembrionaria, 768–769, 769t
órganos reproductivos, 186f
periodo en desarrollo, 767, 767t
planta, 524f
angiosperma, 384f, 480, 512f–513f, 515, 515f
gimnosperma, 368, 381f
plantas con semilla, 379
vertebrado
embriología comparativa, 306, 306f
esqueleto, 622
Emmer silvestre (*Triticum turgidum*), 294, 294f
Emociones
Sistema límbico y, 571
y memoria, 571
Emu, 260f
Emulsificación, por sales biliares, 707
en aislamiento reproductivo, 290f, 291, 291f
en la dieta, efectos de deficiencias/excesos, 715t
funciones, 715t
fuentes, 715t
niveles sanguíneos, regulación de, 599f, 605t, 607, 623
y la liberación de neurotransmisores, 560–561, 560f
■ Enanismo pituitario, 604, 604f
■ Encefalinas, 562, 581
■ Encefalitis del Nilo Occidental (WNV), 335
■ Encefalopatía espongiiforme bovina (BSE), 338, 338f
Encia, 705f
Endler, John, 806
Endocitosis, 83, 83f, 86–87, 86f, 670, 670f
Endodermis, 484f, 485, 497, 497f
Endodermo
animal, 404, 404f, 761f, 764
cnidario, 410, 410f
humano, 770t
vertebrado, 546
Endoesqueleto, 436
equinodermo, 619, 619f
vertebrado, 620–621, 620f, 621f
Endofitas, 398
Endogamia
en especies eusociales, 793
y deriva genética, 289
Endometrio, 746, 746f, 749, 768, 768f–769f
■ Endometriosis, 747
Endorfinas, 562, 563, 581, 750
Endoscopia, 198
Endosimbiosis, 68, 69, 324, 326f–327f
definición, 818
dinoflagelados y corales, 358
evidencia, 325, 325f
primaria, 352
secundaria, 352, 358
Endospermo, 384, 384f, 512f–513f, 513, 515, 515f, 516
Endosporas, 343, 343f
Endotelio, 646, 646f, 650
Endotermos, 446, 448, 733, 733f
Energía
conservación de (primera ley de la termodinámica), 94
conversiones, ineficiencia de, 95
de uniones químicas, 94–95, 96, 96f
definición, 6, 94
flujo, a través del ecosistema, 6, 6f, 95, 95f, 136, 840, 840f, 844–845, 844f, 845f
formas de, 94, 94f
luz solar como fuente de, 6, 6f, 95, 95f, 107–109, 107f, 108f, 109f, 136, 840, 845f (Véase Fotosíntesis)
para trabajo celular, 95, 101, 101f (Véase Respiración aerobia; ATP; Fermentación; Reacciones de Óxido - reducción (redox))
para uso humano (Véase Combustibles fósiles)
almacenamiento, en uniones químicas, 95, 96
fotosíntesis como fuente de, 106
fuentes futuras de, 106
impacto ecológico, 898–899, 899f
Energía de activación, 96–97, 97f, 98, 98f
Energía electromagnética
espectro, 108, 108f
propiedades, 108
Energía libre, 96
■ Energía solar (hidrógeno), 863
■ Enfermedad cardiovascular andro (androstereidona) uso y, 616
arterosclerosis, 652–653, 652f, 653f, 663
desórdenes de coagulación, 652
dieta y, 712–713
hipertensión
factores de riesgo, 653
tabaquismo y, 695f
estrés y, 611
muertes por, 653
ruido ambiental y, 586
■ Enfermedad Creutzfeldt-Jakob (CJD), 338, 338f
■ Enfermedad de Addison (Hipercortisolismo), 611
■ Enfermedad de Chagas, 355, 426–427
■ Enfermedad de Grave, 607, 675
■ Enfermedad de Huntington, 188, 192, 196t, 197f, 224
Enfermedad de la vaca loca. Véase Encefalopatía espongiiforme bovina
■ Enfermedad de las coronarias, 663
Enfermedad de Lou Gehrig. Véase Esclerosis miotrófica lateral
■ Enfermedad de Parkinson, 137, 562, 562f
■ Enfermedad de reflujo gastroesofágico (GERD por sus siglas en inglés), 705
■ Enfermedad de Tay-Sachs, 68, 68f
■ Enfermedad del tubérculo ahusado de la papa, 338, 338f
■ Enfermedad del olmo holandés, 831f, 846
■ Enfermedad del sueño africana (*Trypanosomiasis Africana*), 355, 426
■ Enfermedad del torneo, 826, 826f, 831
■ Enfermedad pélvica inflamatoria (EPI), 754, 754f, 755f
■ Enfermedad. Véase nombres de enfermedades específicas.
como factor limitante dependiente de la densidad, 803, 808–809
comportamiento social y, 791
definición, 197
humano
bacterial, 52, 52f, 60, 342, 343
de transmisión sexual, 354–355, 753–754
fúngica, 388, 392, 393, 394, 399, 399f
mayores causas de muerte, 346, 346t
prión, 338, 338f
protista, 350, 354–355, 357, 359, viral, 335
parásitos y, 826
planta
fúngica, 397, 397f, 399, 399f, 401
lenteja de agua, 361, 361f
viral, 334–335, 335f
viroide, 338, 338f
punto de vista evolutivo de la, 346
sistema internacional de alerta, 347
■ Enfermedades de transmisión sexual (ETS), 754–755, 754f, 755f. Véase SIDA
incidencia, 754t
prevención de, 752
y riesgo de embarazo ectópico, 768

- Enfermedades del corazón
dieta y, 713, 713f, 715
factores de riesgo, 700, 716
y ataque cardíaco, 636
- Enfermedades endémicas, 346
- Enfisema, 694–695, 695f
- Enfocar, desórdenes visuales, 592, 592f
- Enfoque visual, 589, 589f
- Engelmann, Theodor, 110, 110f, 363
- Enlace covalente
definición, 26–27, 27f
notación, 26, 36
- Enlaces. Véase Enlaces químicos
- Enlaces polares covalentes,
definición, 27, 27f
- Enlaces polares no covalentes,
definición, 27, 27f
- Enlaces químicos**
almacenamiento de energía y
liberación en, 94–95, 96, 96f
enlace iónico, 26, 26f
enlaces covalentes
definición, 26–27, 27f
notación, 26, 36
enlaces de hidrógeno
definición, 27, 27f
en el agua, 28, 28f
- Entamoeba histolytica* (ameba
parasitaria), 365
- Enterobius (*Enterobius vermicularis*),
420
- Enterocytozoon bienersi*
(microsporidios), 393
- Enteromorpha* (alga verde), 830f, 831
- Entrecruzamiento, 160, 160f,
164f–165f, 192, 278t
- Entropía, 94–95, 94f. Véase Segunda
Ley de la Termodinámica
- Escarabajo Koa, 827
- Espacio sináptico, 560f, 561
- Envejecimiento
en poblaciones de naciones
desarrolladas, 813
piel, 549
retardo en, con hormona de
crecimiento, 604
y choque térmico, 467
y desórdenes visuales, 592, 593f
y enfermedades cardiovasculares,
653
y mitocondria, 137
y músculos, 632
y osteoporosis, 623, 623f
y radicales libres, 99
y tendones, 632
- Envenenamiento por alimentos,
botulismo, 33, 343, 633
E. coli O157:H7, 339
Envenenamiento neurotóxico por
mariscos, 358
Ergotismo, 399
- Envenenamiento por monóxido de
carbono, 693
- Envoltura nuclear**, 63f, 64f
en meiosis, 158f–159f, 164f–165f
estructura, 64–65, 65f
evolución de, 324, 324f
función, 64f
- Enzima(s)**
acción, 98
factores ambientales que afectan
a, 99, 99f
regulación de, 100–101, 100f
ARN como, 321
bioluminiscencia y, 102
co-factores, 99, 104t
definición, 98, 104t
desnaturalización, 99
en digestión, 705, 706–707, 706t,
708, 709f
en membrana celular, 80, 80f–81f,
90t
en respiración aerobia, 130, 131
en síntesis de proteínas, 321
estructura, 45, 98, 98f
fabricación hormonal, 600
lisosomal, 68, 87, 87f
metabolismo y, 99–100, 101f
modelos de ajuste inducido, 98
receptores de señales, 470
sitio activo, 98, 98f
sitios alostéricos, 100–101, 100f
- Enzima *Bam* HI, 242f
- Enzima *Bst* XI, 242f
- Enzima de restricción, 242, 242f,
243f
- Enzima *Kpn* I, 242f
- Enzima *Sac* I, 242f
- Enzima *Sal* I, 242f
- Enzima *Xba* I, 242f
- Enzima *Xho* I, 242f
- Enzimas lisosomales, 68, 87, 87f
- Eoceno
clima, 331f
definición, 270f
en América, 292f
evolución, animal, 331f, 453
- Eomaia scansoria*, 297f
- Eon Fanerozoico, 270f, 275f
- Eon Proterozoico
cambios ambientales en, 322–323
definición, 270f
evolución en, 275f, 323
- Eosinófilos
en respuesta inmune, 661, 661f
funciones, 640f, 641
número de, 640f
origen, 641, 641f
- Epéndimo, 573
- Ephedra*, 380, 380f
- Epidemias, 346
- Epidermis**
Animal
en sistema inmune, 663f
vertebrados, 548, 548f
planta, 462, 479
hoja, 482, 482f, 483, 483f
raíz, 484f, 485
- Epidermolisis bullosa (EB), 549
- Epidídimo, 742f, 742t, 743, 744f
- Epífita, 377
- Epiglottis, 688f, 689, 689f, 705
- Epilepsia, 572
- Epinefrina
acción, 562, 562t, 571, 605, 605t,
610, 611
como una hormona amina, 600t
fuente, 562, 599f, 605t, 610
- Epistaxis, 177
- Epitelio capilar, 692, 692f
- Epitelio columnar, 541, 541f
- Epitelio cilíndrico, 541, 541f
- Epitelio escamoso, 541, 541f, 548
- Epitelio estratificado, 541
- Epitelio granular, 541
- Epitelio simple, 541, 541f
- Epitelio. Véase Tejido epitelial
- Equilibrio genético
definición, 279, 280
fórmula de Hardy–Weinberg,
280–281, 281f
- Equilibrio, órganos del, 583, 583f
- Equinoccio de otoño, 862f
- Equinoccio de primavera, 862f
- Equinodermo (*Echinodermata*)**,
428–429, 429f
características, 404t
clasificación, 407f
como deuterostomados, 763
endoesqueleto, 619, 619f
estructura, 428, 428f
evolución de, 313f
- Era Cenozoica, eventos principales,
270f, 892f
- Era de las Cícadas, 379
- Era de los Dinosaurios, 379
- Era del Hielo, y especiación
alopátrica, 292
- Ergotismo, 399
- Eritrocitos. Véase Glóbulos rojos
- Eritropoyetina, 605, 696
- Erizos de mar**, 429, 429f
curva de supervivencia, 805, 805f
desarrollo, 763, 763f
embrión, ciclo celular en, 144
- endoesqueleto, 619
reproducción, 741
- uso de hueva como comida, 429
- Erosión**
del suelo, 495, 495f
tala y, 903
y desertificación, 900
- Error de muestreo, 16, 16f, 173, 196,
799
- Escama
de plantas con bulbos, 489, 489f
pez, 438
reptil, 442, 444
- Escala de pH, 30, 30f
- Escala geológica del tiempo, 270,
270f, 275f, 892f
- Escápula (omóplato), 620, 621f, 624
- Escarabajo (coleóptero), 426, 427f
como polinizador, 511t
defensas, 825, 825f
especies exóticas, 831, 831t, 836
- Escarabajo de Bark, 831t
- Escarabajo japonés, 831t
- Escarabajos de harina (*Tribolium
castaneum*), 288, 288f
- Escarabajos longicorneos, 427f
- Escarabajos longicorneos asiáticos,
831, 836
- Escasez, 848, 855, 856, 856f
- Escherichia coli*, 213
cepas patogénicas, 52, 52f, 339
en investigación genética, 102, 102f
expresión genética, 236, 236f, 237f
hábitat, 342
intolerancia a la lactosa, y, 237
reproducción, 283, 340f
transgénica, 250, 250f
- Esclerótica, 588, 588f
- Escleroides, 478, 478f
- Esclerénquima, 478, 478f, 478t, 479f
- Esclerosis miotrófica lateral (ALS);
Enfermedad de Lou Gehrig), 633
- Esclerosis múltiple (ME), 573, 675
- Escorrentía, 848–849
- Escurpión, 422, 422f
- Escroto, 742, 742f
- Esfínter
definición, 545
en sistema digestivo, 705, 706,
706f, 710
en sistema urinario, 726
- Esfínter pilórico, 706, 706f
- Eslabón perdido, 432
- Esmalte, dientes, 705, 705f
- Esmog fotoquímico, 864
- Esófago
- cáncer de, fumar y, 695f
códocrodo, 444f
funciones, 704f, 705
humano, 704f, 706f
pájaros, 702
- Especiación**
alopátrica, 292–293, 292f, 293f,
406
parapátrica, 295, 295f
simpátrica, 294–295, 294f, 295f
y aislamiento reproductivo, 290f
- Especiación alopátrica, 292–293,
292f, 293f, 406
- Especiación parapátrica, 295, 295f
- Especiación simpátrica, 294–295,
294f, 295f
- Especies**
clasificación de, 8
definición, 8, 290
desarrollo de. Véase, Especiación
diversidad. Véase, Biodiversidad
endémico, 894
indicadores, 896
interacción (Véase Coevolución;
Comensalismo, Competencia,
Mutualismo, Parásitos y
parasitismo; Depredadores y
depredación; Simbiosis)
tipos, 818
e inestabilidad comunal,
830–831, 830f, 831t
nomenclatura, 3, 8, 17, 302, 302f
- nuevas, descubrimiento de, 2, 2f
nombramiento de, 3, 17
patrones de historia de vida, 804
potencial biótico, 801
- Especies aloploploides, 294
- Especies amenazadas, 893, 898
- Especies autopoliploides, 294
- Especies en anillo (Ring species),
295
- Especies amenazadas, 894, 894f, 896,
896f, 897
amenazas actuales, 894–895
definición, 893
- Especies endémicas, 894
- Especies exóticas
impacto de, 831–833, 831t, 832f,
833f, 895
número en aumento de, 836
- Especies introducidas, 895. Véase
Especies exóticas
- Especies pioneras, 828–829, 828f
- Espectro de absorción de pigmentos
fotosintéticos, 110, 110f
- Esperanza de vida, tabaquismo y,
695f
- Espermaticidas, 752, 752f, 753t
- Espermátides, 162, 163f, 744f
- Espermátocitos
primarios, 162, 163f, 744, 744f
secundario, 163f, 744, 744f
- Espermatogonia, 744, 744f
- Espermatozoide**
angiosperma, 170f, 171, 384, 384f,
512, 512f–513f
animal, 760, 760f
briófitas, 374, 375f
cnidarios, 411f
conteo de espermatozoides, disruptores
endócrinos, 596, 615, 615f
estructura, 162
flagelo, 73f
formación, 162, 163f, 612
gimnospermas, 380, 381f
humano, 73f, 139f, 162, 163f
cromosoma, 186
en fecundación, 751, 751f
estructura, 745
formación, 744–745, 744f,
745f
producción, 742, 742f
trayectoria de, 743
planta, 509f
plantas con semillas, 379
plantas vasculares sin semillas,
377f
plantas vasculares, 373, 376
- Espícula, 408, 408f
- Espina bífida, 770
- Espina dorsal. Véase Columna
vertebral
- Espinas y agujones como defensa,
408, 410–411, 429, 465, 465f, 819,
819f, 824
- Espiráculo, 437f, 685, 685f
- Espirilo, 340, 340f
- Espiroquetas, 313f, 343, 343f
- Espónja tubular púrpura, 883f
- Espónjas (Porifera)**, 408–409,
409f
autorreconocimiento en, 409
características, 404t, 408
clasificación, 407f
estructura, 408, 408f
evolución de, 313f
homeostasis, balance de fluidos,
722
reproducción, 409, 409f
sistema respiratorio, 684
- Espora(s)**, 162, 162f. Véase
Megaesporas; Microesporas
alga, 362f, 364f
angiosperma, 508
briófitas, 375f, 379
hongos, 388, 388f, 390, 392–393,
392f, 393, 393f, 396f
plantas con semillas, 379
plantas vasculares sin semillas,
376, 377, 377f

- Esporangio
plantas terrestres, 372
plantas vasculares sin semilla,
376, 376f
plantas vasculares, 379
- Esporofitos**
alga, 364f
angiospermas, 372, 384f, 480,
512f–513f, 515, 515f
briófita, 374, 374f, 375f
desarrollo, 524
en el ciclo de vida de plantas,
162, 162f
kelp, 360f, 361
plantas con semillas, 373, 373f, 379
plantas terrestres, 372, 372f
plantas vasculares sin semillas,
377, 377f
- Esporopolenina, 514
- Esporozoarios. *Véase* Apicomplexa
- Esporozoitos, 359, 359f
- Esqueleto apendicular, 620
- Esqueleto axial, 620
- Esqueleto de azúcar-fosfatos, del
ADN, 207f
- Esqueleto hidrostático, 410, 415,
618, 618f
- Esqueleto(s)**. *Véase* Endoesqueleto;
Exoesqueleto; Esqueleto
hidrostático; Sistema músculo-
esquelal
- apendicular, 620
- articulaciones. *Véase*
Articulación(es)
- ave, 446, 447f
- axial, 620
- gorila, 452f
- humano
análisis comparativo, 452, 452f
estructura, 620–621, 621f
invertebrados, 618–619, 618f, 619f
monos, 452f
vertebrados
estructura, 620–621, 620f, 621f,
622
evolución de, 436–437, 620
- Esquisto, 266, 267f
- Esquistosomiasis, 413f
- Esquizofrenia
■ como desorden genético, 184
■ sistema límbico y, 571
- Estado de transición, 98, 98f
- Estados Unidos**
■ consumo de recursos naturales,
898, 899f
■ deforestación en, 368
■ diagrama de estructura de edades,
810, 811f
■ emisiones de carbono, 858
■ incidencia de ETS, 754t
■ obesidad en, 700
■ población y demografía
■ datos demográficos, 810f
■ edad de la población, 813
■ población actual, 810
■ tabla de vida, 804t
■ sequía en, 474
■ SIDA en, 349, 349f
■ tabaquismo, prevalencia, 698
■ uso de recursos naturales, 812–813
- Estambres, 233, 233f, 382f, 384, 508,
508f, 511
- Estasis, en microevolución, 296
- Estatolito, 530, 530f, 578
- Estele, 484f, 485, 497, 497f, 499f
- Esterilidad
en animales sociales, 792–793
y parásitos, 826
- Esternón**
- Esternón, aves, 447f
- Esterioide(s)
estructura, 43, 43f, 50t
y cataratas, 592
- Esteroides anabólicos, 616
- Esteroides, 880, 881f
- Estigma, 508f, 509, 512, 512f–513f,
514, 514f
- Estilo (plantas con flor), 508f, 509
- Estimulantes, tipos y efectos, 563
- Estímulos
definición, 782
detección y respuesta a, 782
- Estolones, 489, 489f
- Estoma(s)**, 372, 373f, 462, 479, 482,
483f
apertura y cierre de, 500–501, 500f,
501f, 527
contaminación y, 501, 501f
de coníferas, 876
de plantas CAM, 871
fotosíntesis y, 116, 117
y movimiento de agua a través de,
498, 499f
- Estomas**
cocodrilo, 444f
equinodermos, 428–429, 428f
estructura, 706f
funciones, 705
gasterópodos, 416f
humano
digestión en, 706, 706t, 707t
fluidos gástricos y pH, 30
funciones, 704f
pez, 439f
rana, 702, 702f
rotíferos, 419f
- úlceras, 342, 343f, 540, 706
uniones celulares en, 540
- Estornino(s), 786, 786f
- Estramenópilos**, 352f, 360, 360f, 361f
características de, 353t
evolución de, 313f
- Estrella reticulada (*Ophioneris*), 429,
429f, 884, 885f
- Estrellas de mar**, 428, 428f, 429f
como especies clave, 830
embrión, 307f
endoesqueleto, 619, 619f
- Estrellas, formación de, 318, 318f
- Estrés
efectos en la salud, 611
respuesta de estrés en plantas,
529, 529f
y constipación, 710
y digestión, 707
y gen transportador de serotonina,
179
- Estrés mecánico, efecto en plantas,
531f
- Estrés por frío, respuesta animal a,
734–735, 735f, 735t
- Estrés social, relacionado con el
estatus social, 611, 611f
- Estrés térmico, respuesta mamífera
a, 734, 734t
- Estríbo, 584, 584f–585f
- Estróbito
gimnospermas, 380
plantas vasculares sin semilla,
376, 376f
- Estrógeno(s)**
acción, 38f, 39, 605, 605t, 623, 749,
749f, 769, 771
■ como contaminante ambiental, 596
como esteroide, 600t
conversión a testosterona, 614
en hombres
efectos de, 616
■ uso de andro y, 616
fuente, 43, 599f, 605t, 612, 748,
769, 771
funciones, 187
y sistema inmune, 675
- Estroma, 69, 69f, 111, 111f, 112, 113f
- Estromatolitos, 322–323, 322f
- Estructura de edades, definición,
798
- Estructura primaria, de proteínas,
44, 44f
- Estructura secundaria, de proteínas,
44, 44f
- Estructuras análogas, 305, 305f
- Estructuras homólogas, 304–305,
304f
- Etanol. *Ver* Alcohol
- Eta de elongación, de traducción,
222, 222f–223f
- Eta de iniciación, de traducción,
222, 222f–223f
- Eta industrial, del modelo de
transición demográfica, 812, 812f
- Eta posindustrial, modelo de
transición demográfica, 812, 812f
- Eta preindustrial, modelo de
transición demográfica, 812, 812f
- Eta transicional, modelo de
transición demográfica, 812, 812f
- Eucariontes
características, 366t
clasificación de, 312, 312f
en ambientes extremos, 316
expresión génica, control de,
230–233, 230f, 232f, 233f
origen de, 61, 270f, 275f, 323, 323f,
324, 326f–327f
resumen, 8–9, 8t, 9f
transcripción en, 220
- Eudicotiledóneas**
características, 476, 477f
ciclo de vida, 535f
crecimiento secundario, 477, 477f
crecimiento temprano, 525f
especies, número de, 370f, 383
evolución de, 383, 383f
haz vascular, 477, 481f, 483, 483f
hojas, 482
raíces, 485, 485f
reproducción sexual en, 515
tallo, 481f
- Euglenoide, 313f, 352f, 353t, 355, 355f
- Eukarya, como dominio, 8, 8f, 8t.
Véase Eucariontes
- Europa
poblaciones, 457, 457f
- familias reales, hemofilia en, 190f,
191
- fósiles, humanos tempranos, 457
- industria del vino, 519
- SIDA en, 676t
- Europa (luna de Júpiter), vida en,
busca de, 328
- Euryarchaeota*, 313f
- Eusocialidad, 792, 792f
- Eutroficación, 857, 857f, 878
- Evans, Rhys, 254
- Evaporación**
en el ciclo del agua, 848, 848f
proceso, 29, 29f
y movimiento de agua a través de
las plantas, 498–499, 499f
y temperatura de homeostasis, 733
- eventos principales, 270f, 892f
- evolución en
animales, 436f, 442, 442f
plantas, 371, 371f
flora, 378, 378f
- Everglades de Florida, 881f
- Evolución convergente, 449, 449f
- Evolución de aleta caudal, 437
- Evolución de vías de señalización,
365
- Evolución**, 154. *Véase* Adaptación;
Radiación adaptativa; Selección
natural
- alga
rojas, 358, 364
verdes, 364
- amebas, 313f, 352f
- amniotas, 303f
- análisis de parsimonia en, 310, 310f
- anfibios, 303f, 313f, 436f, 440, 440f
- angiospermas, 270f, 275f, 313f, 368,
368f, 370f, 371, 371f, 373, 379,
382, 382f, 383, 383f, 386f
- animales, 270f, 313f, 323, 326f–327f,
365, 406, 407f, 766
- arqueas, 313f, 322, 326f–327f, 339
- artropodos, 270f
- atmósfera y, 118
- bacterias, 313f, 322, 326f–327f, 339
- ballenas, 269, 269f, 304
- branquias, 684
- briófitas, 370, 370f, 371f, 386f
- cianobacteria, 313f, 322, 322f,
326f–327f
- cicadas, 270f, 313f, 368, 371, 371f,
373, 379
- cloroplastos, 324–325, 326f–327f,
342
- coevolución, 296f, 296
- angiospermas, 382, 383f, 510, 520
- de polinizadores y plantas, 382,
383f, 510, 520
- definición, 382, 818
- patógeno y hospedero, 346–347
- comportamiento altruista, 792–793
- comunicación celular, 470
- coníferas, 270f, 313f, 368, 371,
371f, 373
- convergente, 449, 449f
- de reproducción sexual, 164, 323
- de vida (árboles filogenéticos),
312, 313f
- definición, 10, 13t
- del pene, 270f
- del sistema inmune, 660
- dinosaurios, 270f, 275f, 436f, 443,
446
- en tiempo geológico, 270f, 275f
- Era Proterozoica, 323
- especies tempranas, 322–323, 322f,
323f
- eucariontes, 61, 270f, 275f, 323,
323f, 324, 326f–327f
- evidencia de
eslabón perdido, 432
- fósiles, 432, 432f (*Véase* Fósil(es))
- similitudes genéticas, 235,
308–309
- temprana, 260–263
- evidencia temprana de, 260–263
- falta de propósito en, 281
- fotosíntesis, 118, 322, 326f–327f
- gimnospermas, 368, 370f, 371, 373,
379, 386f
- ginkgos, 270f, 313f, 368, 371f, 373
- herencia genética como indicador
de, 168
- hongos, 270f, 313f, 326f–327f, 365,
390
- hormonas, 613
- humanos, 193, 193f, 270f, 275f, 307,
452–457, 453f, 454f, 793
- insectos, 270f, 421, 440
- investigación de Darwin en,
262–266
- investigación de Wallace en,
266
- lagarto, 313f
- licofitas, 270f, 371f
- línea del tiempo, 326f–327f
- macroevolución
definición, 296
divergencia morfológica, 304
- mecanismo de, 297
- tipos/patrones de, 296–297
- mamíferos, 270f, 275f, 304, 313f,
436f, 448–449, 448f, 449f
- mecanismo de, 297
- microevolución
definición, 279
procesos que llevan a, 279
- mitocondria, 68, 313f, 324–325,
325f, 326f–327f, 342, 819
- mutación génica y, 209, 225
- mutaciones como reloj molecular,
308
- núcleo, 324, 324f, 326f–327f
- oidos, 270f
- organelos, 324–325, 324f
- pájaros, 270f, 323, 326f–327f, 368f,
442, 442f, 443, 445, 446, 446f
- pez, 270f, 303f, 313f, 418, 436–437,
436f, 437, 437f
- placas tectónicas y, 273, 448–449
- plantas, 270f, 323, 326f–327f, 368f
con semillas, 370f, 371, 371f, 379
- tierra, 270f, 313f, 368–373, 386f
- vasculares sin semillas, 370–371,
370f, 371f, 376, 386f
- vasculares, 270f, 370f, 376

- procariontes, 60, 270f, 275f, 322, 322f, 339, 341
- protistas, 270f, 326f–327f
- pulmones, 436f, 437, 639, 686–687
- reptiles, 304, 436f, 442, 442f
- respiración aeróbica, 118, 270f, 323, 326f–327f
- serpientes, 313f, 442, 442f, 443, 444
- simetría bilateral, 554
- sistema endomembranal, 326f–327f
- sistema nervioso, 554–555, 554f
- tejido, 404
- teorías de competencia temprana, 262
- terápsidos, 273f
- tetrápodos, 270f, 436f, 440, 440f
- vagina, 270f
- vertebrados, 323, 436–437, 436f, 437f
- vías de señalización, 365
- virus, 335
- y desarrollo animal, 766
- y diversidad de la vida, 10, 10f
- y taxonomía, 302–303
- Exaptación (preadaptación), 296
- Exhalación, 690, 690f
- Exocitosis, 83, 83f, 86, 86f, 560f, 561
- Exodermis, 497
- Exoesqueleto, 618–619
- artrópodo, 421
- molusco, 618–619
- Exones, 220, 220f, 231
- Exotérmicos, 733, 733f
- Experimento(s), 13. *Véase* Investigación científica
- Experimentos con hemisferios cerebrales (“Cerebro dividido”), 572, 572f
- Experimentos dihibridos, 174, 175f
- Experimentos de knockout, 234, 249, 252, 783
- Experimentos monohíbridos, 172–173, 172f, 173f
- Expresión génica**
- control de
- en eucariontes, 230–233, 230f, 232f, 233f
- en procariontes, 236–237, 236f, 237f
- definición, 171
- en desarrollo, 234–235, 234f–235f, 765, 766
- investigación en, 249, 249f
- resumen, 216–217 (*Véase* Transcripción; Traducción)
- Éxtasis (MDMA), 552, 552f, 563, 574, 575, 575f
- Extinción**
- calentamiento global y, 119
- de trepadores mieleros hawaianos, 300
- deforestación y, 368
- grado actual de, 890
- masa, 297, 297f, 892, 892f
- actual, 893
- en escala de tiempo geológica, 270f, 892f
- impactos de asteroides y, 258, 258f, 270f, 274, 443
- K-T Límite Cretácico-Terciario, 258, 258f, 266, 273f, 274, 275, 275f, 297, 443
- verificación de, 893
- Extremidad(es)**
- animal, desarrollo, 765, 765f
- evolución de, 440, 440f
- vertebrados
- divergencia morfológica, 304, 304f
- estructuras homólogas, 304, 304f
- Extremos pegajosos, y ADN (“Sticky ends”), 242, 242f, 243f
- Eyacuación, 743, 750, 751
- F**
- Facilitadores, 230
- Factor de crecimiento
- definición, 573
- puntos de control del ciclo celular y, 150
- Factor de crecimiento nervioso, 573
- Factor de crecimiento epidérmico, 150
- Factor X, 642, 642f
- Factores de necrosis tumoral (TNFs), 661
- Factores de transcripción, 230
- Factores liberadores, 222
- Factores limitantes dependientes de la densidad, 803, 809
- Factores limitantes independientes de la densidad, 803
- Factores limitantes, en población, 802–803, 802f, 803f, 808–809
- FAD (dinucleótido de flavina adenina)
- en respiración aeróbica, 125, 128, 129, 129f, 131
- funciones, 50f, 714f
- metabolismo y, 101f
- FADH₂
- en respiración aeróbica, 125, 128f, 130, 130f
- metabolismo y, 101f
- Fagocitos. Véase** Macrófagos
- aglutinación y, 642
- en apoptosis, 470
- en respuesta inmune, 641, 660, 664, 665, 665f, 666, 667, 668, 670
- Fagocitosis, 86–87, 87f
- Fairbanks, Daniel, 385
- Falange(s), humano, 620, 621, 621f
- Falla de San Andrés, 272f
- Falla de separación cromosómica, 194, 194f, 195
- Familia real rusa
- hemofilia en, 190f, 191
- identificación de restos, 247
- Familia, en nomenclatura de Linneo, 302, 302f
- Faringe**
- anfioxos, 434, 434f
- funciones, 688f, 704f, 705
- gusano de arena, 414f
- gusano redondo, 420, 420f
- humano, 704f
- planaria, 412, 412f
- rana, 702, 702f
- tunicados, 435, 435f
- FAS. *Véase* Síndrome de alcoholismo fetal
- Fasciola (trematodos), 412–413, 441, 441f, 826
- Fase de terminación, en la traducción, 222, 222f–223f
- Fase dicarionte, en el ciclo de vida fúngico, 390, 391f, 394, 394f, 396, 396f
- Fase folicular, del ciclo ovárico, 749, 749f
- Fase G1, 144, 144f
- Fase G2, 144, 144f
- Fase haploide**
- del ciclo de vida animal, 162, 162f
- del ciclo de vida de las plantas terrestres, 372, 372f
- del ciclo de vida de las plantas, 162, 162f
- del ciclo de vida de las angiospermas, 509f, 512f–513f
- Fase lútea, del ciclo ovárico, 749, 749f
- Fase medusa, 410–411, 411f
- Fase S, 144, 144f
- Fatiga muscular, 632
- Fazio, Gennaro, 519f
- FDA. *Véase* Administración de Alimentos y Drogas de Estados Unidos
- Fecundación
- animal, 760, 760f
- combinación genética y, 162–163, 173
- en humanos, 751, 751f, 768
- externa, 741
- interna, 741
- Fémur, humano, 621, 621f
- articulaciones, 624f
- estructura, 543, 543f, 622, 622f
- tamaño, 622
- Fenilalanina, 199, 713
- Fenilcetonuria (PKU), 196f, 199
- Fenoles, 468
- Fenotipo**, 180f, 181. *Véase* Caracter(es)
- alelos codominantes, 176
- alelos de dominancia incompleta, 176, 176f
- alelos dominantes, 171
- alelos recesivos, 171
- como indicador evolutivo, 168
- definición, 171, 278
- epistasia, 177
- factores ambientales, 179, 179f, 181, 278
- herencia autosómica dominante, 188, 188f, 196f
- herencia autosómica recesiva, 188–189, 188f, 196f
- ley de segregación, 172, 172f
- pleiotropía, 177
- variación entre las poblaciones, 278, 278f–279f
- variaciones complejas en, 180–181, 180f, 181f
- Fentanil, 563
- Fermentación alcohólica, 132, 132f, 133f, 395
- Fermentación láctica, 133, 631, 631f
- Fermentación**, 132–133
- alcohólica, 132, 132f, 133f
- en músculos, 133
- lactante, 133, 631, 631f
- levaduras, 395
- producción ATP, 124
- resumen, 124
- Feromonas**, 786, 786f
- activación (“priming”), 786
- alarma, 780, 780f, 786
- definición, 582
- en sistema endócrino, 598
- sexo, 788, 792
- y comportamiento humano, 793
- Feromonas activadoras, 786
- Feromonas de alarma, 780, 780f, 786
- Feromonas señalizadoras, 786, 786f
- Feromonas sexuales, 788, 792
- Fertilidad
- cambio estructural de cromosoma y, 192
- en híbridos, y aislamiento reproductivo, 291
- Fertilización**
- angiospermas, 384, 384f, 509, 509f, 512–513, 512f–513f
- doble, 384, 384f, 512–513, 512f–513f
- formación de fruta y, 519
- plantas con semilla, 379
- Fertilización *in vitro*, 198, 753, 753f, 758
- Fertilizantes
- amoniaco, 855
- como contaminantes, 683, 856, 856f, 865, 894
- Festival de camarones y petróleo de Louisiana, 838
- Festuca (cañuela alta), 398
- Feto**
- humano
- como estado de desarrollo, 767, 767f
- definición, 198
- desarrollo, 772, 772f–773f, 774–775, 774f
- Fetoscopia, 198
- Fibra muscular**, 544, 544f, 626, 628–629, 628f
- contracción lenta, 133, 133f
- contracción rápida, 133, 133f
- Fibra, dietético, 710, 712
- Fibrilación atrial, 653
- Fibrilación ventricular, 653, 653f
- Fibrina, 642, 642f
- Fibrinógeno, 98, 642, 642f
- Fibroblasto, en tejido conectivo, 542, 542f
- Fibrosis quística (CF), 76, 76f, 90, 91, 196f, 198, 199, 252, 254
- Fíbula, 621, 621f, 624, 624f
- Ficobilinas, 109f, 110, 364
- Ficocianobilina, 109f, 110f
- Ficoeritrobilina, 109f, 110f
- Ficourrobilina, 109f
- Ficoviolobilina, 109f
- Fiebre**
- acción enzimática y, 99
- como respuesta inmunológica, 664, 665
- tratamiento de, 665
- y homeostasis, 734
- Fiebre aftosa, 335
- Fiebre amarilla, 335
- Fiebre escarlantina, 283
- Fiebre maculosa de las Montañas Rocallosas, 342
- Fijación de carbono, 115
- en cianobacterias, 342
- variación, en plantas C3, C4, y CAM, 116–117, 117f
- Fijación del nitrógeno
- bacteria fijadora de nitrógeno, 342, 342f, 374, 377, 496, 496f, 819, 819f, 828, 828f, 847, 854, 854f, 855, 857
- definición, 496
- Fijación, de alelos, 288
- Fiji, arrecifes, 883f
- Filamento (estructura floral), 508, 508f, 512f–513f
- Filamentos branquiales, 686, 686f
- Filamentos intermedios, 72, 189
- Filariasis linfática (elefantiasis), 420, 420f
- Filogenia. Véase** Diagramas de árboles evolutivos
- ADN y estructura de proteínas en, 308–309, 308f, 309f, 310
- investigación, usos de, 312
- morfología en, 304–305, 304f, 305f
- patrones de desarrollo en, 306–307, 306f, 307f
- sistemas de clasificación
- filogenética, 303, 303f
- taxonomía Linneana y, 303
- Filtración glomerular, 727, 728, 728f, 729f
- Fingerprinting de ADN, 247, 247f
- Fisiología
- caracteres fisiológicos, 278
- definición, 460
- funciones realizadas por, 538
- Fisión binaria, 354
- Fisión procariótica, 142f, 340–341, 340f, 341f
- Fitocromos, 532–533, 533f
- Fitoesteroides, 78f
- Fitoplancton, 880
- Fitoquímicos (fitonutrientes), 715
- Fitorremediación, 492, 492f, 493, 504, 505, 505f
- Flagelados anaeróbicos, 354–355, 354f
- Flagelo**
- bacteria, 75f
- coanoflagelados, 406, 406f
- dinoflagelados, 358, 358f
- esponjas, 408, 408f
- eucariontes, 73, 73f, 75f
- euglenas, 355f
- heterocontos, 360, 360f
- procariontes, 60, 60f, 61, 340, 340f
- quitridiomycetos, 391
- Flamingo, 121
- Fleischer, Robert, 315
- Floema**, 372, 376, 478f, 479, 479f, 483, 483f, 499f, 502–503, 502f
- primario, 480–481, 480f, 481f, 484f, 485, 486f, 497f
- secundario, 486–487, 486f, 487f

Flor de Lomatia (*Lomatia tasmanica*), 518

Flor de Venus (*Euplectelia*), 409

Flor(es)

apertura y cierre, control de, 532
como características de las
angiospermas, 373, 373f

completa vs. incompleta, 509, 509f
diversidad de, 509, 509f
en eudicotiledóneas, 477f
en monocotiledóneas, 477f
estructura, 156f, 382f, 508–509, 508f
floración, control de 532–533, 532f, 533f

formación, 233, 233f, 508, 527
irregular vs. regular, 509, 509f
partes femeninas, 508–509, 508f
partes masculinas 508, 508f
y polinizadores, Véase

Polinizador(es), 510–511, 510f, 511f

y selección natural, 382, 383f

Flora, normal, 662, 662f

Flores, Indonesia, 456

Fluido cefalorraquídeo, 566, 568–569

Fluido extracelular, 82, 463

homeostasis, 722

humano, 722f, 731

Fluido gástrico, 30, 663, 706

Fluido intersticial

intercambios del sistema
circulatorio, 638, 650–651, 650f
sistema endocrino y, 598
y homeostasis, 540

Flujo génico

fragmentación del hábitat y, 894
y escape de transgénicos en el
medio ambiente, 251, 256, 289
y frecuencia alélica, 289, 289f
y microevolución, 279

Flúor

en el cuerpo humano, 32

■ en la dieta

■ deficiencia/exceso de (efectos), 715f

■ fuentes, 715t

■ funciones, 715t

Fluoruro

■ en agua potable, 21, 32

■ en pasta de dientes, 20f

■ Fluoxetina (Prozac), 562

Foca arpa, 451f

Foca de Weddell (*Leptonychotes weddelli*), 697f

Focas

buceo profundo, 697f

elefantes marinos del norte,

288–289

focas con pelaje, 860

Folato (ácido fólico)

■ deficiencia/exceso, 714f

■ fuentes de, 714t

■ funciones, 714t

■ y defectos en los tubos neurales, 774

Folículo ovárico, 748–749, 748f

Folículos pilosos, 548, 548f

Fondo para la vida silvestre del

mundo (WWF), 897

Foramen magnum, 452, 453f, 620,

621f

Foraminíferos, 261f, 313f, 352f, 353t,

356, 356f, 850

Forma. Véase Morfología

Formación de patrones, 235, 765

Formación del río Verde, 331f

Fórmula de Hardy–Weinberg,

280–281, 281f

Fórmula estructural, de moléculas,

26f

Fórmula química, de las moléculas,

26f

Forsline, Phil, 519f

Fosfatidilcolina, 78f

Fosfato

en el ciclo del fósforo, 856

usos por los organismos, 856

Fosfato, grupo(s)

definición, 38, 38f

en ATP, 48, 48f

Fosfato, transferencia de grupo,

48, 85. Véase Transferencia
de electrones durante la
fosforilación; Fosforilación a
nivel sustrato

en fotosíntesis, 112, 112f, 114, 115,

115f

en nucleótidos, 208

fosforilación a nivel sustrato 126,

126f–127f

transferencia de electrones durante

la fosforilación, 130, 130f

Fosfogliceraldehído. Véase PGAL

Fosfoglicerato. Véase PGA

Fosfolípidos, 43, 43f, 50t. Véase

Bicapa lipídica

Fosforilación, 97

a nivel sustrato, 126, 128, 129f

transferencia de electrones, 125f,

130–131, 130f, 131f, 135f, 137,

200

Fósil(es)

anfibios, 440, 440f

animales, 307f, 406f,

aves, 331f

■ colecciones privadas de, 433, 458

como evidencia de la evolución,

432, 432f

coprolitos, 267f

datación de, 268, 268f

■ datación radiométrica de, 432

Eomaia scansoria (mamífero

placentario ancestral), 297f

formación, 266, 267f

hominidos, 454, 454f, 455

humanos, 456–457

investigación de Darwin sobre,

262f–263f, 263–264, 264f

investigación temprana sobre,

261, 262

plantas, 267f, 370, 371, 371f

primates, bipedalismo,

identificación de, 452, 453f

primeros eucariontes, 323, 323f

Registro fósil

completo, 266–267

correlación con mutaciones

genéticas, 308

en la especiación alopatrica, 292

extinción masiva de, 297

procariontes ancestrales, 322, 322f

reptiles, marinos, 267f

tectónica de placas y, 272–273, 273f

Fotoautótrofos

definición, 118, 124

procariontes, 339, 339f

Fotofosforilación, 114, 114f

Fotoheterótrofos, 339, 339f

Fotólisis, 112, 119

Fotón(es)

excitación de electrones, en

fotosíntesis, 109, 112

longitud de onda de, 108

Fotoperiodismo, 532–533, 532f, 533f

Fotorreceptores, 579, 586, 586f, 588,

588f

degeneración de la mácula y, 592

en plantas, 532–533, 533f

estructura, 590f

función, 591, 591f

tipos, 590

Fotorrespiración, 116, 117

Fotosíntesis

almacenamiento de energía en, 96

ciclo del carbono y, 119, 850f–851f,

851

como fuente de energía, 106

ecuación para, 111

estructura de la hoja y, 482–483,

483f

evolución de, 118, 322, 326f–327f

flujo de energía en, 114, 114f

investigación sobre, 23, 110, 110f

longitud de onda de la luz para,

108, 110, 110f

oxígeno generado en

atmósfera primitiva y, 322–323,

368, 370

difusión de, 82

pigmentos en, 108–109, 109f

reacciones dependientes de la luz,

112–113, 112f, 113f

vía cíclica, 112, 112f, 113, 114,

114f, 118, 322, 326f–327f

vía no cíclica, 112, 112f, 113, 114,

114f, 118, 322, 326f–327f, 368

reacciones independientes de la

luz, 115, 115f

en plantas C4, 117

resumen, 111, 111f

respiración aeróbica y, 136, 136f

resumen, 111, 111f

sistema vascular y, 483

transferencia de electrones en, 101,

112–113, 113f, 114, 114f

vías metabólicas en, 100

y cadena trófica, 6, 9

y gases de efecto invernadero,

852, 853f

Fotosistema(s)

definición, 111

fotosistema I, 111, 112, 113, 113f,

114, 114f

fotosistema II, 111, 112, 113f, 114,

114f, 119

función, 112

reemplazamiento electrónico, 112

Fototropinas, 531

Fototropismo, 531, 531f

Fóvea, 588f, 590, 590f, 592

Fox, Michael J., 562f

FOXP2, gen, 256

Fragata menor (*Fregata minor*), 257f

Fragata portuguesa (*Physalia*), 411,

411f

Fragmentación, 740

Fragmentos de Okazaki, 209f

■ Francia, industria del vino, 519

Franklin, Rosalind, 206–207, 211, 211f

Fraser, Claire, 330

Frataxina, 122, 137

Frecuencia

como propiedades del sonido, 584

detección de, 585

Frecuencia alélica

definición, 279

fórmula de Hardy–Weinberg,

280–281, 281f

y deriva génica, 288–289, 288f

y selección natural, 281 (*Véase*

Selección natural)

Fresa (*Fragaria*), 517, 517f

Fresno (*Fraxinus*), 487f

Freud, Sigmund, 184

Friedman, Jeffrey, 717f

Fructosa 1,6 bifosfato, 127f

Fruta, 476f, 516–517, 517f

clasificación de, 517, 517t

como característica de

angiospermas, 373, 373f, 382

dispersión de, 516–517, 516f

en ciclo de vida de angiospermas,

384

formación de, 515f

maduración de, 527, 535

recomendaciones en la dieta, 712,

712f

sin semilla, 519, 522, 522f

y selección natural, 382, 384

■ Frutas sin semillas, 294, 519

Fruto dehiscente, 517

Fruto indehiscente, 517

FSH. Véase Hormona foliculo

estimulante

FT proteína, 527

Fucoxantina, 109f, 360, 360f

Fucus vesiculosus (sargazo, sargazo

vesiculoso), 360f

Fuentes, en transporte vascular de

plantas, 502–503, 503f

■ Fumadores pasivos, 680, 695, 695f

Furnárido, 586

Fusarium, 400

G

GABA (ácido gamma-

aminobutírico), 562, 562t, 563

Gacela de Thomson, 825

Galactosemia, 188–189, 189f, 196t

Galileo Galilei, 11

Gallina(s)

crestas, variación en, 177, 177f

extremidades anteriores, como

estructuras análogas, 304, 304f

transgénicas, 252, 252f

Gallo de salvia (*Centrocercus*

urophasianus), 788–789, 788f

Gametango, 374, 375f, 392, 392f

Gametios

algas, 362f, 364f

animales, 162, 162f, 167, 167f, 760,

760f

apicomplexa, 359, 359f

cnidario, 410

definición, 156

incompatibilidad, y aislamiento

reproductivo, 290f, 291

número cromosómico, 157

planta, 162, 162f, 372, 372f

producción, regulación de, 603

Gametocitos, apicomplexa, 359, 359f

Gametofito

162, 162f

algas, 364f

angiosperma, 384, 384f, 508–509,

509f, 512, 512f–513f

briofitas, 374, 375f,

- Gen CFTR, 76
Gen de NF1, 227, 227f
Gen del forrajeo, 782–783, 782f
gen *Dunce*, 234
Gen *Eyeless*, 234–235, 234f–235f
Gen *Fru*. Véase gen *Fruitless* (*fru*)
Gen *Fruitless* (*fru*), 783
Gen *Groucho*, 234
Gen *Hb*, 287
Gen *Hox*, 306, 307f
Gen IL2RG, 254
gen *Minibrain*, 234
Gen *Ob*, 717f
Gen *Toll*, 234
Gen transportador de serotonina, mutaciones en, 179
Gen *wingless*, 234
Gen *Wrinkled*, 234
Gen(es)
aislamiento de, 244, 244f
conversión a RNA, 216
definición de, 156, 171, 216
exones, 220, 220f
intrones, 220, 220f
ligados, 178, 178f
maestros. Véase Genes maestros
material genético, origen de, 321, 321f
mutación. Véase Mutación(es)
transferencia de, métodos, 250 (Véase Vector de clonación)
y conducta, 782–783, 782f, 783f
Generación (genética), 171
Género, nomenclatura, 8, 302, 302f
Genes *BRCA*, 238, 239, 281
Genes de factor de crecimiento, regulación de, 238
Genes de la cadena de la globina, 193
Genes de puntos de control, 150, 150f
Genes homeóticos, 234–235, 234f–235f, 297, 306–307, 766
Genes ligados, 178, 178f
Genes maestros, 233, 233f, 765, 766, 770
en desarrollo floral, 508, 509
homeóticos 234–235, 234f–235f, 297, 306–307, 766
Genes ribosomales ARN, como marcadores evolutivos, 344
Gen *TOUCH*, 531
Genética estructural, 249
Genética, terminología, 171
Genoma(s)
aislamiento de genes en, 244, 244f
animal, el más pequeño, 408
Proyecto del Genoma Humano, 248, 248f
Genómica comparativa, 249
Genómica, 249
Genotipo
cariotipo, 187, 187f
definición, 171, 278
determinación, 172
factores ambientales. Véase Selección Natural
ley de segregación independiente, 174, 174f, 175f, 176, 176f, 278f
tipos ligados y, 178, 178f
Genciana (*Gentiana*), 514, 514f
Geología
capas rocosas, 258, 258f, 261, 266, 267f, 270, 271f
escala geológica del tiempo, 270, 270f, 275f, 892f
roca, datos de, 268
teoría del uniformitarismo, 263
GERD. Véase Enfermedad de reflujo gastroesofágico
Geringer, Fransie, 189, 189f
Germinación, 524, 528, 528f, 530, 530f
Gey, George y Margaret, 140
GH. Véase Hormona de crecimiento
Grelina, 700
Giardia lamblia, 354, 354f
■ *Giardiasis*, 354, 354f
Gibberella fujikuroi, 522
Giberelina, 522, 522f, 526, 526f, 526t, 527t, 528, 528f
Gibones, 459f
■ Gigantismo pituitario, 604, 604f
■ Gigantismo, 604, 604f
Gilbert, Walter, 248
Gimnospermas, 380–381, 380f
ciclo de vida, 372f, 381, 381f
crecimiento secundario, 477, 477f
especies
diversidad, a lo largo del tiempo, 892f
número de, 370f
especies en peligro de extinción, 896t
evolución de, 368, 370f, 371, 373, 379, 386f
y selección natural, 382, 382f
Gingerich, Philip, 269
■ Gingivitis, 345, 663
Ginkgo biloba, 380, 380f
Ginkgo(s), 380, 380f
especies, número de, 370f
evolución de, 270f, 313f, 368, 371f, 373
Girasoles (*Helianthus*), 509, 517, 532
Giro cingulado
en el sistema límbico, 571, 571f
funciones, 717
Gis, origen de, 356, 356f
Glándula
definición, 541
endocrina, definición, 541
exocrina, definición, 541
Glándula digestiva, gasterópodo, 416f
Glándula endócrina, 541, 568
Glándula exócrina, definición, 541
Glándula mamaria, 448, 448f
hormonas, 602f
regulación hormonal, 603, 605t
y lactancia, 776, 776f
Glándula mucosa, 548, 549f
Glándula paratiroides
hormonas, 599f, 605t, 607, 623
tumores, 607
ubicación, 606f, 607
Glándula pineal, 568, 568f, 569f
desórdenes de, 612
hormonas, 599f, 605t, 612
Glándula pituitaria, 568, 568f
en el parto, 776
en homeostasis, 466f
en el coito, 750
en la formación de esperma, 745, 745f
en lactancia, 776
función, 612, 615
hipotálamo y, 599f, 602–603, 603f
hormonas, 599f, 602, 602t, 603, 604, 610
lóbulo anterior, 599f, 602, 602f, 602t, 603, 604, 606, 610, 611, 612, 745, 745f, 776
lóbulo posterior, 599f, 602, 602f, 602t, 750, 776
localización, 602f
retroalimentación, 603
sistema urinario y, 730, 730f
tiroides y, 606
■ tumores de, 604
Glándula salival
enzimas, 705, 706t
funciones, 704–705, 704f, 705 humana, 704f
Glándula sebácea, 548, 548f, 662
Glándula sebosa. Véase Glándula sebácea
Glándula sudorípara, 548, 548f, 734
Glándulas accesorias reproductivas, masculinas, 742, 742t, 743
Glándulas adrenales
daño y enfermedad, 611
hormonas, 599f, 602t, 605t, 610, 610f, 757
localización, 610, 610f
regulación de, 603
tumores, 731
Glándulas bulbouretrales, 742f, 742t, 743, 744f
Glaucofítos, 325
Glaucoma, 592
Glicerol, 42, 42f
Glicoproteínas
en cartilago, 542, 542f
en secreción de ovocitos, 748
síntesis de, 45
Gliose 581, 328
Glifosato, 251
■ Glioma, 573
Gliotodonte, 264, 264f
Globina, 46, 46f
Glóbulos blancos (leucocitos), 543f
desórdenes, 652
en esclerosis múltiple, 573
en la apoptosis, 470
en la respuesta inmune, 661, 661f
epidérmicos, 548
estructura, 62f
funciones, 543, 640f, 641
humanos, 62f
número de, 640f
tipos y funciones, 661, 661f
vertebrados, 437
VIH y, 332
Glóbulos rojos (eritrocitos), 543f
en capilares sanguíneos, 650
enzima de la anhidrasa carbónica, 693
estructura, 640–641, 692
funciones, 543, 640, 640f
número de, 640f, 641, 692
origen, 641f, 696
tonicidad, 89f
trastornos, 652 (Véase Anemia falciforme)
Glomeromycota, 390, 390t, 393
Glomérulos, 727, 728
Glossopteris (planta fósil), 273, 273f
Glotis, 689, 689f
Glucagon
acción, 600, 601f, 605, 605t, 608, 608f
como hormona peptídica, 600t
fuente, 599f, 605t, 608
Glucocorticoides
acción, 605t
fuente, 605t
Glucógeno
almacenamiento animal de, 41, 41f, 711
almacenamiento de, 134
conversión de la glucosa a, 134
estructura, 40, 41, 41f
Glucógeno fosforilasa, 99f
Glucólisis, 124, 126, 126f–127f
en fermentación, 132
en respiración aeróbica, 125, 125f, 126, 126f–127f, 131f, 135f
Glucómetro, 609f
Glucosa
absorción, control de, 134
almacenamiento de, en plantas, 115
conversión a glicógeno, 134
descomposición de, 101, 101f (Véase Respiración aeróbica; Glucólisis)
en respiración aeróbica, 125, 125f
estructura, 36, 40
niveles en sangre
control de, 134, 134t, 711f
desórdenes, 609, 609f (Véase Diabetes mellitus)
medición de, 609f
regulación de, 599f, 600, 601f, 605t, 608, 608f, 711f
síntesis de, en fotosíntesis, 111, 111f, 115, 115f
usos de, 40, 96, 115
Glucosa-1-fosfato, 189f
Glucosa-6-fosfato, 98f, 126, 126f–127f, 134, 188–189, 189f
Glutamato monosódico. Véase MSG
GMOs. Véase Organismos genéticamente modificados
Gnetofitas, 313f, 370f, 380, 380f
GnRH. Véase Hormona liberadora de gonadotropina
gonadotropina
Golondrinas árticas, 447
■ Golpe de calor, 460, 460f, 467
Gónada(s)
cocodrilo, 444f
equinodermos, 428f, 429
funciones, 612
hormonas, 605t, 612
humana
femenina, 746, 746f
masculina, 742, 742f
nemátodos, 420f
Gonadotropina coriónica humana (HCG), 769, 771
Gondwana, 270f, 273, 273f, 370, 371f
■ Gonorrrea, 754–755, 755f
Goodman, Steve, 17
Gorilas, 452f
genes, 256
número cromosómico, 144
transporte de crías, 452, 452f
Gorrión cantador, 308f
Gorrión pantanero (*Melospiza georgiana*), 315f
Gorrión, 784, 841, 841f
■ Gota, 625
Gowero, Chedo, 332, 332f
Gradiente de concentración, 82, 82f, 83, 88
Gran cadena de los seres, 260
Gran Cañón, 271f
■ Gran hambruna irlandesa, 361
Gran Lago de Sal, Utah, 345, 345f
Grana, 69
Grandes alturas
■ aclimatación a, 696
■ mal de montaña, 696
■ respiración en, 696, 696f
■ Grandes Lagos, infestación de lampreas, 438
■ Grandes ligas de béisbol, uso de esteroides, 616, 720
Grandes planicies americanas, Dust Bowl (crisis por tormenta de polvo), 872, 900, 900f
■ Granjas de camarón, 880
Grant, Peter, 821
Grant, Rosemary, 821
Granulocito, 641
Grasa(s)
absorción en el intestino delgado, 709, 709f
ácidos grasos trans, 34, 34f, 35, 42, 43f, 50, 713, 713t
acumulación, en tejido adiposo, 42, 543, 543f, 711
como combustible para respiración aeróbica, 134, 135f
conversión a carbohidratos, 134, 711
digestión, 707, 709f
■ en dieta
■ impacto en la salud, 34
■ niveles de colesterol en la sangre, 34, 51, 51f
■ recomendaciones de, 712–713, 713t
estructura, 34, 42, 42f
insaturada, 42, 43f, 712
monoinsaturada, 712–713, 713t
polisaturada, 712, 713t
saturada, 42, 713
sintética, 14, 14f
Grasas insaturadas, 42, 43f, 712
Grasas monoinsaturadas, 712–713, 713t
Grasas saturadas, 42, 713
Gravitación, teoría de, resumen, 13f
Gravitropismo, 530, 530f
■ Green Belt Movement (ONG de Kenia), 386
Griffith, Frederick, 204, 204f, 341
Gripa, 335
■ Gripa. Véase Influenza aviar (Gripe aviar)
1918 pandemia, 347
como infección viral, 335

- Grissino-Mayer, Henri, 491
Grulla de Florida, 898
- Grupo Hemo**, 37, 37f, 46, 46f
anemia por deficiencia en la síntesis de hierro, 652
porfiria y, 551
como pigmento, 109f
función, 692, 693f
- Grupo aldehído, 40
- Grupo amino, 38, 38f, 44
- Grupo cetona, 40
- Grupo experimental, 13, 14, 14f
- Grupo R, 44
- Grupo(s) funcional(es)
comunes, 38–39, 38f
definición, 38
- Grupos carbonilo, 38, 38f
- Grupos carboxilo, 38, 38f, 42, 42f, 44
- Grupos control, 13, 14, 14f
- Grupos hermanos, en cladograma, 303
- Grupos hidroxilo, 38, 38f, 40
- Grupos ligados, 178, 178f
- Grupos metilo
definición, 38, 38f
unión a ADN, 230–231
- Grupos monofiléticos, 303
- Grupos sociales, costos y beneficios de, 790–791, 790f, 791f
- Grypania spiralis* (fósil eucarionte), 323f
- GTP, 222
- Guam, especies introducidas en, 895
- Guanina (G), 48f, 206, 206f, 216, 217f, 218
- Guepardo, 825
- Guipie (*Poecilia reticulata*), selección natural en, 806–807, 806f, 807f
- Gusano ciego aterciopelado (*Tasmanipatus anophthalmus*), 295f
- Gusano de Pompeya, 885f
- Gusano gigante aterciopelado (*Tasmanipatus barretti*), 295f
- Gusanos de arena (*Nereis*), 414, 414f
- Gusanos de tierra**
esqueleto hidrostático, 618, 619f
estructura, 414–415, 415f
fotorreceptores, 586
fusión, 415
movimiento, 618, 619f
músculos, 618, 619f
número de cromosomas, 167
órganos excretores, 722–723, 723f
reproducción, 415, 740
sistema circulatorio, 638f
sistema nervioso, 554f
sistema respiratorio, 684
- Gusanos poliquetos tubulares (*Eydistyllia*) 414, 414f
- Gusanos redondos (nemátodos)**, 420, 420f, 826, 826f
características, 404f
clasificación, 407, 407f
como detritívoros, 843
- enfermedades causadas por, 592, 651
esperma, 162
evolución of, 313f
genoma, *vs.* genoma humano, 308
reproducción, 740
- Gusanos tubulares, 884, 885f
- Gusto
centros cerebrales del, 571
tipos de, 582
- H**
- Hábitat**
adaptación al, 440, 465
capacidad de carga del, 802–803, 802f, 803f
y crecimiento de la población humana, 808–809, 808f, 809f, 812–813, 813f
y desarrollo económico, 812–813, 813f
características de, y estructura de la comunidad, 818
caracterización del, 798
- daño, especies indicadoras, 896
definición de, 818
- fragmentación, impacto del, 894, 894f
- interacciones de especies en. *Véase* Especies, interacción
- pérdida, impacto de, 894, 894f
sucesión ecológica en, 828–829, 828f, 829f
y crecimiento poblacional, factores limitantes, 802–803, 802f, 803f, 808–809
- Haemophilus influenzae*, 674f
- Hairston, Nelson, 820–821
- Halcón gerifalte, 842f
- Halcón peregrino, y selección natural, 10, 10f
- Halcón(es), 841, 841f
- Halófilos extremos, 344–345, 345f
- Halófilos extremos; Termófilos extremos)
al hábitat, 440, 465
de plantas, a vectores dispersos, 516, 516f
de virus, a hospederos humanos, 253, 256
en aves
en el vuelo, 446–447, 447f
pico de ave, 285, 285f, 293f, 703, 821
en el color de la piel, 168
relacionada con la dieta, 703, 703f
- Hamilton, William, 792–793
- Hammond, Rosemarie, 338f
- Hardy, Godfrey, 280
- Hartshorn, Gary, 903
- Hawking, Stephen, 633
- Hayes, Tyrone, 596, 596f
- Hays, Mickey, 189, 189f
- Haz axilar. *Véase* Haz lateral (axilar)
- Haz lateral (axiliar), 476f, 480, 508
- Haz vascular, 481
en eudicotiledóneas, 477f, 481f, 483, 483f
en monocotiledóneas, 477f, 481f, 483, 483f
- HbCO₂. *Véase* Carbamino hemoglobina
- HbO₂. *Véase* Oxyhemoglobina
- HCG. *Véase* Gonadotropina coriónica humana
- HDL. *Véase* Lipoproteínas de alta densidad
- Heces fecales, 710
- Helecho Nido de ave (*Asplenium nidus*), 377
- Helecho**, 377, 377f
ciclo de vida, 372f, 377, 377f
clasificación, 376
diversidad, 377, 377f
especies en peligro de extinción, 896f
especies, número de, 370f
evolución de, 270f, 313f, 371, 371f
poliploidía en, 294
reproducción, 373
- Helechos arborecentes (*Cyathea*), 377, 377f
- Helgen, Kris, 2f
- Helicasa de ADN, 208
- Hélice Alfa, 206
- Helicobacter pylori*, 342, 343f, 706
- Helio, estructura atómica, 24f
- Helmont, Jan Baptista van, 121
- Hembras
humanas. *Véase* Mujeres
selección sexual y, 788
- Hemeritina, 683
- Hemingway, Ernest, 184
- Hemocianina, 683, 685, 685f
- Hemocromatosis hereditaria (HH), 281
- Hemodilálisis, 732, 732f
- Hemofilia A, 190–191, 190f, 254
- Hemofilia, 196f, 642, 652
- Hemoglobina**
animales con, 683
del Tubifex, 683
- estructura, 46, 46f, 692, 693f
genes de la cadena beta, mutaciones en, 224, 224f
- HbA, 287
- HbS, 46, 224f, 287
- llama, 696, 696f
- modelos moleculares, 37, 37f
- síntesis, desórdenes, 652
- transporte de oxígeno, 46, 46f, 640–641, 692
- y monóxido de carbono, 693
- y transporte de dióxido de carbono, 692–693
- Hemorroides, causa de, 651
- Hemostasis, 642, 642f
- Henslow, John, 263
- Hepáticas**, 374, 374f
ciclo de vida, 374, 374f
especies, número de, 370f, 374
evolución de, 313f, 370
homeostasis, 465f
- Hepatitis, 335, 338, 674f
- Herbicidas
■ disruptores endócrinos, 596, 596f
hongos como, 389, 395, 400
- resistencia, 251, 289
- Herbívoros, 843
- Herbívoros, papel en los ecosistemas, 840, 844f, 845f
- Herencia autosómica recesiva, 188–189, 188f, 196f
- Herencia autosómica dominante, 188, 188f, 196f
- Herencia genética**
alelos codominantes incompletos, 176, 176f
alelos codominantes, 176
cariotipo, 187, 187f
como indicador de evolución, 168
diversidad genética, humana, fuentes en, 160, 160f, 161, 162–163, 278, 278f
epistasia, 177
eventos genéticos, 278, 278f
ley de distribución independiente, 174, 175f, 176, 278f
ley de segregación, 172, 172f
modelos, análisis de, 196–197, 196f, 197f
pleiotropía, 177
- Herencia, definición, 7. *Véase* Herencia genética
- Hermadrotismo**, 740, 740f
cirripedia, 423
esponjas, 409
gastropodos, 416
lombriz, 415
planarias, 412
tenia, 413
- Heroína, 563
- Herpes genital, 335, 336, 754
- Herpes simple, tipo 2, 754
- Herramientas, uso humano de, 455, 455f
- Herrillo común, 15, 15f
- Hershey, Alfred, 205, 205f, 213, 213f
- Hesperidio, 517
- Heterocera
como polinizador, 510, 511f, 819, 819f
movimiento de proboscis, 619
- Heterocigotos individuales
definición, 171
herencia autosómica dominante y, 188, 188f
herencia autosómica recesiva y, 188, 188f
- Heterotermos, 733
- Heterótrofo(s), 118, 124
- bacterias, evolución de, 326f–327f
protista, evolución de, 326f–327f
- Hexocinasa, 98f, 99
- HH. *Véase* Hemocromatosis hereditaria
- HI. *Véase* Índice calorífico
- Hibridación de ácidos nucleicos, 244, 244f
- Híbrido
definición, 171
y aislamiento reproductivo, 290f, 291
- Hidrocarburo, definición, 38
- Hidrógeno**
como nutriente de plantas, 494f
en la cadena de transferencia de electrones, 112, 112f, 113, 114, 114f
en la fermentación, 133
en la glicólisis, 126, 126f–127f
en la respiración aeróbica, 125, 125f, 129, 129f, 130–131, 130f, 131f
energía solar (hidrógeno), 863
estructura atómica, 24f
y pH, 30, 30f
- Hidrogenosomas, 354
- Hidrólisis, 39, 39f
- Hidrófera, definición, 860
- 2, 1-hidroxilasa, 757, 757f
- Hidrozoos, 410
- Hierba de la resaca (pasto marino), 829
- Hierba(s), como biocombustibles, 121, 121f
- Hierro
como nutriente de planta, 494f
en la dieta, 711f, 714, 715f
- Hifa(e), 390–391, 390f, 391f, 392, 392f, 393, 394, 394f, 396f, 399, 401
- Higado**
■ alcohol e, 92
cocodrilo, 444f
- enfermedades, 92, 103, 103f
flujo sanguíneo al, 649f
funciones, 92, 134, 608, 608f, 644, 652, 704–705, 704f, 711, 711f, 713
humano, 704f
peces, 439f
rana, 702, 702f
regulación de, 605f, 608, 608f, 610
sistema circulatorio y, 644, 644f
- Higo(s), 519
- Higróforo escarlata (*Hygrophorus*), 390f
- Himenópteros, 426, 427f
- Hipercolesterolemia hereditaria, 196f
- Hipercolesterolemia, familiar, 196f
- Hipercortisolismo. *Véase* Enfermedad de Addison;
Síndrome de Cushing
- Hipertensión (presión sanguínea alta)
causas y efectos, 653
factores de riesgo, 716
mitocondria y, 137
y desórdenes visuales, 592
y enfermedades cardiovasculares, 653
y falla renal, 732
y flujo capilar sanguíneo, 651
- Hipertermia, 734
- Hipocampo, en el sistema límbico, 571, 571f
- Hipocótilo, 524f, 525f
- Hipodermis, 548, 548f
- Hipoglucemia, 609
- Hipotálamo**, 568, 568f, 569f
controles de retroalimentación, 603
durante el parto, 776
en el control del ciclo ovárico, 748, 748f, 749f
en el sistema límbico, 571, 571f
en homeostasis térmica, 734
en la formación de espermas, 745, 745f
en la homeostasis, 466f
fiebre y, 665
función, 602, 612, 615
glándula pituitaria, 599f, 602–603, 603f
hormonas, 599f, 602, 603, 610
localización, 602f
sistema nervioso y, 598
sistema urinario y, 730, 730f
tiroides y, 606
y el sistema endócrino, 598

- Hipotermia, 735, 735f
- Hipótesis de la perturbación intermedia, 829
- Hipótesis de la Reina Roja, 154
- Hipótesis del impacto del asteroide K-T, 258, 274, 275, 275f, 443
- Hipotesis, en el pocoso de la investigación científica, 12, 12t
- Hipotiroidismo, 606, 607
- Hipoxia, 696
- Histamina, 665, 669, 673
- Histona, 143, 143f, 230–231, 344
- Histoplasma capsulatum*, 399
- Histoplasmosis, 399
- Hoja primaria, 525f
- Hojas**
 - adaptaciones para la conservación de agua, 500–501, 500f, 501f
 - anatomía, 462, 462f
 - angiosperma
 - características, variación en, 482, 482f
 - estructura, 482–483, 483f
 - color, 109
 - de planta C3, 116, 116f
 - evolución de, 373
 - gimnosperma, 380
 - plegamiento de, 469, 469f
 - primarias, 525f
- Hombres**
 - anormalidades en el cromosoma sexual, 195
 - capacidad pulmonar, 690
 - conteo de glóbulos rojos, 641
 - cromosomas, 186–187, 186f
 - daltonismo y, 592
 - peso corporal óptimo, 716, 716f
 - respuesta inmune, 675
 - riesgo de infarto, 657f
 - sistema reproductivo, 742–745, 742f, 742t
 - uretra, 726
 - uso de esteroides anabólicos, 616
 - y enfermedades cardiovasculares, 653
 - y osteoporosis, 623
- Hombro, 624, 624f. Véase Cintura escapular
- Homeostasis de fluidos**
 - invertebrados, 722–723, 722f, 723f
 - vertebrados, 724–725, 724f, 725f
- Homeostasis**, 680
 - animales, 466–467, 466f
 - balance de fluidos
 - invertebrados, 722–723, 722f, 723f
 - vertebrados, 724–725, 724f, 725f
 - centro cerebral para, 568
 - definición, 7, 463, 540
 - detección y respuesta al cambio, 466–467, 466f
 - fluido extracelular, 722
 - hipertónica, 88, 89f
 - mamíferos
 - balance de fluidos, 724–725
 - temperatura, 734–735, 734f, 734t, 735f, 735t
 - mecanismos de, 464–465
 - plantas, 468–469
 - regulación del pH, 31, 688
 - resumen, 538
 - sangre y, 640
 - sistema circulatorio y, 638, 644, 645f
 - sistema digestivo y, 702
 - sistema respiratorio y, 688
 - temperatura, 460, 466f, 467, 552, 640, 688
 - en ectodermos, 733, 733f
 - en endodermos, 733, 733f
 - mamíferos, 734–735, 734f, 734t, 735f, 735t
 - temperatura basal, factores que afectan, 733
- Hominídeos
 - clasificación de, 452, 452f
 - evolución de, 453, 454, 458f
- Hominoides, 452, 452f, 453
 - Homo erectus*, 454f, 455, 456, 458f
 - Homo ergaster*, 455
 - Homo floresiensis*, 456, 458f
 - Homo habilis*, 454f, 455, 455f, 458f
 - Homo neanderthalensis*, 456, 456f, 458f
 - Homo rudolfensis*, 458f
 - Homo sapiens*, 456. Véase también Humano(s)
- Humano(s)
 - evolución de, 452–457, 453f, 454f, 458f
 - origen, 456–457, 456f
 - Hongo dermatófito, 401
 - Hongo escarlata (*Sarcoscypha coccinea*), 394f
- Hongos (fungi)**
 - características, 8, 9f, 390
 - ciclo de vida, 390
 - clasificación, 352f, 406f
 - como descomponedores, 396, 840, 843, 855
 - como especies pioneras, 835
 - como eucariontes, 8
 - como herbicidas/pesticidas, 389, 395, 400
 - componentes celulares, 75t
 - curva de supervivencia, 805
 - depredadores, 395, 395f
 - dermatófitos, 401
 - dispersión de, 388, 388f, 390, 393
 - ecología, 390
 - endófitos, 398
 - especies amenazadas, 896
 - evolución de, 270f, 313f, 326f–327f, 365, 390
 - grupos importantes, 390–397, 391t
 - matriz extracelular, 70–71
 - micorrizas, 399, 399f, 496, 496f, 819
 - nutrición, 390, 390f
 - patógenos, 390, 397, 397f, 399, 399f, 400, 401
 - reproducción asexual en, 392f, 395, 395f, 397
 - reproducción sexual en, 392, 392f, 394, 394f, 396, 396f
 - simbiontes, 372, 398–399, 398f, 399f
 - usos humanos, 388
- Hongos flagelados, 391, 391f
- Hongos huevo (oomicetos), 313f, 352f, 353t, 361, 361f
- Hongos mohosos, 365, 365f
 - características, 353t
 - clasificación, 352f
 - evolución, 313f
- Hongos, 394f, 395, 396, 396f, 399
 - especies amenazadas, 896t
 - venenosos, 397, 397f
- Hooke, Robert, 54–55, 55f
- Horizonte A, 495, 495f, 870, 870f
- Horizonte B, 495f, 870f
- Horizonte C, 495f, 870f
- Horizonte O, 495f, 870, 870f
- Horizontes del suelo, 494–495, 495f, 870, 870f
- Hormiga(s), 421t, 424, 792, 792f
- Hormigas de fuego (*Solenopsis invicta*), 816, 816f, 831, 837, 837f
- Hormona liberadora de corticotropina (CRH), 610
- Hormona adrenocorticotrópica (ACTH)
 - acción, 602t, 603, 611
 - fuerza, 599f, 602t
- Hormona antidiurética (ADH; vasopresina)
 - acción, 601, 602, 602t, 730, 730f, 783
 - como hormona peptídica, 600t
 - fuerza, 599f, 602, 602t, 603f
- Hormona de crecimiento (GH; Somatotropina)**
 - acción, 602t, 603, 605
 - como hormona proteica, 600t
 - desórdenes, 604, 604f
 - fuerza, 599f, 602t
 - función, 604
 - sintética, 604
- Hormona del crecimiento humano,
 - sintética, 604
- Hormona foliculo-estimulante (FSH), 749, 749f
 - acción, 602t, 603, 612, 612f, 745, 745f, 748, 750
 - como hormona proteica, 600t
 - fuerza, 599f, 602t
- Hormona liberadora de corticotropina (CHR), 610
- Hormona liberadora de gonadotropina (GnRH)
 - acción, 612, 612f, 745, 745f, 748, 749f
 - fuerza, 612, 612f
- Hormona luteinizante (LH)**
 - acción, 599f, 602t, 603, 612, 612f, 615, 745, 745f, 748
 - como hormona proteica, 600t
 - fuerza, 599f, 602t, 749, 749f
 - pruebas de orina para, 720
- Hormona paratiroidea (PTH)
 - acción, 605t, 607, 623
 - como hormona proteica, 600t
 - fuerza, 599f, 605t, 607
- Hormona proteica
 - acción, 600
 - ejemplos de, 600t
 - estructura de, 600
- Hormona recombinante del crecimiento humano (rhGH), 604
- Hormona tiroidea sintética, 607
- Hormona(s), animal**, 470, 470f, 602t
 - acción, 598, 600–601, 601f
 - control de retroalimentación, 603
 - control del ciclo ovárico, 603, 748, 748f
 - control digestivo, 707, 707t
 - disruptores, y desarrollo, 596, 596f, 607, 607f, 614
 - en la formación de espermas, 745, 745f
 - en la remodelación y el crecimiento óseo, 623
 - evolución de, 613
 - extracción sanguínea de, 711f
 - fuentes de, 599f, 600
 - glándula paratiroidea, 599f, 605t, 607, 623
 - glándula pineal, 599f, 605t, 612
 - glándula pituitaria, 599f, 602, 602t, 603, 604, 610
 - glándulas suprarrenales, 599f, 602t, 605t, 610, 610f, 757
 - gónadas, 605t, 612
 - hipotálamo, 599f, 602, 603, 610
 - invertebrados, 613, 613f
 - investigación en, 598
 - ovarios, 599f, 602t, 605t, 612
 - páncreas, 599f, 605, 605t, 608, 608f
 - pubertad y, 612
 - receptores
 - en la membrana plasmática, 600, 601f
 - evolución de, 613
 - función y diversidad, 600–601
 - intracelular, 600
 - mutación de, 600–601
 - regulación del apetito, 700, 700f, 717, 717f
 - regulación del sistema urinario, 730–731, 730f, 731f
 - riñón, 602t, 605, 696
 - secreción, control de, 568
 - testículos, 599f, 602t, 605t, 612
 - timo, 588f, 605t, 612, 655
 - tiroides, 606–607, 606f, 623
 - vertebrado, 605, 605t
- Hormona(s), humana**
 - en el desarrollo temprano, 769
 - y comportamiento, 793
 - desórdenes, 604, 604f
- Hormona(s), plantas**
 - tipos y funciones, 522, 522f, 526–531, 526f, 526t, 527f, 527t, 528f, 529f
 - usos comerciales, 522, 522f, 527, 527t
- Hormonas aminas, 600, 660t
- Hormonas esteroideas**
 - acción, 600, 601f
 - ejemplos de, 600t
 - estructura de, 600
 - origen, 43
- Hormonas sexuales**
 - fuerza, 610, 612
 - glándulas adrenales y, 599f
 - humanas, 187, 746, 746f, 747, 748, 749
 - masculinas, en formación de esperma, 745, 745f
 - regulación de, 603, 612, 615
 - Horquilla de transcripción, 218f
 - VPH. Véase Virus del papiloma humano
- Hrdy, Sarah Blaffer, 793
- Hubble, Edwin, 318f
- Hubel, David, 591f
- Huber, Ludwig, 785
- Hueso**
 - anatomía, 622, 622f
 - aves, 446, 447f
 - células, 622
 - clasificación, 543, 543f, 622
 - desarrollo de, 767
 - efectos hormonales en, 605t, 606, 607, 623
 - enfermedades, 635
 - flujo sanguíneo, 649f
 - funciones, 543, 622t
 - matriz extracelular, 71, 71f
 - remodelación, 623
- Huesos carpaes, 620, 621f
- Huesos craneales, 620, 621f
- Hueso de la pierna. Véase Fémur
- Huesos del metacarpo, 620, 621f
- Huesos del metatarso, 621, 621f
- Huesos del tarso, 621, 621f
- Huesos, pierna, humano, 621, 621f
- Hughes, Sarah, 583
- Humano(s)**
 - ADN, elementos transponibles en, 224
 - alelos, posible número de, 278
 - altura corporal, variación en, 180, 180f
 - antecedentes del, características de, 455, 455f
 - asma, esporas fúngicas y, 388
 - boca
 - arqueas en, 345
 - cáncer, tabaquismo y, 695f
 - digestión y, 705, 706t
 - flora normal, 663
 - funciones, 688f, 704f, 705
 - gingivitis, 663
 - pH de, 705
 - cadena de genes de la globina, 193
 - conductos reproductivos, masculinos, 742, 742t, 743
 - cavidades corporales, 546, 546f
 - células
 - división extracorporal, 140, 140f
 - investigación en, 140, 140f
 - cerebro, 555f (Véase Telencéfalo)
 - anatomía, 569, 569f
 - corteza somatosensorial, 580, 580f
 - drogas psicoactivas y, 563
 - evolución de, 455
 - experimentos de “cerebro dividido”, 572, 572f
 - formación del, 770, 773
 - tumores, 573
 - ciclo del nitrógeno, 855, 855f
 - ciclo ovárico, 748–749, 748f, 749f
 - clasificación de, 452, 452f
 - coito, 750–751
 - sexo seguro, 755
 - y transmisión del VIH, 677
 - comportamiento
 - bases evolutivas, 793
 - factores que influyen, 793
 - plasticidad de, 457
 - corazón
 - arritmias, 653, 653f
 - aspecto, 646f

- ciclo cardíaco, 646, 647f
estructura, 639, 646, 646f
función, 639, 639f, 646–647, 647f
latido del, 646–647, 647f
localización, 646f
marcapasos, cardíaco, 636, 647, 647f, 653
sistema de conducción cardíaco, 647, 647f
- defectos y desórdenes, 138, 636, 636f
 - diabetes y, 609t
- crecimiento. *Véase* Crecimiento cromosoma(s), 187f
anormalidades, 187
autosomas, 186
cromosomas sexuales, 186–187, 186f, 187f
vs. cromosomas de mono, 193, 193f
- dedos
control cerebral de, 570, 570f
huesos, 620, 621f
percepción sensorial, 580, 580f
- definición de, 455
desarrollo. *Véase* Desarrollo, humano
diente, 705, 705f
- digestión
absorción de nutrientes, 708–709, 708f, 709f
boca, 705, 706t
control de la, 707
estómago, 706, 706t, 707t
intestino delgado, 706, 706f, 707, 707f, 707t, 708–709, 708f, 709f
metabolismo de compuestos orgánicos, 711, 711f
dispersión temprana, 457, 457f
diversidad genética, fuentes de, 160, 160f, 161, 162–163, 278, 278t
- elementos en, 20, 32, 33, 33f
- embrión
como etapa de desarrollo, 767, 767t
definición, 198
desarrollo, 768, 768f–769f, 772, 772f–773f
mano, 149f
membranas extraembrionarias, 768–769, 769t
órganos reproductivos, 186f
en la red trófica del Ártico, 842f
especies exóticas y, 831–833, 831t, 832f, 833f
esperma, 73f, 139f, 162, 163f
cromosoma, 186
en fecundación, 751, 751f
estructura, 745
formación, 744–745, 744f, 745f
producción, 742, 742f
trayectoria de, 743
- esqueleto, 620–621, 621f
- estómago
digestión en, 706, 706t, 707t
funciones, 704f
pH del fluido gástrico, 30
- evolución del, 193, 193f, 270f, 275f, 307, 452–457, 453f, 454f, 793
- extremidades anteriores, como estructura homóloga, 304, 304f
- femenino. *Véase* Mujer
- fenotipo
efectos ambientales en, 179
variación dentro del, 278, 278f–279f
- feto
como etapa de desarrollo, 767, 767t
definición, 198
desarrollo, 772, 772f–773f, 774–775, 774f
- fibras musculares, 133, 133f
- fluido extracelular, 722f, 731
- genes
APOA5, 249
FOXP2, 256
- Hb gene, 287
IL2RG, 254
PAX6 gene, 234–235
- genoma de, vs. otras especies, 249, 308
- glándulas accesorias reproductivas, masculinas, 742, 742t, 743
- glándulas sudoríparas, 548
- gónadas
femeninas, 746, 746f
masculinas, 742, 742f
- habla
centros cerebrales del, 570–571, 570f, 572, 572f
sistema respiratorio en, 688, 689, 689f
- hipertermia en, 734
- homeostasis, temperatura, 460, 460f
- hormonas sexuales, 187, 746, 746f, 747, 748, 749
- huesos
esqueleto, 620–621, 621f
rango de tamaño de, 622
- impacto en la biosfera. *Véase* Biosfera, impacto humano en
- infancia
altura de, 459f
tejido adiposo pardo, 735
- lenguaje
centros cerebrales del, 570–571, 570f, 572, 572f
ventajas del, 808
- masculino. *Véase* Hombre
- mitocondria, 68, 308f
- mutaciones, velocidad promedio de, 279
- número cromosómico, 65, 144, 145, 145f, 157, 157f, 167
- nutrición. *Véase* Nutrición
- oído
anatomía, 583, 583f, 584, 584f–585f
escuchar y, 583–584
- ojo
anatomía, 588–589, 588f
mecanismos de enfoque, 589, 589f
variación de colores en, 180, 180f
- órganos reproductivos
adulto, 156f
embrión, 186f
origen, 454, 454f, 455, 455f, 456–457, 456f, 457f
ovarios, 156f, 186f, 612f, 746, 746f, 747t
- óvulos, 163f, 751, 751f
características de, 741
- cromosomas, 186
- páncreas
- cáncer, tabaquismo y, 695f
 - células alfa, 608, 608f
 - células beta, 608, 608f, 609
 - en el sistema digestivo, 598, 704f
 - localización, 608, 608f
- parto. *Véase* Parto(s)
- pH
boca, 705
desórdenes, 31
fluido extracelular, 731
intestino grueso, 710
sistema de amortiguamiento (sistema de buffers), 31
- piel
- color, genética del, 168, 168f, 182, 183
 - diabetes y, 609t
 - exfoliación de, 471
- microorganismos en, 662, 662f
- placenta, 451f
- población y demografía
agricultura y, 368, 808–809, 813
capacidad de carga, 812–813, 813f
censo, 799
- colapsos de, 368, 474, 474f, 796, 796f, 813, 813f
- crecimiento, 808–809, 808f, 809f, 810
- curva de supervivencia, 804
- desarrollo económico y crecimiento poblacional, 812, 812f
- efectos económicos del crecimiento poblacional, 812–813, 812f, 813f
- factores limitantes, 808–809
- potencial biótico, 801
- programas de control poblacional, 810–811
- tabla de vida, 804t
- taza de fertilidad total, 810
- pulmón
capacidad vital, 690
capacidad volumétrica del, 690–691, 690f
estructura, 688f, 689
funciones, 688f
intercambio de gases, 692, 692f
membrana respiratoria, 692, 692f
tabaquismo y, 695, 695f
- respiración
a gran altura, 696, 696f
control de, 691, 691f, 694
- ejercicio y, 691, 691f
 - intercambio de gases, 692, 692f
- riñón. *Véase* Riñón, humano
- sangre. *Véase* Sangre
- selección sexual en, 299
- sentido de la percepción. *Véase* receptores sensoriales
- sistema cardiovascular, resumen, 644, 644f
- sistema digestivo
apetito, control, 700, 700f, 717, 717f
componentes de, 704–705, 704f
músculo suave en, 706, 706f
resumen, 704–705
- sistema endócrino, componentes del, 599f
- sistema inmune, 669
- sistema locomotor, 626, 627f
- sistema nervioso, 555, 555f
abuso de drogas y, 552
- médula espinal, 566–567, 566f
- neuroglía, 573
- neurotransmisores, 526t, 562
- periférico, 564–565, 565f
- ruta de reflejo, 566–567, 567f
- sistema reproductivo
femenino, 746–750, 746f, 747t
masculino, 742–745, 742f, 742t
- sistema respiratorio, 688–689, 688f
- ciclo respiratorio, 690, 690f
- componentes, 688f
- control de, 691, 691f, 694
- funciones, 688
- intercambio y transporte gases, 692–693, 692f, 693f
- músculos, 689
- tejidos, 463f
- vías aéreas, 689
- volúmenes respiratorios, 690–691, 691f
- y el habla, 688, 689, 689f
- sistema urinario, 726–732 (*Véase* Riñón, humano)
- componentes, 726, 726f
- regulación de, 730–731, 730f, 731f
- y equilibrio ácido-base, 731
- sistemas de órganos, resumen, 546, 547f
- testículos
formación de, 186f, 187
funciones, 742, 742f, 742t, 743, 744
- localización, 156f, 612f, 744f
- vasos sanguíneos
estructura, 648, 648f
funciones, 648f
homeostasis, 642, 642f
mayor, 645f
- y el ciclo del carbono, 851
- cabello, alaciamento y enrizamiento, 39
 - clonación de, 202, 211
 - líquido gástrico, pH de, 30
 - ingeniería genética del, 254
- Húmero
ave, 447f
humano, 620, 621f, 624f
- Humor acuoso, 588, 588f, 592
- Humus, 494
- Huq, Anwarul, 887
- Huracán Katrina, 838
- Huso acromático, 145, 146, 147f, 148f, 149, 157, 158f–159f, 161, 164, 164f–165f, 751, 751f
- Hwang, Woo-suk, 18
- Hydra, 405f, 410, 411f, 554f, 740, 740f
- I**
- IAA. *Véase* Ácido indol-3-acético
- Ártico, derretimiento del, 859, 859f, 890, 904
 - propiedades, 28f, 29
- Ichthyostega, 440f
- Ictiosaurio, 266, 267f, 442f, 443, 443f
- IgA, 668–669, 668t, 670f, 671
- IgD, 668, 668t, 669
- IgE, 668, 668t, 669, 670f, 671, 673
- IgG, 668, 668t, 670f, 671, 676–677, 677, 679
- IgM, 668, 668t, 669
- Ignicoccus, 345f
- Iguanas, 444, 815, 815f
- Iluminador, 58f
- IMC. *Véase* Índice de Masa Corporal
- Impacto de asteroides**
tendencia en el número de, 330
y extinciones, 258, 258f, 270f, 274, 443
y formaciones geológicas, 273
impacto en la biosfera, 898–899, 899f
- Impétigo, 346
- Implantación en humanos, 768, 768f–769f
- Impronta, 784, 784f
- Inactividad y enfermedades cardiovasculares, 653
- Incisivos, 448, 448f, 705, 705f
- India
diagrama de estructura de edades, 811f
el pueblo de, 457
en la medicina antigua, 720
población, 810
y desarrollo económico, 813
- Índice calorífico (HI), 472, 472f
- Índice de Masa Corporal (IMC), 716, 716f
- Índice de natalidad, humanos, 800–801, 801f, 804, 804t, 810
- Individuos homocigotos
definición, 171
herencia autosómica dominante y, 188, 188f
herencia autosómica recesiva y, 188, 188f
- Individuos homocigotos dominantes, 171
- Individuos homocigotos recesivos, 171
- Individuos post-reproductivos,, 798
- Individuos pre-reproductivos,, 798
- Individuos XO, 195
- Indricotherium*, 449f
- Inducción embrionaria, 764, 764f
- Industrialización, y uso de recursos, 812–813
- Infancia
definición, 767t
en primates, duración de, 453, 459, 459f
- Infanticidio
en animales, 793
en China, 811
- Infecciones respiratorias agudas, muertes por año, 346t

- Inferior, definición, 546f
Inflorescencias, 509
- **Influenza aviar** (gripe aviar), 256, 347
 - Información genética, naturaleza de, 216
 - **Ingeniería genética**, 250. *Véase* Organismos genéticamente modificados
 - cuestiones de seguridad, 253 en humanos, 254
 - fábricas de órganos, 732
 - historia de, 253
 - por fitorremediación, 492, 493, 504, 505, 505f
 - problemas éticos, 155, 166, 240, 241, 251, 252, 254, 255, 256
 - usos de, 250, 250f
 - Inhalación, 690, 690f
 - Inhibidor, 599f
 - Inhibidor, hipotalámico, 599f, 603
 - **Inhibidores de integrasa**, en tratamiento del VIH, 336
 - Inhibidores de la transcriptasa reversa, 677
 - **Inhibidores de proteasas**, 336, 677
 - Inhibina, 745, 745f
 - **Injerto**, en plantas, 518–519, 519f
 - Immigración
 - y frecuencias alélicas, 289
 - y tamaño de población, 800
 - Inmunidad adaptativa**
 - autorreconocimiento y reconocimiento a cuerpos externos, 660, 666, 675
 - estructura y función de los anticuerpos, 668–669, 668f
 - mediada por anticuerpos, 667–671, 670f
 - mediada por células, 667, 667f, 672–673, 672f, 673f
 - resumen, 660, 660f, 666–667, 666f, 667f
 - Inmunidad innata, 660–661, 660f, 664–665, 664f, 665f. *Véase* Fiebre; Respuesta inflamatoria
 - Inmunidad, definición, 660
 - Inmunización activa, 674
 - Inmunización pasiva, 674
 - **Inmunización. Véase** Vacunas
 - **calendario recomendado**, 674f
 - **proceso**, 674
 - Inmunodeficiencia, 675
 - Inmunodeficiencias secundarias, 675
 - **Inmunodeficiencias severas combinadas (SCIDs)**, 254, 675
 - Innovación clave y radiación adaptativa, 297
 - Insecticidas. *Véase* Pesticidas
 - Insectívoros, 297f
 - Insecto(s)**, 424–425. *Véase* Mosquito
 - alas
 - como estructura homóloga, 305, 305f
 - evolución de, 421
 - y éxito evolutivo, 426
 - características, 424–425
 - chupadores de plantas [“plant-sucking”], 502, 502f
 - clasificación, 421
 - como comida, 426
 - como detritívoros, 843
 - como polinizador, 290–291, 291f, 382, 383f, 426, 510, 510f, 511f
 - como vector de enfermedades, 350, 355, 359, 359f, 366, 420, 426–427, 846
 - competencia por la cosecha humana, 250–251, 251f, 426
 - comportamiento altruista en, 792, 792f
 - curva de supervivencia, 805
 - defensas de las plantas contra, 824
 - desarrollo, 425, 425f, 426
 - diversidad de especies, a lo largo del tiempo, 892f
 - diversidad, 426, 427f
 - enfermedades virales, 335
 - especies amenazadas, 896f
 - especies poliploides, 194
 - estructura, 424–425, 424f
 - eusocial, 792, 792f
 - evolución de, 270f, 421, 440
 - exoesqueleto, 619
 - larva, glándulas salivales, 231, 231f
 - muda, 613
 - número de especies, 421f, 424–425
 - origen, 425
 - parasitoides, 816, 826–827, 827f
 - percepción del dolor, 595
 - reproducción asexual en, 740
 - reproducción sexual en, 425
 - sistema respiratorio, 424, 684–685
 - visión, 578f, 579, 586f, 587
 - **Inspección Geológica de Estados Unidos (USGS)**, 388f
 - Instituto Nacional de Biodiversidad (Costa Rica), 902
 - Instituto Nacional de la Salud (NIH)
 - directrices de seguridad de ingeniería genética, 253
 - disfunción eréctil, 750
 - y proyecto del Genoma humano, 248
 - Insulina**
 - acción, 605, 605f, 608, 608f, 609
 - como hormona proteica, 600f
 - fuentes, 599f, 605f, 608
 - **individuos con sobrepeso**, 716
 - **inyecciones**, en diabetes, 609
 - **sintética**, 250
 - Integración sináptica, 561, 561f
 - Integrador, y respuesta al cambio, 466, 466f
 - Integrinas, 80f–81f
 - Integumento, 379, 512, 515, 515f
 - Intercambio gaseoso**
 - en humanos, 692, 692f
 - gases del, 682
 - tasa de difusión, factores que afectan, 682–683
 - y homeostasis, 464
 - Intercambio integumentario, 68
 - Interfase, 146f
 - en ciclo celular, 144, 144f
 - meiosis, 157
 - Interferones, 660f, 661
 - Interleucina-2, 252
 - Interleucina(s), 660f, 661
 - Interneuronas, 545, 545f, 554, 556, 556f, 569
 - Internodo, 476f, 480
 - Intestino Delgado**
 - absorción de, 708–709, 708f, 709f
 - estructura, 708, 708f
 - funciones, 704f, 705
 - humanos
 - digestión en, 706, 706f, 707, 707f, 707f
 - dolor diferido, 581f
 - estructura, 707f
 - funciones, 704f
 - ranas, 702, 702f
 - recubrimiento de, 541
 - secreción hormonal, 605
 - sistema linfático, 655
 - y sistema circulatorio, 644, 644f
 - Intestino delgado (colon). Véase** Cáncer de colon.
 - enfermedades de, 710
 - estructura, 710, 710f
 - función, 705, 710
 - funciones, 704f
 - humano, 704f
 - rana, 702, 702f
 - Intestinos. Véase** Intestino delgado; Intestino grueso
 - arqueas en, 344, 345
 - bacteria en, 52, 52f, 103, 343, 710
 - cocodrilo, 444f
 - enzimas en, 706f
 - fungi, 391, 393
 - gusanos redondos, 420f
 - pájaro, semillero, 702f, 703
 - pescado, 439f
 - protistas, 365
 - rotífero, 419f
 - Intestinos
 - **Intolerancia a la lactosa**, 236–237
 - Intrones, 220, 220f, 243
 - Invaginaciones neurales, 770, 770f
 - Inversión, de ADN, 192
 - Inversiones térmicas, 864, 864f
 - Invertebrado(s)**
 - bilateral, como protostomados, 763
 - especies amenazadas, 896f
 - esqueleto, 618–619, 618f, 619f
 - fenotipo, influencias del medio ambiente sobre los, 179, 179f
 - fotorreceptores, 586
 - homeostasis, balance de fluido, 722–723, 722f, 723f
 - hormonas, 613, 613f
 - marino, curva de supervivencia, 805
 - reproducción acuática, 741
 - reproducción asexual en, 740, 740f
 - resumen, 402
 - sistema digestivo, 702
 - sistemas respiratorios, 684–685, 684f, 685f
 - **Investigación científica. Véase** Investigación genética
 - **atmósfera**, condiciones tempranas, 318
 - **certeza de conclusiones**, 823f
 - **cuestiones** en, 18
 - **efectos Olestra®**, 14, 14f
 - **en ADN**, 204–207, 211
 - **en cáncer**, 151, 153, 153f, 239
 - **en células humanas**, 140, 140f
 - **en células madre**, 18, 538, 538f, 549
 - **en células**, origen de, 320–321, 320f, 321f
 - **en controles biológicos**, 837, 837f
 - **en diabetes**, 252, 720
 - **en fósiles**, 261, 262, 262f–263f, 263–264, 264f
 - **en fotosíntesis**, 23, 110, 110f
 - **en hormonas**, 598
 - **en la estructura proteica**, 249
 - **en medicinas de prescripción**, 875, 902
 - **error de muestreo**, 16, 16f
 - **investigación en evolución**, Darwin, 262–266
 - **investigación en evolución**, Wallace, 266
 - **material genético**, origen de, 321
 - **moléculas orgánicas**, origen de, 319, 319f
 - **nuevas especies**, descubrimiento de, 2, 2f
 - **nutrición**, 385
 - **prácticas de investigación**, 12, 12f, 13f
 - **proteínas**, origen de, 320
 - **radioisótopos** en, 23, 23f
 - **selección natural**, 14–15, 15f
 - **sujetos de estudio**, 11
 - **sesgos** y, 15
 - **términos usados** en, 13
 - Investigación genética**
 - bioluminiscencia, 102
 - chips de DNA en, 249, 249f
 - crucias de prueba, 172
 - Drosophila melanogaster* en, 234–235, 234f–235f, 766
 - **en animales**, 252–253, 252f, 253f, 256, 256f
 - **en desórdenes genéticos**, 254
 - **en expresión genética**, 249, 249f
 - **experimentos dihibridos**, 174, 175f
 - **experimentos Mendelianos** con guisantes, 170–174, 170f, 172f, 173f, 175f, 178
 - **experimentos monohíbridos**, 172–173, 172f, 173f
 - **fingerprinting de DNA** en, 247
 - **genómica**, 249
 - **Proyecto del Genoma Humano**, 248, 248f
 - **ratones** en, 249, 252, 253f, 254, 256, 766
 - Investigación. *Véase* Investigación científica
 - **Inyecciones e implantes hormonales** como métodos anticonceptivos, 752f, 753, 753f
 - **Iodo**, en la dieta
 - efectos de exceso/deficiencia, 715f
 - fuentes, 715f
 - funciones, 714–715, 715f, 774
 - metabolismo, 607
 - tiroide y, 606, 606f
 - Ion(es)
 - definición, 25
 - procesos celulares y, 31
 - lones de hidrógeno, y pH, 30, 30f
 - Iridio, 274
 - Iris, 532, 533f, 588, 588f
 - Isaacson, Peter, 846f
 - **Isla de Pascua**, 796, 796f
 - **Isla de St. Matthew**, 803f
 - **Isla Lord Howe**, 294–295, 295f
 - **Isla(s)**, patrones de biodiversidad en, 834–835, 834f, 835f
 - Islas Galápagos**, 262f–263f
 - arrecifes, 883
 - especiación alopatrica en, 292–293
 - leones marinos, 860, 860f
 - pinzones en, 257f, 264, 265f, 821
 - población de iguanas, 815, 815f
 - Islas Hawaianas
 - arrecifes, 882f, 883
 - controles biológicos en, 827
 - especiación alopatrica en, 292–293, 293f
 - especies *Drosophila* en, 293
 - formación de, 272f
 - impacto humano en, 300
 - insectos, 827
 - olas, 860, 860f
 - pájaros de, 293, 293f, 296, 300, 300f, 308f, 309, 309f, 310, 311f, 312, 312f, 314, 315, 315f, 895
 - patógenos exóticos, 895
 - Islas pancreáticas, hormonas, 605f, 608
 - Islas, como hábitat 835
 - Isoflavinas, 715
 - Isoleucina, 100–101, 221, 308–309, 713
 - Isótopos, 22
 - Isótopos de uranio, 23
 - Isotretinoina (Accutane), 775
 - Istmo de Panamá, 292
 - IUNC. Lista roja de especies amenazadas, 896, 896f

J

 - **J-Field, Aberdeen Proving Ground**, 492, 492f
 - Jacinto de agua, 831f
 - Jadear, 734
 - Janssen, Hans y Zacharias, 54
 - Japón, 813
 - Jasmonatos, 527, 529, 529f
 - Jején, 520
 - Jenner, Edward, 674
 - Jeon, Kwang, 325
 - Jerarquías dominantes, 791, 791f
 - **Jer lag**, 612
 - Johnny Appleseed (John Chapman), 519
 - Johnson, Magic, 755f
 - Joyce, James, 184

K

 - **K–T (Cretácico–Terciario) límite. Véase** Límite del Cretácico–Terciario (K–T)
 - Kaguya (ratón sin padre), 166
 - Karenia brevis*, 358, 358f
 - Katan, M. B., 51
 - Kauai, formación de, 300
 - Keller, Gerta, 443
 - Kelp, gigante, 360–361, 360f

- Kennedy, John F., 611
 Kepone, 596
 Kereru, 521
 Ketamina, 563
 Kettlewell, H. B., 282
 Khan, Genghis, 196f
 Khan, Michelle, 679
 Kilocaloría, 716
 Kinesinas, 72, 72f
 Kinney, Hannah, 694
 Kiwi, 741
 Klein, David, 803f
 Koala (*Phascogaleos cinereus*), 450, 450f, 825
 Koella, Jacob, 367
 Kohn, Michael H., 299
 Krebs, Charles, 823
 Krill, 423, 423f
 Kubicek, Mary, 140
 Kudzu (*Pueraria montana*), 832–833, 832f, 895
 Kurosawa, Ewiti, 522
 Kuru, 338
 Kuruvilla, Sarah, 138
- L**
 La Niña, 886, 886f, 889, 889f
 ■ "La píldora del día siguiente", 752, 752f, 753t
La primavera silenciosa (Carson), 846
 Labios mayores, 746, 746f
 Labios menores, 746, 746f
 Laboratorios Jackson, 717f
 Labor de parto 776, 776f
 Labrador retriever, color de pelaje en, 177, 177f
 Lagartera (*Setaria verticillata*), 821f
 Lacks, David, 140
 Lacks, Henrietta, 140, 140f
 Lactancia, 776, 776f
 Lactasa, 236
Lactobacillus acidophilus, 133, 343
Lactobacillus, 8f, 343, 343f, 663
 Lactosa
 digestión de, 188–189, 189f
 estructura, 40
 Lactosa (lac) operon, 236–237, 236f, 237f
Laetiporus (basidiomicotas), 397, 397f
 Lagartija (*Plethodon glutinosus*), 820–821, 821f
- Lagartos**
 características de, 444
 curva de supervivencia, 805
 especies, número de, 444
 evolución de, 313f, 442, 442f, 443
 reproducción asexual en, 740
 reproducción de, 741f
 Lago Berkeley Pit, 316
 Lago Cráter, 878f
 Lagos
 como ecosistema, 878–879, 878f
 como reservorio acuífero, 848f
 ■ lluvia ácida y, 865, 865f
 ■ Lagos eutróficos, 878, 878f
 Lagos oligotróficos, 878, 878f
 Lágrima(s), 588
 Lamarck, Jean-Baptiste, 262
 Lamela, 70, 70f, 534
 Lamela, media, 70, 70f, 534
 Laminarias gigantes, o kelp 360–361, 360f
 Lamprea, 303f, 313f, 434f, 435, 435f, 436f
 Langosta americana (*Homarus americanus*), 405f, 423, 423f, 684, 785, 785f
 Langostas, 595
 Langostino, 162, 423, 554f
 Lanugo, 773
 Laringe (caja de voz), 689, 689f
 ■ cáncer, tabaquismo y, 695f
 funciones, 688f, 705
 ■ Laringitis, 689
- Larva(s)**
 agnato, 438
 anfíbios, 440, 441
 cangrejo, 423f
 cnidario, 410, 411f
 equinodermo, 429
 esponja, 409
 gusano plano, 413f
 insecto, 425, 425f, 426
 mariposa, 421f
 tunicado, 435, 435f
- Latencia**
 en planta con semillas, 524
 en plantas, 534, 874
 en rotíferos y tardígrados, 419
- Latitud, y estructura de las comunidades**, 834, 834f
- LDL. Véase** Lipoproteína de baja densidad
- Leakey, Mary**, 454f
- Leche**
 anticuerpos en, 448, 776
 como característica de mamíferos, 448, 448f
 humano, 776
 monotremo, 450
 ■ recomendaciones alimenticias, 712, 712f
- Lechos de coral**, 882f
- Lechuga (*Lactuca*)**, 524
- Lechuga de mar (*Ulva*)**, 363, 363f
- Leeuwenhoek, Anton van**, 54, 55f
- Legumbres, en la dieta**
 recomendaciones, 712
- Leishmania mexicana**, 87f
- **Leishmaniasis**, 87f
- Lek (sistema de apareamiento)**, 788
- Lemmings, en la cadena trófica del Artico**, 842f, 843
- Lémur**, 17, 452, 452f, 459f
- Lengua**
 control cerebral de, 570, 570f
 funciones, 705
 papilas, 582, 582f
 receptores del gusto, 582, 582f, 595, 705
- Lenguaje**
 centros cerebrales de, 570–571, 570f, 572, 572f
 ventajas de, 808
- Lenguaje**
 centros cerebrales de, 570–571, 570f, 572, 572f
 y sistema respiratorio, 688, 689, 689f
- Lente condensador**, 58f
- Lentejas de agua**, 382, 482
- Lentes oculares (microscopio)**, 58f
- Lentes, oculares**
 ■ cataratas, 592, 593f
 estructura y función, 586–587, 586f, 587f, 588, 588f, 589, 589f
- León**, 779f, 790, 793
- Lepidodendron**, 378, 378f
- Leptina**, 717, 717f
- acción**, 700, 700f
- fuerza**, 605
- Lesión**
 comunes de articulaciones, 625
 neuromoduladores y, 562
 respuesta de las plantas a, 468, 468f
 respuesta del sistema endócrino, 598
- **Leucemia mieloide crónica (CML)**, 196f
- **Leucemia(s)**, 254, 652
- Leucina**, 308–309, 713
- Leucocitos. Véase** Glóbulos blancos
- Levadura**
 clasificación, 390, 394
 expresión genética en, 249f
 genoma, vs. genoma humano, 308
- **para hornear (Saccharomyces cerevisiae)**, 132, 308f, 395
- **infecciones, en SIDA**, 676
- mitocondria**, 68
- producción de ATP**, 132
- reproducción**, 395
- Levadura de panadero**, 308f
- Ley de la distribución independiente**, 174, 175f, 176, 278f
- Ley de segregación**, 172, 172f
- **Leyendas de vampiros, porfiria y**, 551
- LH. Véase** Hormona luteinizante
- Líbelula**, 426
- Liberadores hipotalámicos**, 599f, 603, 606, 606f
- Librerías de ADN**, 244
- Licofitos**, 376
 en el periodo Carbonífero, 378, 378f
 especies, número de, 370f, 376
 evolución de, 270f, 313f, 371f
- Licopeno**, 109f
- Licopodios (*Lycopodium*)**, 376, 376f
- Liebre americana, como presa**, 822–823, 823f
- Liebre de mar (*Aplysia*)**, 613f
- Liebre, en la red trófica del Artico**, 842f, 843
- **Ligadura de trampas, como método anticonceptivo**, 752, 752f, 753t
- Ligamento, función**, 624, 624f
- estructura y función**, 542
- **heridas en**, 625
- Ligamentos cruzados**, 625
- Ligasa (ADN)**, 208, 208f, 209f, 242, 242f, 243f
- Lignina**
 descomposición de, 396
 en estructuras de plantas, 70, 372, 373f, 376, 478, 488, 485
 síntesis, supresión de, 251f
- Ligers**, 291
- Lilas (*Syringa*)**, 533f
- Límite del Cretácico-Terciario (K–T)**, 258, 258f, 266, 273f, 274, 275, 275f, 297, 443
- Linaje(s), registro fósil y**, 267f
- Lince canadiense**, 822–823, 823f
- Lincoln, Abraham**, 184f
- Línea primitiva**, 770, 770f
- Linfa**, 654, 655, 709
- Linfocitos B (células B)**
 anticuerpos, 668, 668f
 efector, 666–667, 667f, 670f, 671, 671f
 en la respuesta inmune, 661, 661f, 666–667, 666f, 667f, 670–671, 670f, 671f
 infecciones virales, 652
 linfomas, 652
 memoria, 666, 667, 667f, 670f, 671, 671f
 origen, 641, 641f
 receptores de antígenos, 666, 669, 669f
 y el sistema linfático, 655
- Linfocitos T**, 80f–81f, 667f, 676f
- células ayudadoras**, 661f, 667f, 670, 671, 672–673, 672f
- células efectoras**, 666–667, 667f, 670f, 672–673, 672f
- citotóxico**, 661f, 667, 667f, 672–673, 672f, 673f, 676
- diferenciación de**, 655
- en respuesta inmune**, 661, 661f, 666–667, 667f, 670–671, 670f, 672–673, 672f
- hormona de regulación**, 605f
- linfomas**, 652
- maduración, control hormonal**, 612
- memoria celular**, 666, 667, 667f, 670, 670f, 671, 672–673, 672f
- origen**, 641, 641f
- receptores del antígeno**, 666, 669
- sistema linfático y**, 655
- Linfocitos. Véase** Linfocitos B;
- Linfocitos T**
 funciones, 640f, 661, 661f
 número de, 640f
 origen, 641f
 tipos, 641, 661, 661f, 666–667, 667f
- Linfomas**, 652
- Linnaeus, Carolus**, 302
- Lípido(s). Véase** Ácido(s) Graso(s); Fosfolípidos; Esteroides(s); Ceras
- absorción en el intestino grueso**, 709f
- definición**, 42
- digestión de**, 706, 706f
- origen**, 326f–327f
- **recomendaciones alimenticias**, 712–713, 713t
- tipos**, 42, 50t
- Lipoproteína de alta densidad (HDL)**, 51, 51f, 652, 680
- Lipoproteína de baja densidad (LDL)**, 51, 51f, 652, 680
- Lipoproteína(s)**, 51
 absorción en el intestino grueso, 709, 709f
 de alta densidad (HDL), 51, 51f, 652, 680
 de baja densidad (LDL), 51, 51f, 652, 680
 funciones, 51
- Lipton, Jack**, 575
- Líquenes**, 398, 398f
 como especie indicadora, 896
 como especie pionera, 828, 828f, 835
 como relación mutualista, 819
 especies en peligro de extinción, 896f
 hongos en, 390, 394, 398, 398f
- Líquido sinovial**, 624
- Lirios (*Lilium*)**, ciclo de vida, 384f
- Lisina**, 309, 713
- Lisis**
 definición, 336
 en reproducción viral, 336, 337f
- Lisosoma(s)**, 63f, 86, 86f, 87, 87f
- disfunciones**, 68, 68f
- funciones**, 62f, 66f–67f, 67, 75t, 666
- Lisozima**, 252, 663, 708
- Lithops**, 824, 824f
- Litósfera, definición**, 860
- Lixiviación de nutrientes, del suelo**, 495, 855
- Llamados de alarma**, 790, 790f
- Llamas**
 evolución de, 292, 292f
 sistema respiratorio, 696, 696f
- **Lluvia ácida**, 30–31, 31f, 855, 865, 865f, 894
- Lobo (*Canis lupus*)**, 786f
 Artico, 842f
 como depredador, 822, 822f
 comportamientos de jauría, 790, 791, 791f
 su comunicación, 787
- Lobo ártico**, 842f
- Lóbulo frontal**, 570, 570f
- Lóbulo occipital**, 570, 570f
- Lóbulo olfatorio**, 568, 568f
- cocodrilo**, 444f
- pez**, 569f
- sistema límbico y**, 571
- Lóbulo parietal**, 570, 570f
- Lóbulo temporal**, 570, 570f
- Localización citoplásmica**, 762, 762f
- Locus, de un gen, definición**, 171, 171f
- Loes alpino (*Thiaspi caerulescens*)**, 492
- Loewi, Otto**, 562
- Lofotrocozoos**, 407, 407f
- Longitud de onda, de energía electromagnética**, 108, 108f
- Lorenz, Konrad**, 784f
- Loto (*Nelumbo nucifera*)**, 472
- **LSD (dietilamida de ácido lisérgico)**, 563
- Lu, Chensheng**, 736
- Lubchenko, Jane**, 830
- Luciernagas, luciérnaga norteamericana (*Photinus pyralis*)**, 102f, 787
- Luciferasa de luciérnaga**, 102, 102f
- Luciferasa**, 102, 102f, 251f, 358
- Luciferina**, 102
- Lucy (fósil)**, 454f
- Luft, Rolf**, 122
- Lumen, reducido**, 652, 652f
- Lunar (neoplasia)**, 150
- Lupino amarillo (*Lupinus arboreus*)**, 468–469, 469f

- Luteína, 109f, 715
- Luz solar**
como fuente de energía, 6, 6f, 95, 95f, 107–109, 107f, 108f, 109f, 136, 840, 845f (Véase Fotosíntesis)
intensidad, variación conforme la latitud, 862, 862f
- piel, efectos sobre, 549
y corrientes oceánicas, 866
y el viento, 862, 863f
- Luz visible, longitudes de onda, 108, 108f
- Luz.** Véase Luz solar
- bioluminiscencia, 102, 102f, 358, 358f
como fuente de energía, 108–109, 108f, 109f
espectro, 108, 108f
propiedades, 108
visible, longitud de onda, 108, 108f
- Lyell, Charles, 263
- Lystrosaurus*, 273, 273f, 442
- M**
- Maathai, Wangari, 386
- Macaco, 459f
- MacArthur, Robert H., 835
- Macho(s)
humano. Véase Hombre
selección sexual y, 788
- Macrocylops albidus* (copepod), 423f
- Macrocystis* (kelp), 360–361
- Macroevolución**
definición, 296
divergencia morfológica, 304
mecanismos de, 297
tipos/patrones de, 296–297
- Macrofagos**, 86–87, 87f
en respuesta inmune, 640f, 661, 661f, 664, 665f, 666, 666f, 667, 667f, 669
número de, 640f
origen, 641
VIH y, 676
- Macronúcleos, en *paramecio*, 357, 357f
- Macronutrientes, 494, 494f
- Mácula, 592
- Madera
quemada, 96
su formación, 486–487, 486f, 487f
- Madera leñosa, 487
- Madera suave, 487, 488f
- Madreselva (*Lonicera fragrantissima*), 527f
- Madreselva japonesa, 895
- Magnificación biológica, 846, 846f
- Magnolias
evolución, 383, 383f
haz vascular, 480
- Malheshwari, Hiralal, 604
- Maíz (*Zea mays*)**
anatomía, semillas, 524f
coloraciones del maíz indio, 225f
- como alimento, 515
 - como biocombustible, 106, 120, 121, 121f
como planta C4, 116, 116f
crecimiento temprano, 525f
 - diseñado genéticamente, 250, 251f
estructura del tallo, 481f
maíz salvaje (*Zea diploperennis*), 902
raíces, 485, 485f
- Maíz indio, 225f
- Maíz silvestre (*Zea diploperennis*), 902
- Malaria
anemia falciforme y, 287, 287f, 350
control de, 350, 351, 366, 846
distribución global, 287f
muertes por, 346f, 350, 359
pruebas, 350f
síntomas, 350, 359
transmisión de, 350, 359, 359f, 367, 367f, 426
- Malaria aviar, 300f, 895
- Mal de descompresión, 696
- Malthus, Thomas, 264
- Malva india, 821f
- Mamífero(s)**
características, 448, 448f
cerebro, 569f
corazón, 448, 639, 639f, 644
cuidados parentales en, 789, 789f
curva de supervivencia, 805
dientes, adaptaciones, 703, 703f
diversidad de especies, fuera de tiempo, 892f
diversidad, 450, 450f, 451f
embrión, patrones de segmentación, 763
especies amenazadas, 896f
estrés por calor, 734, 734f
estrés por frío y, 734–735, 734f, 735f, 735f
evolución de, 270f, 275f, 304, 313f, 436f, 448–449, 448f, 449f
fecundación en, 741, 751
homeostasis
balance de fluidos, 724–725
temperatura, 734–735, 734f, 734f, 735f, 735f
monogamia en, 789
número de especies, 434f
ojo, 589
órgano vomeronasal, 582
placentarios
características de, 450, 451f
evolución de, 448–449, 448f
reproducción, 437
requisitos de agua, 724–725, 725f
sangre, 640–641, 640f, 641f (Véase Sangre)
sistema circulatorio, 639, 639f
sistema respiratorio, 687
tejidos mosaico en, 232

Manada egoísta, 790

Manati, 297f, 451f

Mancha ocular
anfioxos, 434, 434f
equinodermo, 428, 428f
euglenoide, 355f
rotífero, 419f

Mandíbula(s)
definición, 436
evolución de, 436–437, 436f, 437f
hominido, 453
primate, 453

Manglar, 869f, 880, 881f

Mangle rojo (*Rhizophora*), 881f

Mangold, Hilde, 764

Mangosta, introducción a Islas hawaianas, 300

 - Maniobra de Heimlich, 690, 691f

Mano
desarrollo, 470, 471f
diabetes y, 609f
evolución de, 452–453, 453f

Mantarraya, 438f, 439

Mantis religiosa, 825, 825f

Manto
babosa de mar, 684f
molusco, 416, 416f, 417f
sepia, 418f

Mantos acuíferos

 - amenazas a, 849, 849f, 894

definición, 848

Manzana (*Malus domestica*), 302f, 379f
fruto, 516f, 517
hormonas, 527
programas de cultivo, 519f
propagación, asexual, 518–519, 519f

Manzana de Adán, 689

Manzano, 516f

Maple (*Acer*), 516, 516f, 517

 - Marcador radioactivo, 23f

Mar de Sargazo, 361

Mar Muerto, 345

Mar Rojo, Arrecife tiburón, 4f–5f, 5

Marcadores del MHC (Complejo mayor de histocompatibilidad), 666, 666f, 670, 670f, 672f, 673

Marcapasos cardíaco, 636, 647, 647f, 653

Marchantia, 374, 374f

Marea roja, 358

Marea, volumen, 690–691, 690f

 - Mareo, 583

Margulis, Lynn, 324

Marihuana (*Cannabis*), 302f, 563

 - efectos en la salud, 695
 - secreciones de la hoja, 483f

Mariposa, 427f
apéndices, 425f
como polinizadoras, 510, 511f
especies amenazadas, 898
proboscis, movimiento, 619
y la selección natural, 14–15, 15f

Mariposa buho de Costa Rica (*Caligo*), 799f

Mariposa *Heliconius* 290f

Mariposa misionera Azul, 898

Mariposa monarca, 421f

Mariposa pavorreal, 14–15, 15f

Markov, Georgi, 214

Marsopa, extremidades anteriores, como estructura homóloga, 304, 304f

Marsupiales, 297f, 448–449, 448f, 450, 741f

Marte, vida en, 317, 328, 329

Martillo, 584, 584f–585f

Martínez, Neo, 843

 - Mascotas(s)
clonación de, 202
impacto ecológico del tráfico de, 391, 883

Mason, Russell, 786

Massonia depressa, 521, 521f

 - Mastectomía radical, 228

Mastocitos, 661, 661f, 665, 665f, 669, 673

Matanza de peces, 683, 683f

Materia blanca, 566, 566f

Materia gris, 566, 566f

Matorral seco, 868f–869f, 873, 873f

Matorrales, sequías, 868f–869f, 873, 873f

Matriz extracelular, 70–71

Mayr, Ernst, 290

McCarty, Maclyn, 204–205

McClintock, Barbara, 225f

McCullough, Frankie, 658, 658f

McGwire, Mark, 616

McNulty, Amanda, 677f

MCP. Véase 1-metilciclopropano

MDMA, 552, 574, 575, 575f

Mecanismos de reparación del ADN, 207–208, 209f
defectos en, 213, 238
en meiosis vs. mitosis, 164

Mecanismos de retroalimentación
en enzimas, 100–101, 100f
en la secreción de hormonas, 603
negativa, 466–467
en la regulación de la tiroides, 606, 606f
niveles de cortisol en la sangre, 610, 610f
secreción de hormonas, 603
positiva, 467, 467f
potencial de acción, 558, 558f–559f
secreción de hormonas, 603

Mecanismos de retroalimentación positiva, 467, 467f
potencial de acción, 558, 558f–559f
secreción hormonal, 603

Mecanismos retroalimentación negativa, 466–467
en regulación de la tiroides, 606, 606f
nivel de cortisol en la sangre, 610, 610f
secreción hormonal, 603

Mecanorreceptores, 578, 578f, 583, 583f

Medio interno, homeostasis, 638. Véase Homeostasis

Medios extremos, adaptación a, 316, 316f, 468–469, 469f. Véase Halófilos extremos; Termófilos extremos

Médula adrenal, 599f, 605f, 610, 610f

Médula ósea amarilla, 622, 622f

Medula espinal
anatomía, 565, 565f
barrera hematoencefálica, 569
cocodrilo, 444f

 - daño a, 566
 - formación, 770, 770f
humana, 555f

Médula oblonga, 568, 568f, 569f
en regulación de la presión sanguínea, 649
en respiración, 691, 694
síndrome de Muerte Súbita Infantil (SIDS) y, 694

Médula ósea, 144, 622, 622f

 - cáncer de, 652
 - funciones, 654f

Médula renal, 726, 726f, 727, 727f, 729, 729f

Médula vegetal, 480, 480f, 481f, 485, 485f

Médula. Véase Médula ósea

Medusa, 410–411, 410f, 411f
capas de tejido, 404
mecanorreceptores, 578

Megacariocitos
función, 641
origen, 641f

Megaesporas, 379

angiospermas, 382f, 384f, 509f, 512, 512f–513f
gimnospermas, 381f

Meiosis
anormalidades en, 167, 167f
comparación con mitosis, 164, 164f–165f
en ciclo de vida de las plantas, 162, 162f
en formación de espermatozoides, 744, 744f
entrecruzamiento cromosómico en, 160, 160f, 164f–165f, 192, 278f
etapas en, 157, 158f–159f
funciones de, 142, 142f
meiosis I, 157, 158f–159f, 164f–165f
meiosis II, 157, 158f–159f, 164f–165f, 751, 751f
resumen, 142, 156–157
segregación durante, 174, 174f, 175f, 176, 176f, 278f
y variación de caracteres, 160–161, 160f, 161f

Mejillones, 417, 830

Melanina
y color de ojos, 180, 180f, 588
y color de pelo, 99f, 177, 179, 179f
y color de piel, 168, 183

 - Melanoma maligno, 151f

Melanosomas, 168

Melatonina
acción, 605f, 612, 615
como hormona amino, 600f
fuente, 599f, 605f, 612

Melosh, Jay, 443

Membrana basal, de tejido epitelial, 541

Membrana basilar, 584f–585f, 585

Membrana celular. Véase Bicapa lipídica
de los organelos, 62
estructura, 78–79, 78f, 79f
función, 80, 80f–81f, 82, 82f
permeabilidad selectiva, 82, 82f, 83
proteínas, 57, 57f, 65, 78–79, 79f, 80–81, 80f–81f, 84–85, 84f, 85f, 87, 87f, 90f
transporte a través de, 80f–81f, 83–89, 83f, 84f, 85f, 89f, 497, 497f

Membrana periodontal, 705f

Membrana plasmática, 56f. Véase Envoltura nuclear
células eucariontes, 62f, 63f, 751

- células procariontes, 60, 60f, 75t, 340, 340f
- definición, 56
- en cáncer celular, 151
- en citocinesis, 148–149, 148f
- endocitosis, 83, 83f, 86–87, 86f
- estructura, 57, 57f, 80
- exocitosis, 83, 83f, 86, 86f
- funciones, 56
- invaginación de, en procariontes, 324, 324f, 340
- origen de, 320–321, 321f
- proteínas, 80, 80f–81f
- receptores hormonales, 600, 601f
- tráfico en la membrana, 86–87, 86f, 87f
- Membrana pleural**, 688f, 689
- Membrana respiratoria**, 692, 692f
- Membrana tilacoide**, 69, 69f, 111, 111f, 112, 112f, 113, 114, 114f
- Membranas extraembrionarias**, 768–769, 769t
- Memoria**
- abuso de drogas, 563
 - abuso de MDMA y, 552
 - a corto plazo, 571, 571f
 - enfermedad de Alzheimer y, 562
 - formación de, 571, 571f
 - a largo plazo, 571, 571f
 - sistema límbico, 571
 - tipos de, 571
- Mendel, Gregor**, 170f
- experimentos con guisantes, 170–174, 170f, 172f, 173f, 175f, 178
- información biográfica, 170, 174
- ley de la distribución independiente, 174, 175f, 176
- ley de la segregación, 172, 172f
- Mendeleev, Dmitry, 22, 22f
- Meninges, 566, 566f, 573
- Meningitis, 346t
- Menisco, 624, 624f, 625
- Mensink, R. P., 51
- Menstruación, 749, 769
- Mercurio
- barrera hematoencefálica y, 569
 - en osos polares, 890
 - en peces, 846
- Meristemo apical, 477, 477f, 480, 480f, 508, 524, 527
- Meristemo apical de la raíz, 477, 477f, 484f, 485, 515f, 524
- Meristemo lateral, 477, 477f, 486–487, 486f
- Meristematos, 476–477, 477f, 481f, 484f, 485, 486–487, 486f, 508, 515f, 524
- Mero de coral, 439f
- Merozoitos, 359, 359f
- Mescher, Mark, 536
- Meselson, Matthew, 213
- Mesencéfalo humano, 569, 569f
- peces, 569f
- vertebrado, 568, 568f
- Mesodermo**
- animal, 404, 404f, 761f, 764, 765, 765f, 766
- humano, 770, 770t
- vertebrados, 546
- Mesófilo, 478, 482–483, 483f, 499f, 502, 529
- empalizado, 483, 483f
- esponjoso, 116f, 483, 483f
- Mesoglia, 410, 410f
- Mesozoico
- eventos importantes, 270f, 892f
 - evolución en animales, 442f
 - plantas, 382, 382f
- Metabolismo ácido de las cerasulaceas. Véase Plantas CAM
- Metabolismo biosintético rutas, 100
- Metabolismo**. Véase Respiración aeróbica; Síntesis de ATP; Digestión; Cadenas de transferencia de electrones;
- Fermentación, Glicólisis, Fotosíntesis, Síntesis de proteínas
- ácidos nucleicos, 48–49
- bioluminiscencia y, 102
- carbohidratos, 40–41, 124–125, 125f (Véase rutas específicas)
- controles sobre, 100–101, 100f, 101f
- de alcohol, 67, 92, 92f, 103
- de compuestos orgánicos 711, 711f
- definición 39
- enzimas y, 98–101, 100f (Véase Encima(s))
- lípidos, 42–43, 134, 135f
- metabolismo energético, 95–97
- permeabilidad de la membrana celular y, 82
- proteínas, 44–47, 134–135, 135f
- reacciones metabólicas comunes, 39t
- ruta metabólica
- definición, 100
 - origen de, 320
 - tipos, 100
 - y temperatura de homeostasis, 733
- Metafase (mitosis), 144f, 146, 147f, 164f–165f
- Metafase I (meiosis), 157, 158f–159f, 161, 161f, 164f–165f, 174f
- Metafase II (meiosis), 157, 158f–159f, 164f–165f, 174f
- **Metahemoglobinemia hereditaria**, 196t
- Metallosphaera prunae*, 60f
- Metamorfosis**, 421, 421f
- completa, 425, 425f
 - incompleta, 425, 425f, 427f
- insecto, 425, 425f, 426
- peces, 438
- rana, 761, 761f
- tunicados, 435, 435f
- Metano
- arqueas, producción de, 344–345, 344f
 - como gas invernadero, 852, 853f
 - estructura, 38
 - fuentes de, 106
- Metanógenos
- arqueas, 344–345, 344f
 - características, 344
- Metástasis, 151, 151f
- Methanococcus jannaschii*, 344f
- Metilación, de ADN, 230–231
- 1-metilciclopropano (MCP), 523, 535
- Metionina (met), 44f–45f, 220, 222, 222f–223f, 713
- Método científico, 12. Véase Investigación científica
- Métodos de captura y recaptura, 799
- México, diagrama de estructura de edades, 811f
- Mezcalina, 563
- Mezcla, definición, 25
- Mezquite, 484, 871
- Miastenia gravis*, 562
- Micelas, 709, 709f
- Micelio, 390, 390f, 392, 392f, 396, 396f
- Michel, Helen, 275
- Micorriza(e), 399, 399f, 496, 496f, 819
- Micosis, definición, 392
- Microcebus lehilahytsara*, 17
- Microesporas, 379
- angiospermas, 382f, 384f, 509f, 512, 512f–513f
 - gimnospermas, 381f
- Microevolución
- definición, 279
 - procesos que conducen a, 279
- Microfilamentos, 72, 72f, 530, 762, 878
- Microfotografía, 58, 59f
- Microglía, 573
- Micronúcleos, en *Paramecio*, 357, 357f
- Micronutrientes, 494, 494t
- Microondas, en el espectro electromagnético, 108f
- MicroRNAs, 216, 231
- Microscopio de barrido electrónico, 58–59, 58f, 59f
- Microscopio de fluorescencia, 58, 59f
- Microscopio de transmisión electrónica, 58f, 59, 59f
- Microscopio óptico, 54
- Microscopios de contraste de fases, 58, 59f
- Microscopios de luz, 58, 58f, 59f
- Microscopios y microscopía
- historia de, 54–55, 55f
 - modernos, 58–59, 58f, 59f
- Microsporas, 379
- angiosperma, 382f, 384f, 509f, 512, 512f–513f
 - gimnosperma, 381f
- Microsporidiosis, 313f, 393, 393f
- Microsporium*, 401
- Microtúbulos**, 72, 72f, 73. Véase Huso acromático
- colchicina y, 294, 519
 - en citocinesis, 148f, 149
 - inhibición de, en tratamiento de cáncer, 151
- Microvellosidades
- coanoflagelados, 406, 406f
 - de células dentadas, 708, 708f
 - de células epiteliales, 541
- Miescher, Johann, 204
- Mifepristona (RU-486), 753
- Migración
- campos geomagnéticos como guía para, 595
 - pájaros, 447
 - y frecuencia alélica 289
 - y tamaño de la población, 800
- Mijo (*Panicum virgatum*)
- como biocombustibles, 106, 106f
 - como planta C4, 116
- Mil hojas (*Achillea millefolium*), 179, 179f
- Miller, Stanley, 319, 319f
- Mimetismo, como defensa, 824–825, 825f
- Minas de carbón, impacto de, 899
- Minerales**
- requerimientos alimenticios, 714–715, 715f
 - en embarazo, 774
 - suplementos alimenticios, 715
- Mineralocorticoides
- acción, 605t
 - fuentes, 605t
- Minería, superficie, impacto de, 899
- Miocardio, 646, 646f
- Mioceno
- definición, 270f
 - evolución animales, 292f
 - primates, 455
 - placas tectónicas en, 273f
- Miofibrina, 544, 628–629, 628f
- Mioglobina
- en animales del mar profundo, 697
 - en músculo, 133
 - estructura, 692, 693f
- Miometrio, 746, 746f
- Miopía, 592, 592f
- Miosina
- en citocinesis, 148
 - en contracción muscular, 72, 544, 628f, 629, 629f, 630, 630f
 - en músculo liso, 545
 - síntesis de, 632
- Miostatina, 634
- Miriápodos, 421, 421t, 424, 424f
- Mitocondria**
- ADN, 68
 - en análisis filogenético, 309
 - en investigación evolutiva, 457
 - similitud con ADN bacterial, 325
 - desórdenes, 122, 137, 138
- en células eucariontes, 62f, 63f
- en respiración aeróbica, 124, 124f, 125f, 128, 128f, 130, 130f, 131f
- en tejido muscular, 133, 545, 632
- estructura, 68
- euglenoides, 355f
- funciones, 62t, 68, 69f, 75t
- humanos, 68, 308f
- origen, 68, 313f, 324–325, 325f, 326f–327f, 342, 819
- secuencias de aminoácido del citocromo b, 308–309, 308f, 309f, 315f
- síntesis de ATP en, 122
- Mitosis**
- comparación con meiosis, 164, 164f–165f
 - en ciclo celular, 144–145, 144f
 - en ciclo de vida de la planta 162, 162f
 - en reproducción animal y desarrollo, 760, 761, 767
 - fases, 144f, 146, 147f
 - funciones de, 142, 142t, 164
 - plantas terrestres, 372, 372f
 - resumen, 142
- Mixinos
- características de, 434t, 436, 436f, 438, 438f, 831t
 - evolución de, 303f, 313f
- Mixobacteria, 342, 343f
- Mixomatosis, 833
- Mixotrofos, 352
- Modelo de ajuste inducido, 98
- Modelo de bolas y palos, 36, 37
- Modelo de capas
- de átomos, 24–25, 24f, 25f
 - de molécula, 26f
- Modelo de listones, de moléculas, 37, 37f
- Modelo de reemplazo del origen humano, 456–457, 456f
- Modelo de transición demográfica, 812, 812f
- Modelo del Big Bang, 318, 318f
- Modelo del filamento deslizante, 629, 629f, 646
- Modelo del mosaico fluido, 78, 79f
- Modelo multiregional, origen humano, 456, 456f
- Modelo superficial, de moléculas, 37, 37f
- Modelo(s)
- de moléculas, 36–37, 37f
 - para investigación, 12
- Modelos de Relleno de Espacio, 36–37, 37f
- Modelos estructurales, de moléculas, 26f
- Modificaciones Post-traduccionales, y control de expresión genética, 230f, 231
- Moho rojo del pan (*Neurospora crassa*), 394, 394f
- Moho verde (*Penicillium digitatum*), 390f
- Mohos gelatinosos plasmodiales, 365, 365f
- Mohos limosos plasmodiales, 365, 365f
- Mohos gelatinosos celulares, 365, 365f
- Mohos limosos unicelulares, 365, 365f
- Molar, 448, 448f, 705, 705f
- Molécula(s)**. Véase Moléculas orgánicas, 25
- como nivel de organización, 4, 4f–5f
 - definición, 4, 4f–5f
 - energía libre, 96
 - formación de, 25, 25f
 - métodos de representación, 26f
 - modelos de, 36–37, 37f
 - polaridad de definición, 27
 - e hidrofília, 28
 - tamaño de, 59f

- Moléculas de señalización locales, 598
- Moléculas del MHC, 79f, 80f–81f
- Moléculas orgánicas**
- definición, 36
- estructura de, 36
- grupo(s) funcional
- comunes, 38–39, 38f
- definición, 38
- modelos de, 36–37, 37f
- origen de, 318, 319, 319f, 320
- transferencia de grupos funcionales, 39f
- Moléculas señalizadoras, en plantas, 527. Véase *Hormona(s)*, planta
- Molleja, 702f, 703
- Molleja, aves, 702f, 703
- Mollusca. Véase *Moluscos*
- Moluscos (Mollusca)**, 416–417, 416f, 417f
- características, 404t, 416
- clasificación, 407f
- depredadores, 402, 402f
- diversidad, 416–417, 416f
- especies amenazadas, 896t
- evolución de, 313f
- exoesqueleto, 618–619
- ojo, 587
- proteínas de la cadena respiratoria, 683
- sistema circulatorio, 638
- sistema respiratorio, 684
- Monilofitas, 376
- Mono araña, 452f
- Mono del Viejo Mundo, 452f
- Mono Rhenus, 256
- Monocitos
- funciones, 640f, 641
- número de, 640f
- origen, 641f
- Monocotiledóneas**
- características de, 476, 477f
- crecimiento, temprano, 525f
- definición, 383
- especies, número de, 370f, 383
- estructura del tallo, 481f
- evolución de, 383, 383f
- haz vascular, 477, 481f, 483, 483f
- hojas, 482
- raíces, 485, 485f
- reproducción sexual en, 515
- Monogamia, en mamíferos, 789
- Monoglicéridos, absorción en un intestino pequeño, 709, 709f
- Monómeros, definición, 39
- Mononucleosis, 335, 652
- Monos del Nuevo Mundo, 452f
- Monosacáridos, 40, 50f, 709f
- Monosomía, 194
- Monotremas, 297f, 448–449, 448f, 449f, 450, 450f
- Montaña(s)
- como bioma, 868f–869f
- formación de, 272f
- montes oceánicos, 884, 884f
- sombra orográfica, 866–867, 867f
- Monte Santa Helena, y sucesión ecológica, 829, 829f
- Monte Toba, 457
- Montes oceánicos, 884, 884f
- Monzones, 867
- Moore, Melba, 47f
- Moras, como clase de frutas, 517, 517f
- Morchella esculenta*, 394f
- Morenas, 883f
- Moreña, 563, 581
- Morfo(s), 278
- Morfogénesis, 765, 770f
- Morfógenos, 765
- Morfología**
- comparativa, 261
- en filogenia, 304–305, 304f, 305f
- estructuras análogas, 305, 305f
- estructuras homólogas, 304–305, 304f
- Mórula, 768, 768f–769f
- Mosca (díptero), 427f. Véase *Drosophila melanogaster*
- alas, 421f
- apéndices, 425f
- como polinizadores, 511t
- especie, número de, 426
- receptores del gusto, 582
- Mosca de fruta mediterránea, 426, 427f
- Mosca de la fruta. Véase *Drosophila melanogaster*
- Mosca de ojos pedunculados (*Cyrtodopsis dalmanni*), 286, 286f
- Mosca Tsetse, 355
- Mosca venado, 586f
- Moscas colgantes (*Harpobittacus*), 788, 788f
- Mosquitero Troquiloide (*Phylloscopus trochiloides*), 295
- Mosquito
- apéndices, 425f
- como vector de enfermedades, 287, 287f, 350, 359, 359f, 366, 420, 426, 846
- introducción en las Islas hawaianas, 300
- Movimientos reflexivos, desarrollo, en fetos humanos, 772–773
- mRNA. Véase *RNA mensajero*
- MSG (Glutamato monosódico), 582
- Mucina, 705
- Moco
- anticuerpos en, 668
- desórdenes genéticos que afectan la, 75
- en sistema inmune, 660f, 663
- Mucosa, 706, 706f, 707f, 708f, 709f
- Muda**
- artrópodos, 421, 613, 613f
- crustáceos, 423
- gusanos redondos, 420
- insectos, 425, 425f
- tardígrados, 419
- y clasificación animal, 407
- Muérdago, 826
- Muérdago enano (*Arceuthobium*), 383f
- Muerte súbita de robles, 361, 831
- Muestreo de vellosidades coriónicas (CVS), 198
- Mujer. Véase también *Embarazo*
- anomalías en cromosomas sexuales, 195
- artritis, 625
- capacidad pulmonar, 690
- ciclo menstrual, 747
- ciclo ovárico, 748–749, 748f, 749f
- conducto reproductivo, su pH, 743
- conteo de glóbulos rojos, 641
- cromosomas, 186–187, 186f
- fumar, efectos en la salud, 680
- infecciones de vejiga, 726
- lesiones de articulaciones, 625, 625f
- menopausia, 747
- peso corporal óptimo, 716, 716f
- respuesta inmune, 675
- riesgo de infarto, 657f
- sistema reproductivo, 746–750, 746f, 747t
- uretra, 726
- y osteoporosis, 623
- Mula, 291
- Mundo del ARN, 321
- Muñeca, 620, 621f, 624
- Muralla China, 292
- Murciélago magueyero, 871f
- Murciélago nariz de puerco, 451f
- Murciélagos**, 451f
- alas
- como estructura análoga, 305, 305f
- como estructura homóloga, 304, 304f
- como polinizador, 510, 511t, 532, 871f
- como vectores de enfermedades, 347
- mayagueño, 871f
- nariz de puerco, 451f
- radiación adaptativa, 297f
- Musaraña (*Tupaia*), 453, 453f
- Musarañas, 297f
- Músculo cardiaco, 649f, 692
- almacenamiento de oxígeno, 692
- aparición, 616f, 628, 628f
- contracción, 72, 85, 85f, 544, 561
- control nervioso, 630, 630f
- disrupción por enfermedad o toxina, 633, 633f
- energía para, 631, 631f, 632
- espasmo muscular, 632, 632f
- modelo de filamentos deslizantes, 629, 629f
- tropoina y tropomiosina en, 630, 631f
- delfín nariz de botella, 697
- ejercicio y, 632
- envejecimiento y, 632
- estructura, 626, 628–629, 628f
- fatiga muscular, 632
- fibras de torsión lenta, 133, 133f
- fibrillas de torsión rápida, 133, 133f
- flujo sanguíneo a, 649f
- tensión muscular, 632
- unidades motrices, 632
- Músculo involuntario, 545
- Músculo liso en el sistema digestivo, 706, 706f, 707, 707f, 710, 710f
- Músculo voluntario, 544
- Músculo(s)**
- anemona marina, 618
- crecimiento, control de, 634
- gusano de tierra, 415, 415f, 618, 619f
- humano, fibras musculares, 133
- involuntarios, 545
- neurotransmisores, 562
- pares antagonistas, 626, 626f
- receptores sensoriales, 579, 579f, 580
- sistema muscular, resumen, 547f
- sistema respiratorio, humano, 689
- voluntarios, 544
- Músculos intercostales, 689
- en respiración, 690, 690f, 691, 691f
- funciones, 688f
- Músgo** 374–375
- ciclo de vida, 374–375, 375f
- como especie pionera, 828, 828f, 835
- en el periodo Carbonífero, 378
- especies amenazadas, 896t
- especies, número de, 370f
- evolución de, 313f, 370
- Musgos de turba (*Sphagnum*), 374–375, 375f
- Mutación de delección, 192, 224, 224f
- Mutación de inserción, 224
- Mutaciones benéficas, 279
- Mutaciones letales, 279
- Mutaciones neutrales, 279
- Mutaciones.** Véase *Radiación*
- adaptativa, Desórdenes genéticos
- benéficas, 279
- causas de, 224
- como reloj molecular, 308
- condiciones intersexuales, 738, 739, 756, 757, 757f
- definición, 171
- duplicación de ADN y, 209
- en enzimas ADH, 103
- en genes de puntos de control, 150
- gen de colágeno, 635
- gen de miostatina, 634
- genoma de teleosteo, 439
- índice promedio, en humanos, 279
- letal, 279
- neutral, 279, 308
- receptores hormonales, 600
- síntesis de proteínas y, 224–225, 224f, 225f
- y cáncer, 209, 225, 228, 238, 239, 281
- y caracteres adaptativos, 10
- y desarrollo, evolución de, 766
- y evolución, 209, 225, 766
- y microevolución, 279
- y reproducción sexual, 156
- Mutualismo**, 818, 818t, 819, 819f
- líquenes, 398
- micorriza, 399, 399f, 496, 496f, 819
- Mycobacterium tuberculosis*, 347, 347f, 694. Véase *Tuberculosis*
- Mycoplasma genitalium*, 330
- Myxobolus cerebralis*, 826, 826f
- N**
- Nacimiento**
- edad de las madres, incremento en, 758
- mecanismos de retroalimentación positiva, 467
- múltiple, 758, 758f, 777
- oxitocina en, 603
- parto, 776, 776f
- prematureo, 767
- tipo de sangre y, 643, 643f
- Naciones desarrolladas
- envejecimiento de población de, 813
- recursos usados por, 812–813
- Naciones en vías de desarrollo
- impacto ambiental, 899
- poder adquisitivo, 813
- NAD⁺ (dinucleótido de nicotinamida adenina)**
- difusión libre de, 99
- en fermentación, 132, 132f, 133
- en glicólisis, 126, 126f–127f
- en respiración aeróbica, 125, 125f, 128, 128f, 129, 129f, 130–131, 130f, 131f, 135f
- funciones, 50t
- metabolismo y, 101f
- origen, 714, 714f
- Nader, Matt, 636, 636f
- NADH**
- en fermentación, 132, 132f, 133
- en glicólisis, 126, 126f–127f
- en respiración aeróbica, 125, 128, 128f, 129, 129f, 130–131, 130f, 131f, 135f
- metabolismo y, 101f
- NADP⁺**
- Difusión libre de, 99
- en fotosíntesis, 111, 111f, 112f, 113, 113f
- funciones, 50t
- metabolismo y, 101f
- n respiración aeróbica, 129
- NADPH**
- Funciones
- en fotorespiración, 116
- en fotosíntesis, 115, 115f
- metabolismo y, 101f
- síntesis, en fotosíntesis, 69, 111, 111f, 112, 112f, 113, 113f, 114, 114f
- Nanoarchaeum equitans* (arquea), 345, 345f
- Nanobios, 329
- Naranja (*Citrus*), 516f, 519
- Narajo dulce, 519
- Narcosis de nitrógeno, 696
- NASA, búsqueda de vida extraterrestre, 328
- Nash, John Forbes, Jr., 184, 200
- Naturaleza
- definición, 4
- entendimiento de, 4
- Naturalistas, evidencia temprana de la evolución, 260–266
- Nauseas matutinas, 774–775
- Nautiloides, 418f
- Nautilus, 261f, 418f
- Nautilus con cámaras, 418f

- NCAA por sus siglas en inglés. Véase Asociación Nacional Atlética Universitaria (National Collegiate Athletic Association)
- Neandertales. Véase *Homo neanderthalensis*
- Nebulosa de Águila, 318f
- Néctar, 510
- Nefrídio, gusano de tierra, 415, 415f, 722–723, 723f
- Nefrona, 727, 727f, 728
- Neisseria gonorrhoeae*, 754, 755f
- Nemátodos. Véase Gusanos redondos
- Nemátar (*Nymphaea*), 383, 383f
- Neón, estructura atómica, 24f
- Neoplasia, benigna, 150
- Nepenthes*, 99f
- Nereis*. Véase gusanos de arena
- Nervio ciático, 555, 555f
- Nervio craneal, 555f, 564
- Nervio espinal, 564
- Nervio lumbar, 555f, 565f
- Nervio óptico, 569f, 590, 590f, 591, 591f
- Nervio parasimpático, 555f, 564–565, 565f
- Nervio pélvico, 565f
- Nervio sacro, 555f, 565f
- Nervio simpático, 555f, 564–565, 565f
- Nervio torácico, 555f, 565f
- Nervio ulnar, 555f
- Neumonía, 204, 283, 676, 694
- Neurofibromatosis, 196f, 227, 227f
- Neurologina, 3, 256
- Neuromoduladores, 562, 581f
- Neurona parasimpática, 565
- Neurona simpática, 565
- Neuronas**
- ciclo celular de, 144
- estructura, 545, 545f, 556, 556f
- función, 545, 554
- humano, número de, 545
- integración sináptica, 561, 561f
- periodo refractario, 559
- potencial de acción, 557–559, 557f
- en contracción muscular, 630, 630f
- evento de “todo o nada”, 558, 559f
- propagación, 559, 559f, 560, 560f, 564, 564f
- umbral, 557–559, 557f
- potencial de reposo de la membrana, 557, 559f
- sinapsis 560–561, 561f
- tipos, 545, 554, 556, 556f
- Neuronas motoras**
- desórdenes, 633
- en contracción muscular, 630, 630f
- en nervios medulares, 566
- en sistema nervioso periférico, 564
- estructura, 556, 556f
- función, 545, 554, 556
- unidades motoras, 632
- Neuronas sensoriales**, 545, 556, 556f, 564, 566. Véase Función de receptores sensoriales, 554
- tipos, 578–579, 579f
- Neuropéptidos, como neuromoduladores, 562
- Neurospora crassa* (moho rojo del pan), 394, 394f
- Neurospora*, ciclo de vida, 394, 394f
- Neurotransmisores**
- agotamiento de, 561
- definición, 560
- descubrimiento de, 562
- en sistema endócrino, 598
- liberación de, 560–561, 560f
- neuromoduladores, 562
- principales, 562, 562f
- Neutrófilos**
- en respuesta inmune, 640f, 641, 661, 661f, 664, 665, 665f
- número de, 640f
- origen, 641, 641f
- Neutrones, en estructura atómica, 22, 22f
- Newton, Isaac, 184
- Niacina. Véase Vitamina B₃
- Nicho(s)**
- características de, 818
- definición, 818
- y radiación adaptativa, 296–297
- Nicotina
- acción, 563
- barrera hematoencefálica y, 569
- como defensa de la planta, 824
- efectos, 680
- Nigeria
- información demográfica, 810f
- población, 810
- NIH. Véase Institutos Nacionales de la Salud
- Niña, La. Véase La Niña
- Ninfa, 425, 425f
- Niño, definición, 767t
- Niño, El. Véase El Niño
- Nitrato (NO₃⁻), en ciclo de nitrógeno, 854–855, 854f
- Nitrato de sodio (NaNO₂), 33
- Nitrificación, 854f, 855
- Nitritos, 33, 854–855, 854f
- Nitrobacter*, 324f
- Nitrocelulosa, 97
- Nitrógeno
- como nutriente para las plantas, 494t
- en la atmósfera de la tierra, 682
- Nivel de fosforilación del sustrato, 126, 128, 129f
- Niveles de energía, de electrones, 24–25, 24f, 25f
- NOAA. Véase Administración Oceanográfica y Atmosférica Nacional
- Nociceptores. Véase Receptores de dolor
- Noctiluca scintillans*, 358f
- Nodo
- de angiosperma, 476f, 480, 482f, 489
- en cladística, 303
- Nodo atrioventricular (AV), 647, 647f
- Nodo SA. Véase Nodo sinoatrial (SA)
- Nodo sinoatrial (SA), 647, 647f, 653
- Nódulos de raíz, 496, 496f
- Nódulos linfáticos**
- en el sistema inmune, 667, 667f
- estructura, 654f
- funciones, 654f, 655
- tumores, 652
- Nogal negro, 820
- Nombre común, de una molécula, 26f
- Nombre químico, de las moléculas, 26f
- Nomenclatura, especies, 8, 17
- Noradrenalina**
- acción, 562, 562t, 605t, 610, 611
- bloqueadores, 563
- fuerza, 562, 599f, 605t, 610
- Nostoc*, 61f
- Not* Lenzima, 242f
- Notocorda**
- animal, 761, 761f
- cordados, 434
- humano, 770
- invertebrados, 435, 435f
- vertebrados, 436
- Nubes, origen de, 848
- Núcleo lateral geniculado, 591, 591f
- Núcleo, atómico, 22, 22f
- Núcleo, celular**, 62f, 63f
- en mitosis, 146, 147f
- estructura, 63f, 64–65, 64f, 64t, 65f
- funciones, 56, 62t, 64, 75t
- observaciones tempranas, 56
- origen de, 324, 324f, 326f–327f
- Nucleoide, 56, 60f, 61, 340, 340f
- Nucleolo, 63f, 64f, 64t, 65, 75t
- Nucleoplasma, 63f, 64f, 64t, 65
- Nucleosomas, 143, 143f
- Nucleótido(s)**
- código genético, 220, 221f, 224, 309
- en ADN, 48–49, 48f, 206, 206f, 207, 207f, 216, 216f, 217f
- en ARN, 216, 216f, 217f
- estructura, 48, 48f, 208
- funciones, 48
- Nudibranquio marino español (*Flabellina iodinea*), 417, 417f
- Nudibranquios, 883f
- Nueva Guinea, selvas en, 2, 2f
- Número atómico, 22, 22f
- Número cromosómico**
- cambios hereditarios en, 194–195, 194f, 196t
- células HeLa, 153, 153f
- cromosomas sexuales, cambios en, 195, 196t
- de especies selectas, 167
- de gametos, 157
- de varias especies, 144
- definición, 144
- diploide, 145, 145f, 171, 171f
- división celular y, 145, 145f
- humano, 65, 144, 145, 145f, 157, 157f, 167
- Número de cromosomas diploides, 145, 145f, 171, 171f, 186
- Número de masa, 22
- Nutria, 831t
- Nutrición, humana.** Véase Dieta; subtemas bajo Vitaminas; ácidos grasos esenciales, 42
- alimentación baja en carbohidratos y alta en proteínas, 713
- carbohidratos, 712
- comida rápida, 701, 718
- definición, 700
- dietas vegetarianas y, 713
- en embarazo, 774
- fitoquímicos, 715
- lípidos, 34, 712–713, 713t
- proteínas, 713
- quinoa, 385, 385f, 713
- recomendaciones de la USDA, 712, 712f
- requerimientos minerales, 714–715, 715f
- suplementos de vitaminas y minerales, 715
- vitaminas, esenciales, 714, 714f
- Nutriente(s)**
- absorción
- micorriza y, 399, 399f, 496, 496f, 819
- por hongos, 390
- raíces de la planta, 496–497, 496f, 497f
- sistema digestivo, 703, 708–709, 708f, 709f
- ciclos de, en ecosistemas, 6, 6f, 95, 95f, 840, 840f (Véase Ciclos biogeoquímicos)
- definición, 6, 494
- en el suelo, deforestación y, 848, 849f
- macronutrientes, 494, 494t
- micronutrientes, 494, 494t
- plantas, 494, 494t
- absorción a través de la raíz, 496–497, 496f, 497f
- micorriza y, 399, 399f, 496, 496f, 819
- movimiento a través de la planta, 502–503, 502f, 503f
- Ñandú, 260f
- Ñus, 872f, 873
-
- Obelia*, 410, 411f
- Obesidad
- definición, 716
- efectos en la salud, 700, 716
- factores genéticos en, 717, 717f
- predominio, 700
- y desórdenes visuales, 592
- y diabetes, 609
- y enfermedad, 34
- y enfermedad cardiovascular, 653
- y gota, 625
- Objetivos, microscopio, 58f
- Océano(s)**
- afloreamiento en, 885, 885f
- buceo grandes profundidades, 696–697, 697f
- como depósito de agua, 848t
- corrientes, 866, 866f
- depósitos de hidratos de metano, 344f
- ecosistemas, 884–885, 884f
- elementos en el agua, 33, 33f
- en ciclo del carbono, 850–851, 850f–851f
- estromatolitos, 322–323, 322f
- origen de, 318
- pH de, 356
- piso, placas tectónicas y, 272–273
- productividad primaria, 844
- y origen de la vida, 318, 322–323, 322f
- zonas, 884, 884f
- Ol. Véase Osteogénesis imperfecta
- Oído**
- anfibio, 440
- centros cerebrales, 570, 570f
- en ballenas, 576, 578
- equilibrio, órganos del, 583, 583f
- evolución de, 270f
- humana 583, 583f, 584, 584f–585f
- mecanorreceptores, 578
- pérdida del, 585, 586, 586f, 595, 595f
- vertebrados, 436
- Oído externo, 584, 584f–585f
- Oído interno, 583, 584, 584f–585f
- Oído medio, 584, 584f–585f
- Ojo compuesto, 424, 425f, 586f, 587
- Ojo de cámara, 587, 587f
- Ojo(s).** Véase Visión
- anatomía, 586, 586f, 587f
- anfibio, 440
- araña, 422f
- artropodo, 421
- cefalópodo, 418
- colocación de, 587
- compuesto, de insecto, 424, 425f, 586f, 587
- diabetes y, 609t
- enfoque visual, 589, 589f
- estructura de la retina, 590, 590f
- gusano de arena, 414f
- humano
- anatomía, 588–589, 588f
- mecanismos de enfoque, 589, 589f
- variaciones de color en, 180, 180f
- insecto, 424, 425f, 586f, 587
- lente
- cataratas, 592, 593f
- estructura y función, 586–587, 586f, 587f, 588, 588f, 589, 589f
- primate, evolución de, 452
- tipo cámara, 587, 587f
- vertebrado, 436
- vista cansada, 589
- Olduvai, Gorge, 455, 455f
- Olestra®, 14, 14f, 18
- Olfato (olor)**
- centros cerebrales del, 570, 571
- quimiorreceptores, 582, 582f
- sistema respiratorio y, 688
- Oligoceno
- animales, 449f, 453f
- definición, 270f
- Oligodendrocitos, 573
- Oligómeros, 244
- Oligoquetos, 414–415, 415f
- Oligosacáridos, 40, 50t
- Olimpiadas
- portadores de antorcha, 755f
- prueba de género, 738, 738f
- Omatidio, 586f, 587
- Ombigo, humano, 776
- Omnívoros, 840, 841
- Omóplato (escápula), 620, 621f, 624

- Oncocercosis (Cueguera del río), 592
- Ondas de radio, en espectro electromagnético, 108f
- Onicóforos, 307f
- Oomicotas. *Véase* Lentejas de agua
- Operadores, 236, 236f, 237f
- Opérculo, 439
- Operones, 236, 236f, 237f, 344
- Opiáceo
 - natural, 581
 - sintético, 581
- Opsina, 591
- Opuntia* (nopales), 489f
- Orangután, 452f
- Orbita, del ojo, 588
- Orbitales, electrón, 24–25, 24f, 25f
- Orca (ballena asesina), 899
- Orden, en nomenclatura Linneana, 302, 302f
- Organelos
 - en células eucariontes, 62, 62t, 68–69
 - origen de, 324–325, 324f
- Organismo(s)
 - como nivel de organización, 4–5, 4f–5f
 - definición, 4
- Organismos genéticamente modificados (GMO)**
 - animales, 252–253, 252f, 253f como problema ético, 240, 241
 - cultivos de plantas comestibles, 240, 240f, 250–251, 251f, 255, 592
 - escape de transgénicos al medio ambiente, 251, 256, 289
 - humanos, 254
 - usos de, 250
- Organismos resistentes a antibióticos, 662f
- Organismos transgénicos, 250. *Véase* Organismos genéticamente modificados
- Organización de Alimentos y Agricultura de las Naciones Unidas, (United Nations Food and Agriculture Organization (UNFAO)), 387
- División de la población, 810
- Organización estructural, niveles de, 4–5, 4f–5f, 462, 540
- Organización para la Salud Mundial (WHO), 346
- Órgano de Corti, 584f–585f, 585
- Órgano vomeronasal, 582
- Órgano X, 613f
- Órgano(s)**
 - como nivel de organización, 4–5, 4f–5f, 462, 540
 - control neural, 565, 565f
 - definición, 4f–5f, 412, 462, 540
 - formación
 - en animales, 760, 760f–761f, 761, 765
 - en humanos, 767, 770, 770f
 - receptores sensoriales, 579
- trasplantes, órganos de animales como fuentes, 252–253
- Órganos de equilibrio, 583, 583f
- Órganos excretores
 - artrópodos, 723, 723f
 - gusanos de tierra, 722–723, 723f
 - planarias, 722, 722f
- Órganos reproductivos. *Véase* Gónada(s)
- embrión humano, 186f
- humano, 156f
- plantas, 156f
- Orgasmo, 562, 750
- Orgel, Leslie, 321
- Orina**
 - abuso de narcóticos 720, 721
 - acumulación en riñones, 726
 - como indicador de salud, 720, 720f
 - concentración de, 728f, 729, 729f, 730–731, 730f
- embarazo, 720, 769
- expulsión del cuerpo, 726
- formación, 727, 728–729, 728f, 729t
- vertebrados, 724–725
- Ornitina transcarbamilasa, 254
- Ornitorrinco, 297f, 450, 450f
- Oronja Verde (*Amanita phalloides*), 397, 397f
- Orquídea
 - coevolución con polinizador, 296f
 - en peligro de extinción, 894, 895f
 - infección viral en, 334, 335f
- Orquídea (*Platanthera*), 894, 895f
- Orquídea cebra (*Caladenia cairnsiana*), 511f
- Orrorin tugenensis* (hominín fósil), 454
- Oruga del tabaco (*Heliothis virescens*), 536, 536f
- Orugas de la madera, 790, 790f
- Orugas, defensas, 824, 824f
- Osmorreceptores, 578
- Ósmosis, 88, 88f, 497
- Oso de agua. *Véase* Tardígrados
- Oso hormiguero gigante, 449, 449f
- Oso pardo, 877, 877f
- Osos, 308f, 789f, 877, 877f
- Osos polares (*Ursus maritimus*), 735f, 825, 890, 890f, 905
- Osteoartritis, 625
- Osteoblasto, 622, 623
- Osteocito, 622
- Osteocitos, 543, 543f
- Osteoclasto, 607, 622, 623
- Osteogénesis imperfecta (OI), 635
- Osteoporosis, 623, 623f
- Ostra, 417
- OT. *Véase* Oxitocina
- Ovario(s)**
 - angiosperma, 382, 382f, 384, 384f, 512, 512f–513f, 516, 517
 - araña, 422f
 - cáncer de, 211, 228
 - dolor diferido, 581f
 - formación, 187
 - hormonas, 599f, 602t, 605t, 612
 - humanos, 156f, 186f, 612f, 746, 746f, 747t
 - pez, 439f
 - planaria, 412f
 - plantas, 508f, 509
 - regulación del factor de crecimiento, 238
 - regulación hormonal, 603, 748, 748f
- Oveja
 - clonada (Dolly), 202, 211
 - transgénica, 252
- Oviductos
 - humanos (Trompas de Falopio), 746, 746f, 747t
 - planaria, 412f
 - Ovocito primario, 162, 163f, 748, 748f
 - Ovocito secundario, 162, 163f, 748–749, 748f, 751f
- Ovocito(s)**, 761, 761f
- contenido citoplasmático, 762
- humano, 746, 746f, 751, 751f, 768
- localización citoplasmática, 762, 762f
- primario, 162, 163f, 748, 748f
- secundario, 162, 163f, 748–749, 748f, 751f
- Ovulación, 720, 748f, 749
- Ovulo(s)**
 - angiosperma, 156f, 382, 382f, 384f, 512, 512f–513f, 515, 515f
 - gimnosperma, 381f
 - plantas, 508f, 509
 - plantas con semillas, 379
- Ovulo(s)**
 - animal, 760, 760f
 - amniotas, 442, 442f
 - céctodos, 413
 - cnidarios, 411f
 - formación, control hormonal, 612
 - gusano redondo, 420f
 - insecto, 235, 425
 - monotrema, 450
 - pájaro, 446, 446f
 - planarias, 413f
 - polaridad, 762, 762f
 - yema, 741, 762, 762f, 763, 763f
- definición, 156
- humano, 163f, 751, 751f
- características de, 741
- cromosomas, 186
- planta
 - angiosperma 384, 384f, 509f, 512, 512f–513f
 - briofita, 374, 375f
 - desarrollo de, 170f
 - formación de, 162, 163f
 - gimnosperma, 381f
 - plantas terrestres, 372, 372f
 - plantas vasculares sin semillas, 377f
 - plantas vasculares, 376
 - producción y cuidado, variaciones en, 740–741, 741f
- Oxaloacetato, 116, 117f, 128, 129f, 135f
- Oxicodona, 563
- Oxido-reducción (redox)
 - definición, 101
 - en cadena de transferencia de electrones, 112
- Óxido de nitrógeno, como gas
 - invernadero, 852, 853f
- Óxido nítrico (NO), 33, 864
- Óxidos de nitrógeno, y calentamiento global, 855, 855f
- Oxígeno**
 - almacenamiento
 - en criaturas marinas abismales, 697
 - en tejido muscular, 133
 - almacenamiento de músculo de, 692
 - como nutriente de plantas, 494t
 - en el intercambio gaseoso, 692
 - en fotosíntesis, 82, 111–114, 111f–114f, 116, 117f, 118, 322–323, 342, 482, 483f
 - en la atmósfera terrestre
 - atmósfera actual, 682
 - atmósfera temprana, 118, 318, 322–323, 326f–327f, 368, 370
 - en respiración aeróbica, 125, 125f, 130, 130f
 - estructura atómica 24f
 - niveles de sangre, regulación de, 605
- presión parcial
 - en atmósfera, 682
 - en sistema respiratorio, 692–693, 693f
- transporte, 692, 693f (*Véase* Hemoglobina; Proteínas respiratorias)
- y origen de vida, 318, 323
- Oxihemoglobina (HbO₂), 692, 693f
- Oxitocina (OT)
 - acción, 467, 599f, 602, 602t, 603, 750, 776, 783, 783f, 793
 - como hormona péptica, 600t
 - fuelle, 599f, 602, 602t, 603f, 776
- Ozono, reactividad de, 33
- P**
 - P680, 112, 114f
 - P700, 112, 114f
 - Pacífico Noroeste, clima, 866
 - Paine, Robert, 830
 - Pájaro carpintero, carpintero real o pico marfil (*Campephilus principalis*), 893, 893f
 - Pájaro cucú, 784, 784f, 826
 - Pakistán, población, 810
 - Paleoceno
 - animales, 449f
 - definición, 270f
 - Paleozoica, Era, 270f, 442f, 892f
 - Palmas (*Howea*), 294–295, 295f
 - Palma sago, 380
 - Palma, humana, huesos, 620, 621f
 - Palmera rizada (*Howea belmoreana*), 294–295, 295f
 - Paloma imperial bicolor, 818f
 - Paloma migratoria, 894
 - Palomas
 - en Papua Nueva Guinea, 818f
 - paloma migratoria, 894
 - selección artificial en, 10, 10f
 - sistema digestivo, 702f, 703
 - Palomas coronadas Victoria 818f
 - PAMPs. *Véase* Patrones moleculares asociados a patógenos
 - Páncreas**
 - enzimas, 706t, 707, 709f
 - funciones, 134, 704–705, 704f
 - hormonas, 599f, 605, 605t, 608, 608f
 - humano
 - cáncer, tabaquismo y, 695f
 - células alpha, 608, 608f
 - células beta, 608, 608f, 609
 - dolor diferido, 581f
 - en el sistema digestivo, 598, 704f
 - ubicación, 608, 608f
 - rana, 702, 702f
 - secreciones, 598
 - Panda gigante, 894, 894f
 - Pandemia, 346
 - Pandorina*, 73f
 - Pangea**
 - en la escala de tiempo geológico, 270f
 - formación y separación, 273f, 296–297, 371, 371f, 448–449, 448f
 - Gondwana y, 273
 - registro fósil y, 272, 432
 - Pantanos de Louisiana, 838, 838f
 - Papanicolaou, 658, 679, 754
 - Papaya (*Carica papaya*), 521f
 - Papera, 335, 674f
 - Papilas gustativas, 705
 - Papilas, 582, 582f
 - Papión oliva (*Papio anubis*), 611
 - Papua Nueva Guinea
 - especies de pichones en, 818f
 - infanticidio en, 793
 - Parabasalidos, 313f, 352f, 353t, 354, 354f
 - Paramecium*, 357f
 - competencia entre, 820, 821f
 - estructura, 357, 357f
 - homeostasis, 91
 - Paranthropus*, 454, 454f
 - Paranthropus aethiopicus*, 458f
 - Paranthropus boisei*, 454f, 458f
 - Paranthropus robustus*, 458f
 - Parapód(s), 414, 414f
 - Parasitoides, 529, 529f, 816, 826–827, 827f
 - Parásitos sociales, 826
 - Parásitos y parasitismo**, 818, 818t, 826–827, 826f, 827f
 - apicomplexa, 359
 - ciliado, 357
 - como consumidores, 840
 - como factor limitante dependiente de la densidad, 803
 - compartamiento de grupos sociales y, 791
 - copépodos, 423
 - euglenoides, 355
 - gusanos planos, 412–413, 413f
 - gusanos redondos, 420, 420f
 - hongos, 390, 391, 391f, 393, 401
 - hospedero, alteración del comportamiento del, 350, 367
 - intracelular, 324, 325
 - oomicetos, 361, 361f
 - parasitismo social, 826
 - parasitoides, 529, 529f, 816, 826–827, 827f
 - peces, 438, 438f
 - plantas, 382, 383f
 - platelminto, 441, 441f
 - quelcerados, 422
 - selección natural en, 826
 - tripanosomas, 354f, 355

- Pared celular
arqueas, 340
bacterias, 340
eucariontes, 62f, 63f, 70, 70f, 75f
procariotes, 60, 60f, 75f, 340, 340f
- Pared celular vegetal primaria, 70, 70f
- Pared celular vegetal secundaria, 70, 70f
- Parénquima, 478, 478f, 478t, 479f, 487, 487f
- Paro cardíaco. *Véase* Ataque cardíaco
- Paroxetina (Paxil), 775
- Parque Nacional Great Smoky Mountain, 855, 855f
- Parque Nacional Yellowstone, 316, 316f, 345f
- Partenogénesis, 419, 740
- Partes vestigiales del cuerpo, 261, 261f
- Partículas de tipo viral (VLPs por sus siglas en inglés), 678
- Parto, 776, 776f
- Paserinos hawaianos, 293, 293f, 296, 300, 300f, 308f, 309, 309f, 310, 311f, 312, 312f, 314, 315, 315f, 895
- Pasiflora (*Passiflora*), 531f
- Pastizal**, 872–873, 872f
cálido, 868f–869f
pradera de pastos altos, 872, 872f
pradera de pastos cortos, 872, 872f
montano, 868f–869f
suelo, 870, 870f
templado, 868, 868f–869f, 869f
- Pastizal cálido, 868f–869f
- Pastizal montano, 868f–869f
- Pastizales templados, 868, 868f–869f, 869f
- Pasto bermuda, 841, 841f
- Pasto de marisma (*Spartina*), 881f
- Pastoreo, impacto ambiental, reducción del, 903, 903f
- Pastos marinos (*Vallisneria*), 489f
- Pato joyuyo, pato de la Florida (*Aix sponsa*), 38f, 39, 802f
- Patógeno(s)**.
coevolución de, 346–347
definición, 334
exótico, 895
virus como, 334
- Patógenos exóticos, 895
- Patrones de acción fijo, 784
- Patrones de circulación del aire, 862–863, 863f
- Patrones de historia de vida, 804
selección natural y, 806–807, 806f, 807f
usos de, 807
- Patrones moleculares asociados a patógenos (PAMPs), 660
- Pauling, Linus, 206
- Pavlov, Ivan, 785
- PAX6 gen, 234–235
- Paxil (paroxetina), 775
- PCB (bifenilos policlorados), 905, 905f
- PCP (fenciclidina), 563
- PCR. *Véase* Reacción en cadena de la polimerasa
- Pecelillo de plata, 425, 425f, 426, 427f
- Peces**
actinopterigios, 303f, 436f, 439, 439f
cartilaginosos (Chondrichthyes), 436f, 438–439, 438f
branquias, 686
esqueleto, 620, 620f
evolución de, 303f, 313f
homeostasis, balance de fluidos, 724
número de especies, 434t
cerebro, 568, 569f
con armadura, 436–437, 436f
contenido de oxígeno disuelto en el agua y, 683
curva de supervivencia, 805
desarrollo
disruptores endócrinos y, 596
normal, 763, 763f
- en dieta humana,
recomendaciones, 712
especies amenazadas, 896f
especies poliploides, 194
evolución de, 270f, 303f, 313f, 418, 436–437, 436f, 437, 437f
- lluvia ácida y, 865
- mandibulados, 436f, 437f
características, 438
diversidad, 438–439, 438f, 439f
evolución de, 418
número de especies, 434t
- mercurio y, 846
navegación, 576
oído, 584
ojos, 589
óseos (Osteichthyes), 438–439, 439f
diversidad de especies a través del tiempo, 892f
evolución de, 270f, 313f
homeostasis, balance de fluidos, 724, 724f
número de especies, 434t
sistema respiratorio, 686, 686f
- parásitos, 826, 826f
pérdida de hábitat, 880
reproducción asexual en, 740
reproducción sexual, 437, 741
sarcopterigios, 303f, 436f, 439, 439f, 440f
- sin quijada, 436f, 437f, 438, 438f
agnatos, 436
branquias, 686
mixino, 434t, 435, 435f
sistema circulatorio, 639, 639f
- Peces sin mandíbulas**, 436f, 437f, 438, 438f
agnatos, 436
branquias, 686
mixinos, 434t, 435, 435f, 436
- Peces cartilaginosos (Chondrichthyes)**, 436f, 438–439, 438f
esqueleto, 620, 620f
evolución de, 303f, 313f
homeostasis, balance de fluidos, 724
número de especies, 434t
ranuras en las agallas, 686
- Peces mandibulados**, 436f, 437f
características, 438
diversidad, 438–439, 438f, 439f
evolución de, 418
número de especies, 434t
- Peces óseos (Osteichthyes)**, 438–439, 439f
diversidad de especies, a través del tiempo, 892f
evolución de, 270f, 313f
homeostasis, balance de fluidos, 724, 724f
número de especies, 434t
sistema respiratorio, 686, 686f
- Peces pulmonados, 439, 439f
características de, 436f
evolución de, 303f, 313f
- Pectina, 478, 500
- Pedículo, 482f
- Pedipalpo, 422, 422f
- PGA (fosfoglicerato), 115, 116, 117f, 126, 126f–127f, 134, 135f
- Pejelagarto, 439f
- Pelaje, como característica de mamíferos, 448
- Película, 354, 355f, 357, 357f
- Pelo
como carácter de los mamíferos, 448
estructura, 548, 548f
- Pelos radiculares, 476f, 484f, 485, 496, 496f
- Pelvis renal, 726, 726f
- Pene
evolución de, 270f
funciones, 741, 743, 750
humano, 186f, 742f, 742t, 744f
- Penicilina
acción, 283
descubrimiento de, 395
- resistencia a la, 347
- Penicillium chrysogenum*, 395
- Penicillium roquefortii*, 395
- Pensamiento crítico
la ciencia y, 12
linamientos para, 11, 11t
- Pensamientos (*Viola*), 383f
- Pepino de mar, 429, 429f
- Pepsinas, 99, 99f, 706, 706t
- Pepsinógenos, 706
- Péptido natriurético atrial (ANP), 605, 731
- Péptidoglicano, 60, 340
- Per capita*, definición, 800
- Peras, células pétreas en, 479f
- Percebe, 423f
- Percepción de la profundidad, 452, 587
- Percepción, definición, 579.
- Percha, 439f
- Percloratos, 607
- Pérdida de peso, métodos, 716
- Perfiles del suelo, 870, 870f
- Perforina, 673
- Pericardio, 646, 646f
- Periciclo, 484f, 485
- Periodo Cámbrico
animales, 406f
eventos principales, 270f, 892f
fósiles, animales, 306, 307f
radiación adaptativa en, 323, 406
- Periodo Carbonífero en
- Periodo Cretácico
eventos principales, 270f, 443, 892f
evolución en
animales, 436f, 442f, 448, 448f
plantas, 371f, 379
- Periodo Cuaternario, eventos importantes, 270f, 892f
- Periodo Devónico
eventos importantes, 270f, 892f
evolución en
animales, 436f, 437, 440, 440f
plantas, 371, 371f, 379
- peces, 438, 438f
- Periodo Jurásico**
animales, 432, 432f, 446, 446f
eventos importantes, 270f, 443, 892f
evolución en
animales, 436f, 442f, 443, 448, 448f
plantas, 371, 371f
placas tectónicas en, 273f
- Periodo Ordovícico, 418, 418f
eventos importantes, 270f, 892f
evolución en
animales, 436f
plantas, 368, 371f
- Periodo refractario, en neurona, 559
- Periodo Pérmico
eventos importantes, 270f, 892f
evolución de
animal, 436f, 442f
planta, 371, 371f
- Periodo Silúrico
eventos importantes, 270f, 892f
evolución en
animales, 436, 436f
plantas, 371f
placas tectónicas en, 273f
- Periodo Terciario
evolución en
animales, 436f
plantas, 371f
grandes eventos, 270f, 892f
- Periodo Triásico
animales, 444
evolución en
animales, 436f, 442f
plantas, 371, 371f
grandes eventos, 270f, 892f
- Periodontitis, 663
- Peristalsis, 705
- Permafrost, 850, 877
- Permeabilidad selectiva, 82, 82f, 83
- Peróxido de hidrógeno, 105
- Peroxisomas, 62f, 67, 102f
- Pervinca de Madagascar (*Catharanthus roseus*), 875
- Perro(s)
comunicación en, 787
condicionamiento clásico de, 785
número cromosómico, 167
- Perros de la pradera, 790, 790f
- Perry, George, 719
- Pesca de arrastre, impacto ecológico de la, 884
- Peso, 716, 716f
- Peste bubónica, 276, 427, 803, 809
- **Pesticidas**
como contaminante, 894
hongos como, 395
obstrucción de espiráculos, 685
reducción en el uso, en plantas genéticamente diseñadas, 250–251
residuo
en alimentos humanos, 736, 736f
en tejido animal, 890
y magnificación biológica, 846, 846f
- Pétalos, flor, 233, 233f, 382f, 508, 508f
- Petróleo, fuentes de, 106
- Pez agalla azul (*Lepomis macrochirus*), 790
- Pez ardilla, 798f
- Pez escorpión, 825, 825f
- Pez halcón de hocico largo, 883f
- Pez león, 883
- Pez lora, 4f–5f, 5
- Pez payaso (*Amphiprion perideraion*), 819
- Pez payaso rosado (o pez anémona), 819, 819f
- Pez vaca de barras, 740, 740f
- PGA (fosfoglicerato), 115, 116, 117f, 126, 126f–127f
- PGAL (fosfogliceraldehído), 115, 115f, 126, 126f–127f, 134, 135f
- pH**
■ de la lluvia ácida, 865, 865f
de océanos, 356
definición, 30
del fluido extracelular, humano, 731
desnaturalización de proteínas, 46
homeostasis, 31, 688
humano
ambiente interno, 30
bucal, 705
fluido extracelular, 731
intestino delgado, 710
sistema amortiguador, 31
trastornos, 31
líquido gástrico, 706
procesos vitales y, 30
y acción enzimática, 99, 99f
- Phaseolus*, 483f
- Phlox*
curva de supervivencia, 805
tablas de vida, 804t
- Phoridae, 816, 816f, 826
- Phylum (phyla), 8, 302, 302f
- Physarum*, 365f
- Phytophthora*, 361, 398, 897
- Picasso, Pablo, 184f
- Pico, ave, 446f, 702f
adaptaciones, 285, 285f, 293f, 703, 821
estructura, 446
- Pie
bivalvo, 417, 417f
caracol, 416, 416f
humano
huesos, 621, 621f
y diabetes, 609t
- Pie de atleta, 399, 399f
- Piel. Véase** Sistema integumentario
- bacterias en la, 8f
- cánceres de, 151f, 225
células, reemplazo de, 470–471, 548, 549
- color, genéticos de, 168, 168f, 182, 183

- descamación, 471
- diabetes y, 609f
- microorganismos en, 662, 662f
- en sistema inmune, 662–663, 662f, 662t, 663f
- flujo sanguíneo a, 649f
- injertos de piel, cultivos de piel, 549, 549f
- radiación UV y, 213, 471, 549
- receptores sensoriales, 580, 581f
- tejido, 541
- vertebrados, estructura y función, 548, 548f
- Pigmento(s)**
 - accesorios, 109, 109f
 - circulación a través de la cadena trófica, 121
 - color, 108
 - en fotoreceptores, 586, 586f
 - en fotosíntesis, 108–109, 109f
 - en huevo, animal, 762, 762f
 - en la membrana tilacoide, 69, 111
 - en maíz indio, 225f
 - en piel, 168, 232, 232f, 548, 549f
 - espectro de absorción de, 110, 110f
 - estructura, 109, 109f
 - fitotropinas, 531
 - funciones, 108, 112
 - Píldora del “día siguiente”, 753
 - Pili sexual, 60, 61, 341, 341f
 - Pilobus*, 392–393, 393f
 - Pilus (pili)
 - estructura y función, 60, 60f, 61f, 340, 340f
 - sexo, 60, 61, 341, 341f
 - Pingüino emperador (*Aptenodytes forsteri*), 42f, 697f
 - Pingüinos, 304, 304f, 786f, 798f
 - Pinicola enucleator*, 733f
 - Pinna*, 584, 584f–585f
 - Pino (*Pinus*)**
 - en bosque de coníferas, 876
 - esporofito, 162
 - germinación, 524
 - madera suave, 488f
 - piñas, 381f
 - Pino Ponderosa, 381, 381f
 - Pino taeda (*Pinus taeda*), 876
 - Pinos terrestres. Véase Licopodios
 - Pinus longaeva*, 380, 380f, 468, 488
 - Pinus rigida*, 876
 - Pinzón (*Pyrenestes ostrinus*), 285, 285f
 - Pinzón mexicano (*Carpodacus*), 293f
 - Piña, 517
 - Piojo, 426, 427, 427f
 - Piquero de patas azules (*Sula nebouxi*), 262f–263f
 - Pirámides de biomasa, 844, 844f
 - Pirámides de energía, 845, 845f
 - Pirámides tróficas, 844–845, 844f, 845f
 - Pirimidinas, 206, 206f
 - Piruvato, 124, 125, 125f, 126, 126f–127f, 128, 128f, 129, 129f, 132, 134, 135f
 - Pistilo. Véase Carpelo
 - Pitón, 306, 578, 578f
 - Pittler, Max, 105
 - PKG, 782–783, 782f
 - PKU. Véase Fenilcetonuria
 - Placa celular, 148f, 149
 - Placa dental, 663, 663f
 - Placa, arteriosclerótica, 652, 652f, 663
 - Placa tectónica, 272f
 - Placa dental, 663, 663f
 - Placas cribales, 479, 502, 502f
 - Placenta en mamíferos
 - características de, 450, 451f
 - evolución de, 448–449, 448f
 - Placenta, 198, 448, 451f, 767, 769, 771, 771f, 776, 776f
 - Placodermos, 436, 436f, 437f
 - Placozoa, 408, 408f
 - Placozoa. Véase Placozoarios
 - Placozoarios (Placozoa)**, 408, 408f
 - características, 404t
 - clasificación, 407f
 - evolución de, 313f
 - Planarias**
 - estructura, 412, 412f
 - órganos excretorios, 722, 722f
 - sistema nervioso, 554, 554f
 - Plancton.** Véase Diatomea(s); Foraminíferos
 - en lagos, 878
 - fitoplancton, 880
 - radiolarios, 356, 356f
 - Plano corporal de medusa, 410, 410f
 - Plano medio sagital, 546f
 - Plano transversal, 546f
 - Planta de aceite de castor (*Ricinus communis*), 214, 214f, 824
 - Planta de frijol
 - ciclo celular, 144
 - crecimiento temprano, 525f
 - plegamiento foliar, 469, 469f
 - Planta Jade (*Crassula argentea*), 117
 - Planta de jitomate (*Lycopersicon esculentum*)**
 - anatomía, 462f, 476f
 - estrés mecánico, efectos en, 531f
 - hojas, estructura, 483f
 - pigmentos, 69
 - tolerancia a la sal, 89, 89f
 - virus del mosaico de la planta de tabaco, 334
 - Planta de la papa, 489, 489f
 - Planta de la uva, hojas, 483f
 - Planta de tabaco (*Nicotiana tabacum*)**
 - cloroplastos, 69f
 - defensas, 529f, 536, 536f, 824
 - investigación en, 334
 - Planta de té (*Camellia sinensis*), 379f
 - Planta del chicharo.
 - Planta, pared celular**
 - celulosa en, 41
 - primaria, 70, 70f
 - secundaria, 70, 70f
 - Planta, tejidos**
 - complejos, 476, 478–479, 478t, 479f
 - origen de, 476–477
 - simples, 476, 478, 478f, 478t, 479f
 - Planta(s).** Véase también tipos específicos
 - abscisión, 534, 534f
 - agua y
 - absorción por raíces, 496–497, 497f
 - adaptaciones para conservar el agua, 372, 373, 373f, 379, 462, 462f, 464, 469, 469f, 482, 500–501, 500f, 501f, 871, 876
 - movimiento a través de la planta, 29, 29f, 498–499, 498f, 499f
 - almacenamiento de carbohidratos, 502
 - anatomía, 462, 462f
 - apoptosis en, 471
 - características, 9, 9f
 - carnívoras, 99f
 - ciclo de vida, 162, 162f
 - ciclo del fósforo, 856
 - ciclo del nitrógeno y, 854–855
 - coevolución con polinizadores, 382, 383f, 510, 520
 - como fotoautótrofos, 118
 - como perteneciente al dominio Eukarya, 8
 - compartimentalización en, 468, 468f, 471
 - competencia por interferencia, 820, 820f
 - componentes de la célula, 75t
 - crecimiento
 - control de dirección y tasa de, 529f, 530–531, 530f, 531f
 - división celular y, 149
 - fósforo y, 856–857
 - hormonas en, 526–529
 - latencia, 534
 - nutrientes y, 494, 494t
 - respuesta a cambios ambientales, 532–533, 532f, 533f
 - senescencia, 534, 534f, 535
 - temprano, 524, 525f
 - tipos de suelo y, 494
 - curva de supervivencia anual, 805
 - defensas, 824, 824f
 - desarrollo, 524
 - desérticas, 871, 871f
 - endofitos fúngicos, 398
 - enfermedades. Véase Enfermedad, plantas
 - especies pioneras, 828, 828f, 835
 - estrés mecánico, efectos de, 531f
 - evolución, 270f, 323, 326f–327f, 368f
 - con semilla, 370f, 371, 371f, 379
 - terrestres, 270f, 313f, 368–373, 386f
 - vasculares sin semilla, 370–371, 370f, 371f, 376, 386f
 - vasculares, 370f, 376
 - extinciones, 893
 - formación de gametos, 162, 162f
 - genes, similitudes en, 306
 - germinación, 524, 528, 528f, 530, 530f
 - homeostasis, 468–469
 - hormonas
 - tipos y funciones, 522, 522f, 526–531, 526f, 526t, 527f, 527t, 528f, 529f
 - usos comerciales, 522, 522f, 527, 527f
 - movimiento de agua a través de, 29, 29f, 498–499, 498f, 499f
 - movimiento de compuesto orgánicos a través de, 502–503, 502f, 503f
 - nutrientes, 494, 494t
 - absorción por la raíz, 496–497, 496f, 497f
 - micorrizas y, 399, 399f, 496, 496f, 819
 - movimiento a través de la planta, 502–503, 502f, 503f
 - órganos reproductivos, 156f
 - poliploidía en, 294, 519
 - proteínas en, 713
 - resistencia sistémica adquirida, 468, 468f
 - respuesta a infecciones, 468
 - respuesta a lesiones, 468, 468f
 - respuesta al estrés en, 529, 529f
 - separación de recursos en, 821, 821f
 - uniones celulares, 70f, 71
 - Plantas C3, fotosíntesis en, 116, 117f, 120
 - Plantas C4, 116–117, 116f, 117f, 120, 871
 - Plantas caducifolias, 482, 534, 534f
 - Plantas CAM, 117f, 871
 - estoma 501
 - fotosíntesis en, 117
 - Plantas carnívoras, 99f
 - Plantas con flor. Véase Angiospermas
 - Plantas de día corto, 532–533, 533f
 - Plantas de día largo, 532–533, 533f
 - Plantas terrestres.** Véase Angiosperma(s); Briofita(s); Gimnospermas; Plantas con semillas; Plantas vasculares sin semillas
 - adaptaciones conservadas de la vida en el agua, 372, 373, 373f, 379, 462, 462f, 464, 469, 469f, 482, 500–501, 500f, 501f, 871, 876
 - características, 368
 - ciclo de la vida, 372, 372f
 - clasificación de, 370
 - especies en peligro de extinción, 896t
 - evolución de, 270f, 313f, 368–373, 386f
 - Plantas vasculares con semillas,** 379, 379f
 - evolución de, 370f, 371, 371f, 379
 - usos humanos, 379, 379f
 - Plantas vasculares sin semillas,** 376–377, 376f, 377f
 - en el periodo Carbonífero, 378, 378f
 - especies, número de, 370f
 - evolución de, 370–371, 370f, 371f, 376, 386f
 - Plantas vasculares.** Véase plantas vasculares sin semilla
 - estructura, 372, 373f
 - evolución de, 270f, 370f, 376
 - éxito evolutivo de, 372–373
 - movimiento de agua en, 29, 29f, 498–499, 498f, 499f
 - reproducción, 373, 377f
 - Plantas, célula(s)**
 - citocinesis en, 148f, 149
 - diferenciación, 477, 480, 524
 - estructura, 56f, 63f
 - mitosis en, 146f, 147f
 - turgencia, 89, 89f
 - Plánula, 410, 411f
 - Plaquetas, 543f
 - funciones, 543, 640f, 641, 642, 642f
 - número de, 640f
 - origen, 641f
 - Plasma, sanguíneo, 543, 543f
 - composición, 640, 640f
 - funciones, 640, 640f
 - Plásmido Ti, 250, 251f
 - Plásmido(s)**
 - como vectores, 242–243, 242f, 243f, 250, 251f, 254
 - definición, 341
 - en el citoplasma procarionte, 61
 - transferencia entre células procariontes, 341, 341f
 - Plasmodesmos (plasmodesmata), 63f, 70f, 71, 483, 497
 - Plasmodium**
 - ciclo de vida, 287, 350f, 353, 359, 359f, 366
 - conducta del hospedero, alteración de, 350, 367, 367f
 - resistencia a drogas, 350
 - y selección natural, 287, 350
 - Plástico, impacto ecológico, 901, 901f
 - Plásticos, 69
 - Platelmintos, características, 404t
 - Platelminto** 412–413, 412f
 - capas tisulares, 404
 - cavidad digestiva, 405
 - ciclo de vida, 412–413, 413f
 - estructura, 412, 412f
 - evolución del, 313f, 407f
 - homeostasis, 465f
 - sistema digestivo, 702, 702f
 - sistema nervioso, 554, 554f
 - sistema respiratorio, 684
 - Platina, 58f
 - Playas arenosas, 881, 881f
 - Playa rocosas, 881, 881f
 - Plecópteros, 683
 - Plegamiento neural, 770, 770f
 - Pleiotropía, 177
 - Pleistoceno, 270f
 - Plesiadapis* (primate temprano), 453f
 - Plesiosauro, 442f
 - Plethodon jordani*, 820–821, 821f
 - Plioceno, 270f
 - Plomo, como producto del decaimiento de uranio, 268
 - Pluma, 446, 446f
 - Plumeros de mar, 414
 - Plúmula, 524f
 - Pneumocystis carinii*, 676
 - Poouli (*Melamprosops phaeosoma*), 293f, 300f, 312, 314, 315, 315f
 - Población Indonesia, 810
 - Población, crecimiento y declinación**
 - cero, definición, 800
 - exponencial, 800–801, 800f, 801f
 - factores limitantes, 802–803, 802f, 803f, 808–809
 - humana, 808–809, 808f, 809f, 810
 - desarrollo económico y, 812, 812f
 - efectos económicos de, 812–813, 812f, 813f
 - tipos y terminología, 800–801, 800f, 801f

- Población, densidad
definición, 798
y estrategia reproductiva, 805
- Población, ecología**
capacidad de carga, 802–803, 802f, 803f
y crecimiento de la población humana, 808–809, 808f, 809f, 812–813, 813f
y desarrollo económico, 812–813, 813f
crecimiento poblacional, económico efectos, 812–813, 812f, 813f
enfoque de, 796
terminología, 798
- Población, tamaño**
definición, 798
estimación de, 799, 799f
pérdidas y ganancias, 800–801, 800f, 801f
tiempo de duplicación, 801
- Población, tipos de distribución, 798, 798f
- Población(es)**
aislamiento reproductivo, 290–291, 290f, 291f
colapso de, 474, 474f, 796, 796f, 802, 803, 803f, 807, 813, 813f
como nivel de organización, 4f–5f, 5
cuello de botella, 288–289
definición, 4f–5f, 5, 278, 798
envejecimiento de, 813
humano. *Véase* Humano(s)
impacto ecológico, 796, 796f
pool genético de, 278
potencial biótico, 801
variación fenotípica en, 278, 278f–279f
- Poe, Edgar Allan, 184
- Polaridad, molécula
definición, 27
e hidrofilia, 28
- Polen, granos**, 154f, 373, 379, 514, 514f
- alergias y, 673, 673f
 - angiosperma, 170f, 171, 384, 384f, 508, 512, 512f–513f
como comida, 510
en eudicotiledóneas, 477f
en monocotiledóneas, 477f
gimnospermas, 380
y selección natural, 382, 383f
- Policitemia, 652
- Polidactilia, 196t, 197f, 315f
- Polilla, 582
- Polilla halcón (*Xanthopan morgani praedicta*), 296f
- Polilla pinta (*Biston betularia*), 282, 283f
- Polímero, definición, 39
- Polimorfismos, 278, 287
- Polinización**
angiospermas, 384f, 512, 512f–513f
como relaciones mutualistas, 819, 819f
gimnospermas, 381f
importancia de, 506, 506f
polinización cruzada, 506, 506f, 509
polinización, 506, 506f, 509
Polinización cruzada, 506, 506f, 509
Polinización, vector de, 510
- Polinizador(es)**, 382, 383f, 510–511, 510f, 511f
coevolución con plantas, 382, 383f, 510, 520
importancia de, 506, 506f
insectos como, 290–291, 291f, 382, 383f, 426, 510, 510f, 511f, 511f
murciélagos como, 510, 511t, 532, 871f
roedores como, 521, 521f
visión, 510, 510f, 578f, 579
- Polio, 140, 140f, 335, 633, 674f
- Polipéptidos, síntesis de, 44, 44f–45f
- Poliploidía**, 194
definición, 194
en animales, 294
en plantas, 294, 519
y especiación, 294
- Pólipo, cnidarios, 410, 410f, 411, 411f
- Pólipo, colon, 710, 710f
- Poliquetos, 414, 414f, 885f
- Polisacáridos, 40–41, 41f, 50t
- Polisomas, 222
- Politécnicos, cromosomas, 231, 231f
- Polo animal, 762, 762f
- Polo animal, de anfibios 762, 762f, 764
- Polo vegetal, 762, 762f
- Pólvora, 97
- Pomo, como clases de frutos, 517, 517f
- Pómulos, 620, 621f
- Pons, 568, 568f, 569f
- Pool genético
definición, 278
diversidad en, origen de, 278, 278f
- Porfiria, 551
- Porfirinas, 551
- Porífera. *Véase* Esponjas
- Poro de la glándula sudorípara, 466f
- Poro genital, planaria, 412f
- Poro nuclear, 64f
- Porphyra tenera*, 364f
- Porphyromonas gingivalis*, 663
- Posterior, definición 546f
- Postsinápticas, células, 560–561, 561f
- Postura erguida**
columna humana y, 620
evolución de, 452, 452f, 454
identificación de, en fósiles, 452, 453f
- Potasio. *Véase* Bombas de sodio potasio
- como nutriente en plantas, 494t
 - en la dieta, 715t
y el potencial de membrana neural, 557–558, 557f, 558f–559f
- Potencial biótico, 801
- Potencial de acción**, 557–559, 557f
como eventos “todo o nada”, 558, 559f
en contracción muscular, 630, 630f
propagación, 559, 559f, 560, 560f, 564, 564f
- Potencial de membrana**, 557, 557f
medida de, 558, 559f
potencial de acción, 557–559, 557f
como eventos “todo o nada”, 558, 559f
propagación, 559, 559f, 560, 560f, 564, 564f
umbral, 557–559, 557f
reposo, 557, 559f
- Potencial de reposo, 557, 559f
- Potencial local graduado, 558
- Potrykus, Ingo, 240, 255
- Pradera**
de pastos altos, 872, 872f
de pastos cortos, 872, 872f
ecorregiones en peligro, 897t
- Pradera de pastos altos 841, 841f, 872, 872f
- Pradera de pastos cortos, 872, 872f
- Praya dubia*, 885f
- Preadaptación. *Véase* Exaptación
- Precámbrico, 892f
- Precipitación**
en el ciclo del agua, 848, 848f
- lluvia ácida, 30–31, 31f, 855, 865, 865f, 894
origen de, 862
- Predicciones, en investigaciones científicas, 12, 12t
- Preimplantación, diagnósticos, 198–199
- Premio Nobel, 338, 386
- Premolares, 448, 448f, 705, 705f
- Presa. *Véase* Depredadores y depredación
- defensas, 824–825, 824f, 825f
definición, 822
- Presión**
osmótica, 89
receptores sensoriales, 580
turgencia, 88–89, 89f
y tasa de difusión, 83
- Presión atmosférica, 682, 682f, 696
- Presión diastólica, 648f, 649
- Presión hidrostática, 88–89, 89f
- Presión osmótica, 89
- Presión parcial
a través de la membrana respiratoria, 692–693, 693f
atmosférica, de oxígeno, 682
- Presión sanguínea alta. *Véase* Hipertensión
- Presión sanguínea, 648. *Véase* Hipertensión
- cambios en, circuito sistémico, 648f
- medición de, 649, 649f
regulación de, 649
- Presión sistólica, 648f, 649
- Presión, gradiente
ciclo respiratorio y, 690
tasa de difusión y, 682
- Presión(es) de selección
actividad humana como, 807
cambios en, 276
- Primate(s)**
cerebro, 568
ciclo menstrual, 747
especies, número de, 452
evolución de, 453
genes de las cadenas de globina, 193
origen, 453
radiación adaptativa, 297f
taxonomía, 452, 452f
visión, 452, 587
- Primera Guerra Mundial, 809
- Primera ley de la termodinámica, 94
- Principios de geología* (Lyell), 263
- Priones, 338
- Prismas, 108, 108f, 110, 110f
- PRL. *Véase* Prolactina
- Probabilidad**
y combinación genética, 173
y deriva génica, 288
- Problemas éticos
ácidos grasos trans, 34, 35, 50
aditivos de comida, 523, 535
advertencia en la comida rápida 701, 718
antibióticos para ganado, 277, 298
biocombustibles vs. combustibles fósiles, 107, 120
bosque tropical perennifolio, pérdida de, 875
campañas gubernamentales anti-tabaco, 681, 698
carrera, 169, 182
caza de venados como control de la población 797, 814
clonación, 202, 203, 211, 212
contaminación por ruido, debajo del mar, 577, 594
DDT y malaria, 351, 366
desórdenes extraños, fondo de investigación para, 122, 137
desórdenes intersexuales, 738, 739, 756, 757, 757f
destrucción de hábitat, 403, 430
diagnóstico de trasplantes de órganos, 93, 103
drogas conceptivas, 759, 777, 778, 778f
dueños de colecciones privadas de fósiles, 433
El Niño, fondo para la investigación, 861, 888
entrenamiento obligatorio de RCP, 637, 656
escaneo de desórdenes neurobiológicos, 185, 200
escaneo genético, 77, 90, 185, 199, 200
especies exóticas, inspección de carga de, 817, 836
especies, nombramiento de, 3, 17
- evidencia indirecta de eventos pasados, 259, 274
- extirpación de seno como prevención de cáncer, 229, 238
- fluoruro en el agua, 21, 32
- ganancias de la investigación biológica, 141, 152
- hongos como herbicidas/pesticidas, 383
- implicaciones de la vida extraterrestre, 328
- riesgos del estudio, 317, 329
- ingeniería genética, 492, 493, 504
- animales, 155, 166, 251, 252
- cosecha y plantas, 240, 241, 251, 255
- humanos, 254
- virus, 256
- investigación de células madres, 539, 550
- investigación sobre abejas asesinas, 781, 794
- leyes en contra de encerrar niños en un auto, 461, 471
- parámetros de la economía del combustible, 839, 858
- parámetros de pruebas clínicas, 659, 678
- patentes de drogas, 333, 348
- programas de crianza en cautiverio, 301, 314
- programas de rehabilitación de drogas 553, 574
- pruebas de drogas para empleados, 721, 736
- químicos para la agricultura, 597, 614
- radiación de comida, 53, 74
- reciclaje, 369, 386
- recursos del Ártico, explotación de, 891, 904
- regulación suplementaria en la dieta, 617, 634
- restricciones sobre el agua, 475, 490
- restricciones sistemáticas de insecticidas, 507, 520
- vacunas contra agentes de armas biológicas, 215, 226
- Proboscidos, 297f
- Procariontes**
biopelículas, 61, 61f
características de, 8, 366t
ciclo de vida, 340–341, 341f
clasificación, 312, 339, 341
cromosoma, 340
definición de, 8
diversidad metabólica, 339, 339t
en ambientes extremos, 316, 316f
especies, número de, 339
estructura, 339
evolución, 60, 270f, 275f, 322, 322f, 339, 341
expresión genética, control de, 236–237, 236f, 237f
hábitats, 60, 60f
membrana plasmática, invaginación de, 324, 324f
quimioautotróficos, 884
reproducción, 340–341, 341f
suceso evolutivo de, 339
- Procariontes, células**
estructura y componentes, 56, 56f, 60–61, 60f, 75t, 340, 340f
tamaños y formas, 340, 340f
vía de síntesis de ATP, 124
- Proceso causa-efecto, 12
- Procesos post-transcripcionales, 220, 220f, 231
- Producción de calor sin temblar, 735
- Productividad primaria**, 844, 844f
en lagos, 878, 879
en océanos, 884, 886, 886f
en zonas costeras, 880, 881, 881f
- Productividad primaria bruta, 844
- Productividad primaria neta, 844, 844f

- Producto, de una reacción química, 96, 104f
- Productores**
en red trófica, 842f
papel en los ecosistemas, 6, 6f, 95, 95f, 840, 840f, 844, 844f, 845f, 847
- Productores primarios, 840, 842f, 847
- Productos lácteos, en la dieta
recomendaciones, 713
- Profase (mitosis), 144f, 146, 147f, 164f–165f
- Profase I (meiosis), 157, 158f–159f, 160, 160f, 161, 164f–165f, 178, 186–187, 186f, 192
- Profase II (meiosis), 157, 158f–159f, 164f–165f
- Progeria (síndrome de Hutchinson-Gilford), 189, 189f, 196t
- Progesterona**
acción, 605t, 749, 769, 771
como esteroide, 600t
fuente, 599f, 605t, 612, 769, 771
Proglótidos (céstodos), 413, 413f
- Programas de Seguridad, y
envejecimiento de la población, 813
- Prolactina (PRL), 599f
acción, 602, 603, 776
como hormona proteica, 600t
fuente, 602, 776
- Promotor(es), 218–219, 218f, 236, 237f, 600
- Propagación del cultivo de tejidos, 519
- Propiedades emergentes, 5
Propionibacterium acnes, 662, 662f
- Proporción superficie-volumen y respiración, 683
y tamaño y forma celular, 56–57, 56f
- Proscéfalos
de pez, 569f
vertebrado, 568, 568f
- Prosimios, 452
clasificación de, 452, 452f
evolución de, 453
- Prostaglandinas, 581, 598, 665, 743, 747
- Próstata**, 742f, 742t, 743, 744f
- aumento de, 743
 - cáncer de, 743
- Proteína Rh, 643
- Proteínas respiratorias, 683
- Proteína(s)**. Véase Enzima(s); Síntesis
de proteínas
absorción en intestino delgado, 709, 709f
adhesión, 80, 80f–81f, 90t
cerebro, evolución de, 455
como energía para la respiración
aeróbica, 134, 135f
conversión a grasas, 711
de puntos de control del ciclo
celular, 150, 150f
definición, 44, 50t
desnaturalización de, 46–47
digestión de, 706, 706t
dominio de, 44
envoltura viral, 334, 334f, 335, 337f
estructura cuaternaria, 45, 45f
estructura, 44–45
desarrollo de, 66
en análisis filogenético, 308–309, 308f, 309f, 310
investigación sobre, 249
primaria, 44, 45f
secundaria, 44, 45f
terciaria, 44–45, 45f
y función, 46–47
factores de transcripción, 230
fibrosas, 45, 50t
funciones, 44, 46–47, 76, 217
globulares, 45, 50t
membrana celular, 57, 57f, 65, 78–79, 79f, 80–81, 80f–81f, 84–85, 84f, 85f, 87, 87f, 90t
motoras, 72, 72f, 73f, 146, 147f
origen de, 320, 320f, 326f–327f
receptores, 80, 80f–81f, 90t, 470
- recomendaciones en la dieta, 713
reconocimiento, 80, 80f–81f, 90t
respiratorias, 683
transporte, 80, 80f–81f
activo, 80f–81f, 83, 83f, 84–85, 85f, 90t
células dentadas, 709
pasivo, 80f–81f, 83, 83f, 84, 84f, 90t
selectivas 80f–81f

Proteínas de adhesión, 80, 80f–81f, 90t

Proteínas de reconocimiento, 80, 80f–81f, 90t

Proteínas de transporte activo, 80f–81f, 84

Proteínas de transporte pasivo, 80f–81f, 84

Proteínas en la cadena respiratoria, 683

Proteínas fibrosas, 45, 50t

Proteínas globulares, 45, 50t

Proteínas integrales de membrana, 80

Proteínas motores, 72, 72f, 73f, 146, 147f

Proteínas periféricas de membrana, 80

Proteínas plasmáticas, 640, 640f

Proteínas receptoras de neurotransmisores, 560f

Proteínas receptoras, 80, 80f–81f, 90t, 470

Proteobacteria, 313f, 342, 343f

 - Prótesis de articulaciones, 625

Protistas fotosintéticos, 109, 114

Protistas, 350–365
características de, 8, 9f, 353t
ciclo de vida, 353, 353f
cistos, 353, 354, 359
clasificación, 312, 312f, 352, 352f
colonias, y origen animal, 406, 406f
como miembros del dominio Eukarya, 8
componentes celulares, 75t
especies amenazadas, 896t
especies en peligro, 896
estructura, 352, 352f
evolución de, 270f, 326f–327f
fermentación en, 132
fotosintéticos
fotosistemas, 114
pigmentos, 109
linajes, 354–365
nutrición, 352, 353t
organelos, origen de 325
vías de síntesis de ATP, 124
y ciclo del carbono, 850
y florecimiento de algas, 683

Protocélula
definición, 320
nanobios como, 329
origen de, 320–321, 321f

Protocolo de Génova, 214, 214f

Protón(es), en estructura atómica, 22, 22f

Protonefridios, rotífero, 419f

Protooncogenes, 150

Protostomados, 428
clasificación, 407, 407f
desarrollo, 405
embrión, segmentación de, 763, 763f

Protozoarios
diversidad de especies, a través
del tiempo, 892f
flagelados, 352f, 354–355, 354f
características de, 353t
evolución de, 313f

Protozoarios flagelados, 313f, 352f, 353t, 354–355, 354f

Protrombina, 98, 642, 642f

Provincia bética, 884, 884f

Provincia pelágica, 884, 884f

Proximal, definición, 546f

 - Proyecto del Genoma Humano, 248, 248f- Prozac (fluoxetina), 562

Prusiner, Stanley, 338

PSA. Véase Antígeno específico de próstata

Pseudoceloma, 405, 405f, 419

Pseudocelomado, clasificación, 407, 407f

Pseudópodos, 73, 73f, 87, 87f

Psilocibina, 563

Psilophyton, 371, 371f

Psilotum, 313f, 370f, 376, 376f

Pst I, enzima, 242f

Pterosaurio, 270f, 304, 304f, 442f

PTH. Véase Hormona paratiroidea

PTSD. Véase Desorden de estrés post-traumático

Pubertad, 612, 662, 743, 767, 767t

Puentes cruzados, en músculos
contracción, 629, 629f, 630, 631f

Puentes de hidrógeno
definición, 27, 27f
en el agua, 28, 28f

Puercoespín 465, 465f

Pulgar oponible, 304, 453

Pulgar oponible, evolución de, 452–453, 453f

Pulmón(es)
cocodrilo, 444f

 - enfermedad, 694–695
estructura, 684, 688f, 689
evolución de, 436f, 437, 639, 686–687
humano
dolor diferido, 581f
funciones, 688f
intercambio de gases, 692, 692f
membrana respiratoria, 692, 692f
reptil, 442- tabaquismo y, 695, 695f
capacidad vital, 690
estructura, 688f, 689
volumen de marea, 690–691, 690f
tejido, 687f, 695f
tipo libro, 422f, 685, 685f

Pulmones de libro, 422f, 685, 685f

Pulpa
almeja, 417f
gusano de arena, 414f
insecto, 425f

Pulpo, 418, 418f
ojos, 587, 587f
receptores del gusto, 582

Punnett, cuadro de, 173, 173f, 186f

Punto ciego, 588f, 591

Punto(s) control, en el ciclo celular, 150

Puntos calientes (“hot spots”) de destrucción de hábitat, 896
en tectónica de placas, 272f

Pupa, insectos, 425, 425f

Pupila, 588, 588f

Purinas, 206, 206f

Puriri (*Vitex lucens*), 521

Pyrococcus furiosus, 60f

Q
Quelicerados, 421, 421t, 422, 422f
Quelíceros, 422, 422f
Queratina, 45, 442, 444, 446, 548, 663f
Queratinocitos, 470–471, 548

 - Queso, manufactura de, 250

Quiasma óptico, 591f

Quimioautótrofos, 118, 339, 339t, 344, 884

Quimioheterótrofos, 339, 339t

Quimiorreceptores
en el sistema respiratorio, 691, 691f
funciones, 578
olfativas, 582, 582f
receptores del gusto, 582, 582f, 705

 - Quimioterapia, drogas, fuentes de, 875
Quimiotropina, 250, 706t
Quimo, 706, 707
Quinina, 875
Quinua (*Chenopodium quinoa*), 385, 385f, 713
Quiste, protista, 353, 354, 359

Quitina
en estructuras animales, 305, 414, 416, 685
en estructuras de plantas, 390
estructura, 41, 41f
funciones, 41, 41f, 70

Quitón(es), 416–417, 416f

Quitridios, 313f, 390, 390t, 391, 391f

R
r-selección, 805

Rábano dulce, 106

 - Rabia, 335
 - RCP (resuscitación cardiopulmonar)
alternativas a, 656
entrenamiento en, 636, 637, 656

Radiación
daño en el ADN, 192, 208, 225, 225f
ionizante, daños genéticos por, 225, 225f
no ionizante, daños genéticos por, 225
y vías metabólicas, 105

Radiación Adaptativa, 296–297
de peces hawaianos, 300
después de la extinción masiva, 297, 297f, 892
peces mandibulares 418
periodo Cámbrico, 323, 406

Radiación cercana al infrarrojo, en el espectro electromagnético, 108f

Radiación infrarroja
en el espectro electromagnético, 108f
y en efecto invernadero, 852, 852f

Radiación iónica, daño genético por, 225, 225f

Radiación no ionizante, daño genético por, 225

Radiación térmica, y temperatura de homeostasis, 733

Radiación ultravioleta. Véase Radiación UV

Radiación UV (ultravioleta)
capa de ozono y, 118, 864
como amenaza para la vida, 108, 225

 - efectos en la piel de, 213, 225, 471, 549
en la purificación de agua, 880
visión de los polinizadores y, 510, 510f, 578f, 579
 - y cataratas, 592
y color de piel, 168, 183
y el desarrollo de la vida, 323, 328, 370
y el espectro electromagnético, 108, 108f

Radicales libres
antioxidantes y, 99
daños genéticos de, 225
en atmósfera temprana, 118
en mitocondrias, 122
porfiria y, 551
y vías metabólicas, 105

Radicula (raíz embrionaria), 524f, 525f

Radio
ave, 447f
humano, 620, 621f, 624

Radioisótopos, 23, 23f, 268, 268f

Radiolarios, 313f, 352f, 353t, 356, 356f

 - Radón, y cáncer de pulmón, 699, 699f

Rádula, 416, 416f, 418f

Raíz Adventicia, 485, 489, 525f

Raíz de rama, 525f

Raíz lateral, 476f, 485, 485f

Raíz primaria, 476f

Raíz(es)
absorción de agua y nutrientes, 496–497, 496f, 497f
angiospermas, estructura, 484–485, 484f, 485f
dirección y tasa de crecimiento, control de, 530–531, 530f, 531f
distribución de recursos y, 821, 821f

- en la estructura de las plantas, 476, 476f
- estructura, 496, 496f
- eudocotiledóneas, 485, 485f
- evolución de, 372
- función, 476
- monocotiledóneas, 485, 485f
- primarias, 525f
- Ramaria*, 397, 397f
- Rana Africana de uñas (*Xenopus laevis*), 596, 607, 607f
- Rana arlequín, 391f
- Rana de patas rojas de California (*Rana aurora*), 441, 441f
- Rana leopardo (*Rana pipiens*), 596, 760-761, 760f-761f, 898
- Rana túngara, 787
- Ranas**, 441f
- características, 440, 441
- cerebro, 569f
- ciclo de vida, 760-761, 760f-761f
- comunicación en, 787
- desarrollo,
- disruptores hormonales y, 596, 596f, 607, 607f, 614
 - normal, 760-761, 760f-761f, 763, 763f
- enfermedades, 391, 391f, 441, 441f
- especies amenazadas, 898
- gen *PAX6*, 235
- larva, 441, 441f
- número cromosómico, 167
- piel, 549f
- sistema digestivo, 702, 702f
- sistema respiratorio, 687, 687f
- Ranúculo (*Ranunculus*), 485f, 532
- Ranuras branquiales**, 686
- cefalocordados, 434, 434f
- cordados, 434
- evolución de estructura de soporte, 437f
- mixines, 435f
- tunicados, 435, 435f
- Raphia regalis* (rafia), 482
- Raquitismo, 606f, 607, 714f
 - Rastreadores radioactivos, 23f
 - Rata canguro del desierto, 725, 725f, 871
- Rata Canguro, 725, 725f, 871
- Rata de campo
- bases hormonales del comportamiento de apareamiento en, 783, 783f
 - en la red trófica del ártico, 842f, 843
- Rata topo lampiña (*Heterocephalus glaber*), 792, 793f
- Ratas**
- como especie exótica, 300, 895
 - como transmisor de enfermedades, 427, 803
 - especies, número de, 450
 - impacto en humanos, 276, 276f
 - rata canguro, 725, 725f, 871
 - resistencia al veneno de rata, 276, 276f, 283, 299, 299f
 - vizcachá, número cromosómico, 167
 - veneno de rata en la cadena trófica, 298
- Ratas topo de Damaraland, 795
- rata topo lampiña (*Heterocephalus glaber*), 792, 793f
- Ratón (ratones)**
- como depredador, 825, 825f
 - comportamiento, bases genéticas de, 783
 - control del apetito en, 700, 700f, 717, 717f
 - crecimiento poblacional, exponencial, 800-801, 800f
 - embrión, 307f
 - en investigación genética, 249, 252, 253f, 254, 256, 766
 - experimentos de neumonía de Griffith', 204, 204f
 - genoma *vs.* genoma de otras especies, 249
 - secuencia proteica de aminoácidos, 308f
- Ratón abazones de roca (*Chaetodipus intermedius*), 282-283, 283f
- Ratón de montaña (*Microtus montanus*), 783, 783f
- Ratón de pata blanca, 308f
- Ratón de pradera (*Microtus ochrogaster*), 783, 783f
- Ratón de prado (*Microtus pennsylvanicus*), 783
- Ratón saltamontes, 825, 825f
- Raya, 438f, 439
- Rayos Gamma
- como amenaza para la vida, 108
 - en espectro electromagnético, 108, 108f
- Rayos X, en el espectro electromagnético, 108, 108f
- como una amenaza para la vida, 108, 225
- RCC (resucitación cardiopulmonar), 656
- entrenamiento para, 636, 637, 656
- RE liso, 63f, 66, 66f-67f
- RE rugoso, 63f, 66, 66f-67f
- Reabsorción capilar, 650f, 651
- Reabsorción tubular, 727, 728, 728f, 729f
- Reacción. Véase Reacción química
- Reacción de condensación, 39, 39f, 39t, 40f, 44, 44f-45f
- Reacción de transfusión, 642
- Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR), 244-245, 245f, 247, 248, 316, 342
- Reacción química**
- definición, 96
 - endotérmica, 96-97, 96f
 - energía de activación, 96-97, 97f, 98, 98f
 - estado de transición, 98, 98f
 - exotérmica, 96-97, 96f
- Reacción química endotérmica, 96-97, 96f
- Reacción química exotérmica, 96-97, 96f
- Reacciones de reacomodo, definición, 39t
- Reacciones de segmentación, 39, 39f, 39t
- Reacciones dependientes de luz, en fotosíntesis, 112-113, 112f, 113f
- estomas y, 116
- resumen, 111, 111f
- vía cíclica, 112, 112f, 113, 114, 114f, 118, 322, 326f-327f
- vía no cíclica, 112, 112f, 113, 114, 114f, 118, 322, 326f-327f, 368
- Reacciones independientes de luz, en fotosíntesis, 115, 115f
- en plantas C4, 117
- resumen, 111, 111f
- Reacciones metabólicas, comunes, 39, 39t
- Reacciones Redox. Véase Óxido-reducción
- Reactivos, 96, 104t
- Rebaño egoísta, 790
- Recambio de otoño, 879, 879f
- Recambio de primavera, 879, 879f
- Recepción. Véase Señal de recepción
- Receptáculo (parte de la flor), 508, 508f, 517, 517f
- Receptor(es)**
- definición, 6
 - evolución de receptores hormonales, 613
 - en la membrana plasmática, 600, 601f
 - función y diversidad, 600-601
 - intracelular, 600
 - mutación de, 600-601
 - receptores de antígenos, 666, 668, 668f, 669, 669f, 670f
 - receptores de células B, 79f, 80f-81f, 669, 670, 670f, 671
 - receptores de células T (TCRs), 666, 669, 670, 672f, 673f
- receptores de estrógeno, 238, 596, 613
- y respuesta al cambio, 6-7, 6f, 466, 466f
- procesamiento de señales de, 579, 579f
- receptores del gusto, 582, 582f, 595, 705
- receptores del olfato, 582, 582f
- receptores del tacto, 580, 581f
- receptores somáticos, 578-579, 578f
- sensoriales (Véase Fotoreceptores; Neuronas sensoriales)
- tipos de, resumen, 578-579, 579f
- Receptores de antígenos, 666, 668, 668f, 669, 669f, 670f
- Receptores de células B, 79f, 80f-81f, 669, 670, 670f, 671
- Receptores de estiramiento, 579
- Receptores de estrógeno
- contaminantes ambientales y, 596
 - evolución de, 613
 - proteínas BRCA y, 238
- Receptores de la célula T (TCRs por sus siglas en inglés), 666, 669, 670, 672f, 673f
- Receptores de la hormona folículo estimulante, evolución de, 613
- Receptores de la hormona luteinizante, evolución de, 613
- Receptores de la tiotropina, evolución de, 613
- Receptores de progesterona, BRCA proteínas y, 238
- Receptores de serotonina, en víctimas de SIDS, 694
- Receptores del dolor (nociceptores), 578
- Receptores del gusto, 582, 582f, 595, 705
- Receptores del MHC, 669
- Receptores olfatorios, 582, 582f
- Receptores sensoriales. Véase** Neuronas sensoriales
- fotoreceptores, 579, 586, 586f, 588, 588f
- degeneración macular y, 592
 - en plantas, 532-533, 533f
 - estructura, 590f
 - función, 591, 591f
 - tipos, 590
- procesamiento de señal desde, 579, 579f
- receptores del gusto, 582, 582f, 595, 705
- receptores del tacto, 580, 581f
- receptores olfativos, 582, 582f
- receptores somáticos, 578-579, 578f
- tipos de, 578-579, 579f
- Reciclado, 901
- Recién nacido, definición, 767t
- Reconocimiento propio y no propio**
- en esponjas, 409
 - sistema inmune y, 660, 666, 675
- Recto
- funciones, 704f, 705, 710
 - humano, 704f
- Recursos naturales. Véase Capacidad de carga
- consumo de la, impacto en la biosfera, 898-899, 899f
 - industrialización y, 812-813, 813f
- Red capilar
- flujo sanguíneo a través de, 650-651, 650f
 - función, 638f, 639f
 - sistema vascular linfático, 654-655, 654f
 - sistema cardiovascular humano, 644, 644f
- Red nerviosa, 410, 554, 554f
- Red trófica, 842-843, 842f, 843f
- Reflejo de defecación, 710
- Reflejo de estiramiento, 566-567, 567f, 578
- Reflejo de tragar, 705
- Reflejo patelar, 567
- Reflejo(s)
- definición, 566
 - vías, 566-567, 567f
- refrescos de cola y densidad ósea, 623
- Regeneración, en equinodermos, 429
- Región polar
- como desierto, 862
 - hielo
 - como reservorio de agua, 848t
 - derretimiento de, 859, 859f, 890, 904
- Regiones ecológicas
- críticas o amenazadas, 897, 897f, 897t
 - marina, 868f-869f
- Regiones marinas, 868f-869f
- Reina(s), en especies sociales, 792, 793f
- Reino
- en nomenclatura de Linneo, 8, 302, 302f
 - sistema de clasificación de los 3 reinos, 312, 312f
 - sistema de clasificación de los 6 reinos, 312, 312f
- Reino etíope, 868f-869f
- Reino neártico, 868f-869f
- Reino neotrópico, 868f-869f
- Reino oriental, 868f-869f
- Reino paléartico, 868f-869f
- Reinos biogeográficos, 868, 868f-869f
- Relación sexual, 750-751
- orgasmo, 562, 750
 - sexo seguro, 755
 - y transmisión del VIH, 677
- Reloj biológico, 447, 532, 612
- Reloj molecular, mutaciones como, 308
- Renacuajo, 441, 441f
- Renina, 730-731
- Renos, 803f
- Replicación del ADN**
- en el ciclo celular, 144, 144f
 - mutaciones in, 224
 - proceso, 208-209, 208f, 209f
 - puntos de control del ciclo celular y, 150
 - velocidad de, 224
 - vs.* transcripción, 218
- Replicación semiconservativa de ADN, 208, 209f
- Represa(s), impacto ecológico, 899
- Represor(es), 230
- Reproducción asexual**
- alga, 362, 362f, 364f
 - anfibios, 740
 - angiospermas, 518-519, 518f
 - animales, 408, 409, 740, 740f
 - apicomplexa, 359, 359f
 - bacteriófago, 336, 337f
 - briofitas, 374, 374f
 - cnidarios, 410
 - hongos, 392f, 395, 395f, 397
 - insectos, 740
 - invertebrados, 740, 740f
 - lagartos, 740
 - líquenes, 398
 - peces, 740
 - planarias, 412
 - procariontes, 340, 341f
 - protistas 353, 353f
 - protozoarios flagelados, 354
 - resumen, 156
 - rotíferos, 740
 - vs.* reproducción sexual, 154, 164
- Reproducción sexual. Véase** Humano(s), sistema reproductivo; Relaciones sexuales
- algas, 362, 362f, 364f
 - anfibios, 437, 440, 441, 741
 - angiospermas, 384, 384f
 - ciclo de vida 372f, 384, 384f, 509, 509f, 512, 512f-513f
 - fertilización, 384, 384f, 509, 509f, 512-513, 512f-513f

- formación de semilla, 515, 515f
frutas, 516–517, 517f
polinización. Véase estructuras reproductivas, 508–509, 508f
señalización en, 514, 514f
animal, procesos en, 760–761, 760f–761f
aves, 437, 446
briofitas, 373, 374–375, 374f, 375f
coníferas, 381, 381f
costos y beneficios, 740
en bacteria, 60
en insectos, 425
equinodermo, 429
esponjas, 409, 409f
evolución de, 164, 323
gusano de tierra, 415, 740
hongos, 392, 392f, 394, 394f, 396, 396f
plantas vasculares sin semillas, 373, 377f
protistas, 353, 353f
reptiles, 437, 444
resumen, 156
variaciones en, 740–741, 740f
ventajas de, 154
vertebrados, 437
vs. reproducción asexual, 154, 164
- **Reproducción vegetativa**, 518
- Reproducción.** Véase Reproducción asexual; Ciclos de vida; Reproducción sexual; *taxones específicos*
como característica de la vida, 7
definición, 7
estrategias, factores ambientales involucrados, 805
- Reptil(es).** Véase Dinosaurios
características, 444
corazón, 444f, 445
definición, 442
desarrollo, 763
especies
diversidad a lo largo del tiempo, 892f
número de, 444
especies amenazadas, 896t
evolución de, 304, 436f, 442, 442f
grupos importantes 444–445
homeostasis, balance de fluidos, 724
membrana del tímpano, 584
número de especies, 434t
ojo, 589
órgano vomeronasal, 582
plano corporal, 444, 444f
reproducción, 437, 444
sistema respiratorio, 687
- Resaca, 103
- Reserva Monteverde Cloud Forest, 902–903
- Resistencia sistémica adquirida, 468, 468f
- Respiración aeróbica**
alternativas de fuentes de combustibles, 134–135, 135f
cadenas de transferencia de electrones, 101
control de, 134
ecuaciones para, 125
en el ciclo del carbono, 850f–851f, 851
en músculo, 133
evolución de, 118, 270f, 323, 326f–327f
pasos en, 125f, 126–131, 131f
producción de ATP, 124, 130–131, 130f, 131f
productos secundarios, 105
resumen, 124, 125, 125f
y fotosíntesis, 136, 136f
y mitocondria, 68
- Respiración.** Véase Sistema respiratorio
a gran altura, 696, 696f
bases del intercambio de gaseoso, 682
en humanos, 692, 692f
- tasa de velocidad de difusión, factores involucrados, 682–683
y homeostasis, 464
ciclo respiratorio, 690, 690f
control humano de, 691, 691f, 694
definición, 682
- **ejercicio y**, 691, 691f
intercambio de gases, 692, 692f
- **Respuesta autoinmune**, 675, 675f
en artritis reumatoide, 625, 675, 712
en desórdenes de la tiroides, 606–607
en diabetes tipo 1, 609
en hipocortisolismo (Enfermedad de Addison), 611
Respuesta de pega y corre, 565
- **Respuesta del sistema nervioso al miedo**, 565
- Respuesta inflamatoria**, 664, 664f, 665, 665f, 669
en artritis, 625
regulación de la, 610
Respuesta inmune mediada por células, 667, 667f, 672–673, 672f, 673f
Respuesta inmune secundaria, 671, 671f, 673
Respuestas condicionadas, 785, 785f
Resucitación cardiocerebral. Véase RCC
Resusitación cardiopulmonar. Véase RCP
- Retículo endoplásmico (ER)**, 64–65, 64f, 66, 75t
euglenoides, 355f
funciones, 62t, 87, 87f
liso, 63f, 66, 66f–67f
origen de, 324, 324f
rugoso, 63f, 66, 66f–67f
Retículo sarcoplásmico, 66, 85, 85f, 630, 630f
- Retina**, 587, 587f, 588, 588f
enfermedades, tratamiento de, 254
estructura, 590, 590f
Retinol, 109f, 121, 591, 592
Retrovirus, 336–337, 337f, 538
Reverso transcriptasa, 336, 337f, 676
Revolución Industrial, 809
Reznick, David, 806, 806f
rhGH. Véase Hormona recombinante del crecimiento humano
Rhizobium, 342, 496, 496f, 854
Rhizopus oryzae, 392
Rhizopus stolonifer (hongo negro del pan), ciclo de vida, 392, 392f
Ribeiroia (tremátodo), 441f
Riboflavina. Véase Vitamina B₂
- Ribosomas**
células eucariontes, 63f, 75t
células procariontes, 60f, 61, 75t, 340, 340f
en transcripción, 221, 221f
envenenamiento por ricina y, 214, 214f
funciones, 62t, 65
localización, 56
polisomas, 222
rRHA en, 321
subunidades, 221, 221f, 222, 222f–223f
Ribosomas, 321
Rich, Steven, 288, 288f
■ **Ricina**, 214, 214f, 226, 824
Rickettsias, 325, 342
Rinocerontes, 895
- Riñón(es)**
adaptaciones en, 725
amniotas, 442
cocodrilo, 444f
concentración de orina, 728f, 729, 729f, 730–731, 730f
creatina y, 616
diabetes y, 609, 609f
eliminación de toxinas, 736
en regulación de la presión sanguínea, 649
- flujo sanguíneo a, 649f
formación de orina, 727, 728–729, 728f, 729t
funciones, 720, 724
hormonas, 602t, 605, 696
humano
- **diálisis**, 732, 732f
■ **dietas bajas en carbohidratos/altas en proteínas y**, 713
estructura, 726, 726f
■ **fallas, causas y tratamiento**, 732
localización, 726, 726f
nefronas, 727, 727f, 728
■ **pedras**, 732
■ **transplantes**, 732
nefronas, 727, 727f, 728
peces, 439f
regulación de, 605, 605t, 607, 610
vertebrados, 437
- Rio(s)
como ecosistemas, 879
como reservorio de agua, 848t
- **Riqueza biológica**, 902
- **Ritmo, método anticonceptivo**, 752, 752f, 753t
- Ritmos circadianos
definición, 469
en planatas, 469, 469f, 532
Rizoides, 374
Rizomas. Véase Estolones
Rizomas, 376, 377, 377f, 489, 489f
RNA XIST, 238
Roble, 876
Robles
cromosomas, 65
enfermedades, 361
flujo génico hacia, 289, 289f
Roca madre, 495f
Roca sedimentaria, 266, 267f
Rodhocetus (ballena fósil), 269, 269f
Rodilla humana, 621f, 624, 624f
■ **lesión de**, 625, 625f
■ **reemplazo de**, 625
Rodopsina, 591
- Roedores**
como polinizadores, 521, 521f
especies, número de, 450
radiación adaptativa, 297f
Romboencéfalo
pez, 569f
vertebrados, 568, 568f
Rosa ártica (*Rosa acicularis*), 302f, 509f
Rosa canina 302, 302f
Rosa de Jericó (*Selaginella*), 376
Rosa de Jericó. Véase Selaginella
- **Rotavirus**, calendario de inmunización, 674f
Rotífero. Véase Rotíferos
- Rotíferos** (Rotífero), 419, 419f
características, 404t
clasificación, 407, 407f
en lagos, 878
evolución de, 313f
reproducción asexual en, 740
Rótula, humano, 621, 621f, 624f
- **RU-486** (Mifepristona), 753
Rubéola alemana. Véase Rubéola
- **Rubéola**, 335, 674f, 775
RUBISCO, 115, 115f, 116–117, 117f, 119, 120, 529
RuBP (bifosfato de ribulosa), 100, 115, 115f, 116, 117f
Ruda (*Thalictrum pubescens*), 509f
Ruminante, sistema digestivo, 703, 703f
- Ruta metabólica**
definición, 100
origen de, 320
tipos, 100
Rutas anaeróbicas del ATP síntesis, 124
Rutas cíclicas, en fotosíntesis, 112, 112f, 113, 114, 114f, 118, 326f–327f
- Rutas de metabolismo catabólico, 100
Rutas no cíclicas, en fotosíntesis, 112, 112f, 113, 114, 114f, 118, 326f–327f, 368
- S**
- Sabana
características, 872f, 873
distribución global, 868f–869f
Sabueso, 582
- Sacarosa**
estructura, 40, 40f
transporte en plantas de, 502–503, 503f
Saccharomyces cerevisiae, 132, 395, 678
Saco de esporas, 392f, 393, 393f
Saco de polen
angiospermas, 384f, 508, 512, 512f–513f
gimnospermas, 381f
Saco de tinta de las sepias, 418f
Saco gular, 257
Saco vitelino, 446f, 768–769, 768f–769f, 769t, 770f
Sacopterigio, 303f, 436f, 439, 439f, 440f
Sáculo, 583, 583f
Sahelanthropus tchadensis, 454, 454f
Sal(es), 89, 89f
definición, 31
desnaturalización de proteínas, 46
sal de mesa. Véase Cloruro de sodio
Salamandra, 440–441, 440f, 595
competencia entre, 820–821, 821f
desarrollo en, 307, 764
Salamandra ciega de Texas (*typhlomolge rathbuni*), 894, 895f
Salamandra tigre, 307
Sales biliares, 43, 663, 707, 709, 709f
Salinidad, y acción enzimática, 99
- **Salinización, del suelo**, 849
Saliva, 705
Salmón del Pacífico, 805
Salmón, 683, 805, 826, 897, 899
Salmonella typhimurium, 61f
Saltamontes, 426, 427f, 841, 841f
apéndices, 425f
sistema circulatorio, 638f
sistema nervioso, 554f
sistema respiratorio, 685
- Salvia
blanca (*Salvia apiana*), 290–291, 291f, 509f
negra (*Salvia mellifera*), 290–291, 291f
- **Sandia, sin semilla**, 294, 519
- Sangre.** Véase Glóbulos rojos; Glóbulos blancos
amortiguadores, 31
coagulación
apoplejia y, 652
formación del coágulo, 642, 642f
plaquetas y, 543, 642
trastornos, 190–191, 190f, 252, 652
warfarina y, 276, 283
como tejido conectivo, 543
componentes de, 543, 543f, 640–641, 640f, 641f
distribución del flujo, 648–649, 649f
funciones, 638, 640
niveles de calcio, regulación de, 599f, 605t, 607, 623
niveles de colesterol, 34, 51, 51f, 680, 711f
niveles de cortisol, regulación de, 610, 610f
niveles de dióxido de carbono, 691, 691f, 731

- niveles de glucosa, 134, 134*t*, 599*f*, 600, 601*f*, 605*t*, 608, 608*f*, 609, 609*f*, 711*f*
- niveles de oxígeno, 605
- niveles de triglicéridos, factores genéticos en, 249
- proteínas respiratorias en, 683
- tipificación, 176, 176*f*, 642, 643*f*
- Sanguijuela, 414, 414*f*, 683
- Sanguijuela medicinal, 414
- Santuario australiano, 868*f*–869*f*
- Sapo de Houston, 898
- Sapo partero común, 789, 789*f*
- Sapo, 440, 441
- Houston, 898
 - partero, 789, 789*f*
- Sapolsky, Robert, 611
- Saprobios, 339, 390, 392
- Saprolegnia*, 361, 361*f*
- Sarampión, 335, 346*t*, 674*f*
- Sarcoma de Kaposi, 676, 676*f*
- Sarcómeros, 544, 628–629, 628*f*, 647
- Sarcoscypha coccinea* (peziza escarlata), 394*f*
- Sargassum*, 361
- Sargazo vesiculoso (*Fucus vesiculosus*), 360*f*
- Sarin, gas 561
- Sarpullido. Véase Cola de caballo
- SARS (Síndrome agudo respiratorio severo), 346, 346*f*, 347
- Sauce ártico, 842*f*
- Sauce llorón del Pacífico (*Taxus brevifolia*), 153
- Saurophaganax* (dinosaurio), 432
- Savia
- definición, 584, 584*f*
 - detección de, 585
- Saxifraga púrpura (*Saxifraga oppositifolia*), 842*f*
- Scarus* (peces loro), 8
- Schistosoma* (Tremátodo sanguíneo), 412–413, 413*f*
- Schleiden, Matthias, 56
- Schmate, David, 400
- Schöbein, Christian, 97
- Schwann, Theodor, 56
- Scrapie (enfermedad espongiiforme transmisible), 338
- SCID-X1, 254
- SCIDs. Véase Inmunodeficiencias severas combinadas
- SCNT. Véase Transferencia nuclear de células somáticas
- Sebo, 662
- Secretina, 598, 605
- Secuencias cortas repetidas en tándem, 247
- Secuencia de bases, en ADN, 207, 208, 208*f*, 216
- Secuenciación del ADN, 245, 245*f* automatizada, 248
- Proyecto del Genoma Humano, 248, 248*f*
- Secuoyas, 368, 380, 488
- Sed, 730
- Segmentación**
- en animales, 405
 - en artrópodos, 421
 - en moscas de las frutas, control de, 235*f*
- Segmentación**
- en desarrollo animal
 - patrones, 763, 763*f*
 - proceso, 760–761, 760*f*–761*f*, 762–763, 763*f*
 - en desarrollo humano, 767, 768, 768*f*–769*f*
- Segregación, ley de, 172, 172*f*
- Seguimiento solar, en plantas, 532
- Segunda Guerra Mundial, 803*f*, 810
- Segunda ley de termodinámica, 94, 95
- Segundo mensajero, en acción hormonal, 600, 601*f*
- Selección artificial, 10, 10*f*, 264
- Selección clonal, de linfocitos, 670, 671*f*
- Selección balanceadora, 281, 281*f*, 284–285, 284*f*
- Selección direccional, 281, 281*f*, 282–283, 282*f*, 283*f*
- Selección disruptiva, 281, 281*f*, 285, 285*f*
- Selección K, 805
- Selección natural.** Véase selección sexual
- aceptación por la comunidad científica, 266
 - cambios en la presión selectiva
 - actividad humana como, 807
 - selectiva en, 276
 - Darwin y, 10, 264–265, 820
 - definición, 10, 10*f*, 13*t*, 281
 - depredación y, 282–283, 283*f*, 806–807, 806*f*, 807*f*, 823–826, 824*f*, 825*f*
 - desplazamiento de caracteres, 821
 - en parásitos, 826
 - historias de vida, 806–807, 806*f*, 807*f*
 - principios de, 265*t*
 - radiación adaptativa y, 406
 - selección balanceadora, 281, 281*f*, 284–285, 284*f*
 - selección direccional, 281, 281*f*, 282–283, 282*f*, 283*f*
 - selección disruptiva, 281, 281*f*, 285, 285*f*
 - tipos de, 281, 281*f*
 - y microevolución, 279
- Selección sexual,** 286, 286*f*
- comportamiento de cortejo, 286, 788–789, 788*f*, 789*f*
 - en humanos, 299
- Selección. Véase Selección artificial; Selección natural
- Selectinas, 80*f*–81*f*
- Selenio, en el cuerpo humano, 32
- Semen, 743
- Semilla(s)**
- anatomía, 524*f*
 - angiospermas, formación, 515, 515*f*
 - como alimento, 515
 - desarrollo de las, 170*f*
 - desnuda, 380
 - dispersión de, 818*f*, 831
 - formación, 373*f*, 509, 509*f*
 - germinación, 524, 528, 528*f*, 530, 530*f*
 - gimnosperma, 380, 381*f*
 - latencia, 524
 - ventajas de las, 373
- Senderos sensoriales, resumen, 578–579
- Senescencia, en plantas, 534, 534*f*, 535
- Seno
- humano, 776, 776*f*
 - tejido, regulación del factor de crecimiento, 238
- Sensación Somática.** Véase Dolor
- córtex somatosensorial, 570, 570*f*, 580, 580*f*
- receptores sensoriales, 578–579, 578*f*
- Señales de comunicación, 786
- Señales de comunicación visual, 786–787, 786*f*
- Sépalo, 233, 233*f*, 382*f*, 508, 508*f*
- Sepia, 418*f*
- Septo(s), 390–391, 391*t*, 392, 394
- Sequia, 474, 474*f*, 488, 488*f*, 490, 491
- Serotonina, 562, 562*t*, 563
- Éxtasis y, 552
 - niveles sanguíneos, efectos de salud de, 552
- Serpiente de cascabel, 444, 445*f*, 733, 733*f*
- Serpiente de nariz de cerdo de la isla de Pascua, 442*f*
- Serpientes jarretera, 782, 782*f*, 784
- Serpientes,** 444, 445*f*
- como especies introducidas, 895
 - comportamiento aprendido, 784
- comportamiento de alimentación, 782, 782*f*
- evolución de, 313*f*, 442, 442*f*, 443, 444
- extremidades vestigiales, como estructuras homólogas, 304
- introducción a las Islas Hawaiianas, 300
 - reproducción, 741*f*
 - termoreceptores, 578, 578*f*
- Sesgo, aprendizaje y, 11, 15
- Seta miel (*Armillaria ostoyae*), 396, 401
- Sexo**
- condiciones intersexuales, 738, 739, 756, 757, 757*f*
 - cromosomas, 738
 - determinación, en humanos, 186–187, 186*f*
 - Sexo seguro, 755
 - Sharma, Ratna, 106*f*
 - Shoulla, Robin, 228, 228*f*
- SIDA (Síndrome de Inmunodeficiencia Adquirida), 676–677
- como pandemia, 346
 - en África, 332, 676*t*, 810, 812
 - impacto humano, 332, 332*f*, 755*f*
 - incidencia, 676, 676*t*
 - infecciones oportunistas, 359, 393, 755
 - mortalidad, 346*t*
 - transmisión al feto, 349, 349*f*
 - tratamiento y prevención, 332, 677, 755
 - y embarazo, 349, 349*f*, 677
- SIDS. Véase Síndrome de Muerte Infantil Súbita
- Sífilis, 346*t*, 592, 754*f*, 755, 755*f*
- Sifón
- babosa de mar, 684*f*
 - bivalvo, 417, 417*f*
 - cefalópodo, 418
 - gasterópodo, 416–417, 416*f*
 - sepia, 418*f*
- Sifonóforos, 885*f*
- Signer, Rudolf, 211
- Sillén-Tullberg, Birgitta, 790, 790*f*
- Simbiosis.** Véase Endosimbiosis
- definición, 818
 - en hongos, 372, 390, 393, 398–399, 398*f*, 399*f*
- Simetría bilateral, 404, 405*f*, 554
- Simetría corporal, 404–405, 404*t*, 405*f*, 546*f*
- Simetría radial, 404, 405*f*
- Simetría. Véase Simetría corporal
- Simio, 193, 193*f*, 452, 452*f*, 453
- Simio(s)**
- clasificación de, 452, 452*f*
 - nuevo mundo, 452*f*
 - preñados, 452, 452*f*
 - viejo mundo, 452*f*
- Sinápsidos, evolución de, 442
- Sinapsis, 560–561, 561*f*, 573
- Síndrome Cri-du-chat, 192, 192*f*, 196*t*
- Síndrome de alcoholismo fetal (FAS), 775, 775*f*
- Síndrome de Cushing, 611
- Síndrome de Down (Trisomía 21), 194, 194*f*, 195*f*, 196*t*, 198, 753
- Síndrome de Ellis-van Creveld, 196*t*, 197*f*, 289
- Síndrome de Hutchinson-Gilford, progeria, 189, 189*f*, 196*t*
- Síndrome de Inmunodeficiencia Adquirida. Véase SIDA
- Síndrome de Insensibilidad a Andrógenos, 196*t*, 600
- Síndrome de Kartagener, 75
- Síndrome de Luff, 122
- Síndrome de Muerte Infantil Súbita (SIDS por sus siglas en inglés), 694
- Síndrome post-polio, 633
- Síndrome de Turner, 195, 195*f*, 196*t*
- Síndrome del Cromosoma X Frágil, 196*t*
- Síndrome Klinefelter, 195, 196*t*
- Síndrome Marfan, 171, 196*t*
- Síndrome Premenstrual (SPM), 747
- Síndrome Respiratorio Agudo Severo. Véase SARS
- Síndrome XXX, 195, 196*t*
- Síndrome, definición, 197
- Singh, Charlene, 338*f*
- Sinosauropteryx prima*, 446, 446*f*
- Síntesis de proteínas.** Véase Transcripción; Traducción
- ADN en, 136, 142
- en la acción de hormonas, 600, 601*f*
- enzimas en, 321
- mutaciones genéticas y, 224–225, 224*f*, 225*f*
- origen de, 321, 321*f*
- RE y, 66
- regulación de, reactivos, 100–101
- resumen, 7, 44, 44*f*–45*f*, 226*f*
- ribosomas en, 65, 66
- Sistema amortiguador o buffer, 31, 731
- Sistema circulatorio abierto, 405, 638, 638*f*
- Sistema circulatorio cerrado, 405, 638, 638*f*
- Sistema circulatorio.** Véase Corazón
- abierto, 405, 638, 638*f*
- anfibio, 639, 639*f*
- ave, 639, 639*f*
- cerrado, 405, 638, 638*f*
- circuito pulmonar, 639, 644, 644*f*, 648
- circuito sistémico, 639, 644, 644*f*, 648, 648*f*
- de doble circuito, 437, 440, 444*f*, 448
- en homeostasis, 638, 644, 645*f*
- función, 638
- humano, 644, 644*f*
- intercambios con fluido intersticial, 638, 650–651, 650*f*
- lombriz, 414
- mamífero, 639, 639*f*
- pez, 639, 639*f*
- resumen 547*f*
- sistema vascular linfático, conexiones a, 654–655, 654*f*
- vínculos funcionales con otros sistemas de órganos, 645*f*, 682*f*, 702*f*, 724*f*
- Sistema de alelos múltiples, 176
- Sistema de clasificación de los seis reinos, 312, 312*f*
- Sistema de clasificación de los tres dominios, 312, 312*f*
- Sistema de conducción cardíaco, 647, 647*f*
- Sistema de raíces fibrosas, 485, 485*f*
- Sistema de raíz primaria 485, 485*f*
- Sistema digestivo completo, 405, 702–703, 702*f*, 704
- Sistema digestivo incompleto, 405, 702, 702*f*
- Sistema digestivo.** Véase Digestión
- anfibio, 702*f*
- artropodo, 421
- completo contra incompleto, 405, 702–703, 702*f*, 704
- cordado, 434
- desarrollo de, 405
- funciones, 547*f*, 702–703
- humano, 547*f*, 704–705, 704*f*
- insecto, 425
- lombriz de tierra, 415
- molusco, 416
- nemátodo, 420
- pájaro, 702*f*, 703
- planaria, 412, 412*f*, 702
- rotífero, 419
- tardigrado, 419
- Sistema endócrino** Véase Hormona(s), animal; componentes específicos
- componentes de, 599*f*
- definición, 598
- digestión, control de, 707, 707*t*

- disruptores endócrinos, 596, 596f, 607, 607f
- flujo sanguíneo y, 649
- interacciones del sistema nervioso, 598
- moléculas señalizadoras, tipos de, 598
- resumen
 - humanos, 547f
 - vertebrados, 598
- Sistema endomembranal, 66–67, 66f–67f, 326f–327f
- Sistema esquelético, resumen, 547f
- Sistema Inmune**
 - alergias, 673, 673f
 - barreras físicas y mecánicas, 660f, 661, 662–663, 662f, 663f
 - defensas químicas, 660t, 662t, 663
 - desórdenes, tratamiento de, 254
 - en epidermis, 548
 - en glóbulos blancos, 661, 661f
 - en plantas, 468
 - estrés y, 611
 - evolución de, 660
 - inmunidad adaptativa
 - autorreconocimiento y reconocimiento a agentes externos, 660, 666, 675
 - estructura y función de los anticuerpos, 668–669, 668f
 - mediada por anticuerpos, 667–671, 670f
 - mediada por células, 667, 667f, 672–673, 672f, 673f
 - resumen, 666–667, 666f, 667f
 - inmunidad innata, 660–661, 660t, 664–665, 664f, 665f (Véase Fiebre; respuesta inflamatoria)
 - inmunización (Véase Vacunas)
 - calendario recomendado, 674t
 - proceso, 674
 - inmunodeficiencia, 332, 347, 675 (Véase SIDA)
 - lesión cerebral/infección, 573
 - protección fetal, 668, 775
 - reconocimiento de antígenos, 660, 660t, 661, 666–667
 - regulación de hormonas, 610
 - respuesta autoinmune, 675, 675f
 - artritis reumatoide, 625, 675, 712
 - ataques a glándula adrenal, 611
 - en diabetes tipo 1, 609
 - respuesta inmune secundaria, 671, 671f, 673
 - SIDA y, 676–677, 676f, 677f
 - tabaquismo y, 695f
 - timo y, 612
 - trasplantes de órganos y, 253
 - vertebrado, 437, 664, 666–667
 - y leche, 448, 776
 - sistema inmunológico, 668, 775
 - Sistema integumentario. Véase Piel, 547f
 - estructura y función, 548, 548f
 - Sistema Límico**, 568, 568f, 571, 571f
 - olor y, 582, 582f
 - Sistema linfático**
 - componentes, 654f, 655
 - resumen, 547f
 - sistema vascular linfático, 654–655, 654f
 - Sistema locomotor**
 - función, 626, 626f
 - humano, 626, 627f
 - Sistema músculo-esquelético
 - función, 626, 626f
 - humano, 626, 627f
 - Sistema nervioso**
 - autónomo, 555, 555f, 564–565, 565f, 649
 - desarrollo, tiroides y, 606
 - digestión, control de, 707
 - en contracción muscular, 630, 630f
 - evolución de, 554–555, 554f
 - humano, 555, 555f
 - abuso de drogas y, 552
 - célula glial, 573
 - médula espinal, 566–567, 566f
 - neurotransmisores, 526t, 562
 - periférico, 564–565, 565f
 - vías de reflejo, 566–567, 567f
 - interacción del sistema endócrino, 598
 - periférico, 555, 555f, 564–565, 564f, 565f
 - planaria, 412f
 - redes nerviosas, 410, 554, 554f
 - resumen, 547f
 - somático, 555, 555f, 564
 - vertebrados, 554–573, 555, 555f
 - Sistema nervioso autónomo, 555, 555f, 564–565, 565f, 649
 - Sistema nervioso central, 555, 555f. Véase Cerebro; Cordon espinal
 - Sistema nervioso periférico, 555, 555f, 564–565, 564f, 565f
 - Sistema nervioso simpático, control de la digestión, 707
 - Sistema nervioso somático, 555, 555f, 564
 - **Sistema reproductivo**
 - condiciones intersexuales, 738, 739, 756, 757, 757f
 - e identidad, 738
 - Humano
 - femenino, 746–750, 746f, 747t
 - masculino, 742–745, 742f, 742t
 - planaria, 412f
 - resumen, 547f
 - Sistema solar, origen de, 318
 - Sistema taxonómico lineano, 302–303, 302f
 - Sistema traqueal, 685, 685f
 - **Sistema urinario**
 - balance ácido-base, 731
 - humano, 726–732 (Véase Riñones humanos)
 - componentes, 726, 726f
 - regulación de, 730–731, 730f, 731f
 - y balance ácido-base, 731
 - resumen, 547f
 - vertebrados, 724–725, 724f–725f
 - vínculos funcionales con otros sistemas de órganos, 645f, 682f, 702f, 724f
 - y sistema inmune, 663
 - Sistema cardiovascular. Véase Sistema circulatorio; Corazón
 - Sistema vascular del agua, equinodermos, 428, 428f
 - Sistema vascular linfático, 654–655, 654f
 - **Sistemas de órganos**
 - como nivel de organización, 4–5, 4f–5f, 462, 540
 - definición, 4f–5f, 412, 462, 540
 - humanos, resumen, 546, 547f
 - vertebrados
 - compartimentalización de funciones en, 546
 - resumen, 437, 546, 547f
 - **Sistemas respiratorios.** Véase Bránquea(s); Pulmones(s); Respiración
 - ave, 446
 - enfermedades y desórdenes, 694–695
 - funciones ligadas a otros sistemas de órganos, 645f, 682f, 702f, 724f
 - funciones, 682
 - humano, 688–689, 688f
 - ciclo respiratorio, 690, 690f
 - componentes, 688f
 - control de, 691, 691f, 694
 - funciones, 688
 - intercambio y transporte de gases, 692–693, 692f, 693f
 - músculos, 689
 - tejidos, 463f
 - vías respiratorias, 689
 - volumen respiratorio, 690–691, 691f
 - y habla, 688, 689, 689f
 - insecto, 424, 684–685
 - invertebrados, 684–685, 684f, 685f
 - resumen, 547f
 - transporte de oxígeno, 692, 693f
 - vertebrados, 437, 463, 463f, 686–687, 686f, 687f
 - y balance ácido-base, 731
 - Sistemina, 527
 - Sístole, 646, 647f
 - Sitio activo, 98, 98f
 - Sitio alostérico, 100–101, 100f
 - SIV (Virus de Inmunodeficiencia en Simios), 332, 347
 - SLC24A5 gen, 168, 182
 - Smith, Hamilton, 242
 - Smog industrial, 864
 - Sobre cosecha, 894
 - **Sobrepeso, 716. Véase Obesidad**
 - Sócrates, 184
 - **Sodio**
 - en la dieta, 715t
 - estructura atómica, 24f, 25, 25f
 - Sodio, ión, en potencial de membrana neuronal, 557–558, 557f, 558f–559f, 561
 - Sokolowski, Marla, 782
 - Sol
 - edad de, 318
 - origen de, 318
 - Solitaria de la res (*Taenia saginata*), 413, 413f
 - Solsticio de invierno, 862f
 - Solsticio de verano, 862f
 - Solución hipertónica, 88, 88f, 89f
 - Solución hipotónica, 88, 88f, 89f
 - Solución isotónica, 88
 - Soluciones
 - hipertónicas, 88, 88f, 89f
 - hipotónicas, 88, 88f, 89f
 - isotónica, 88
 - Solutos
 - balance agua-soluto, 464
 - definición, 28
 - Solvente
 - agua como, 28, 29f
 - definición, 28
 - Somatoestatina
 - acción, 605, 605t
 - fuente, 605t
 - Somatosensorial, córtex, 570, 570f, 580, 580f
 - Somatotropina. Véase Hormona del crecimiento
 - Sombra orográfica, 866–867, 867f
 - Somitas, 766, 766f, 770, 770f, 772f–773f
 - Sonar, y navegación de ballenas, 576, 576f
 - Sonda, en hibridación de ácidos nucleicos, 244, 244f
 - Sonido, propiedades de, 584f
 - Sordera, 585, 586, 586f
 - Soro (s), 377, 377f
 - Soundarajan, Santhi, 738, 738f
 - Soya
 - como biocombustible, 121, 121f
 - diseñada genéticamente, 250
 - Speaker, Andrew, 347
 - Spemann, Hans, 762, 762f, 764
 - Sperry, Roger, 572
 - Sph I enzima, 242f
 - Spinks, Lorna, 552, 552f
 - Spirogyra, 363
 - Splicing alternativo, 220
 - SPM. Véase Síndrome Premenstrual
 - Spriggina, 406f
 - SRY gen, 186f, 187, 193, 193f, 738
 - Stahl, Franklin, 213
 - **Staphylococcus aureus** resistente a meticilina o SARM, 662f
 - Staphylococcus, 662, 662f, 663, 670
 - Starling, E., 598
 - Stegosaurus, 432
 - Steinbeck, John, 872
 - Stentor, 19
 - Streptococcus, 204, 204f, 347, 663, 663f
 - Streptomycinas, 283
 - Stringer, Korey, 460, 460f, 467
 - Suberina, 487
 - Submucosa, 707f
 - Sucesión**
 - en lagos, 878
 - primaria, 828, 828f
 - secundaria, 828, 828f
 - Sucesión ecológica, 828–829, 828f, 829f
 - Sucesión primaria, 828, 828f
 - Sucesión secundaria, 828, 828f
 - Sucralosa, 51, 51f
 - Suculentas, como plantas CAM, 117
 - **Sudoración**
 - como característica de mamíferos, 448
 - efectos de enfriamiento de, 29, 460, 734
 - en homeostasis, 466f, 467
 - humedad y, 467
 - **Suelo**
 - biomasa, 870, 870f
 - bosque de coníferas, 870, 870f
 - bosque tropical perennifolio, 874
 - como reservorio de agua, 848t
 - desarrollo de, 494
 - desierto, 871
 - en la tundra, 877
 - erosión de, 495, 495f
 - erosión, 848, 855, 856, 856f
 - horizontes, 494–495, 495f, 870, 870f
 - lixiviación de nutrientes del, 495, 855
 - propiedades de, 494
 - salinización de, 849
 - sucesión ecológica, 828
 - suelo superficial, 495, 495f
 - y ciclo de nitrógeno, 854–855, 854f
 - y crecimiento de plantas, 494
 - Sulfhidrilo, grupos, definición, 38–39, 38f
 - Sulfolobus, 345
 - Superficie respiratoria
 - definición, 682
 - factores involucrados en la difusión sobre, 683
 - Superior, definición, 546f
 - Supervivencia del más apto, 10. Véase caracteres adaptativos
 - **Suplementos alimenticios**
 - esteroides anabólicos, 616
 - creatina, 616, 631
 - Supresor(es) de tumores, 150, 227, 227f
 - Surtsey, isla 834–835, 834f
 - Sustancia P, 562, 581
 - Sustancias hidrofílicas, 28
 - Sustancias hidrofóbicas, 28
 - Sustitución de pares de bases, 224, 224f
 - Sustrato(s), 98
 - Swann, Shanna, 615
 - T**
 - **Tabaquismo**
 - daño genético por, 225, 227
 - efectos en la piel, 549
 - efectos en la salud, 680, 695, 695f, 699, 699f
 - fumadores pasivos, efectos en salud, 680, 695, 695f
 - gases en el humo de tabaco, 693
 - muertes por, 695
 - tasa
 - en Estados Unidos, 698
 - tasa de, en las naciones en desarrollo, 698
 - y densidad ósea, 623
 - y desórdenes visuales, 592
 - y embarazo, 695, 695f, 775
 - y enfermedades cardiovasculares, 653
 - y riesgo de SIDA, 694
 - Tabaquismo. Véase Fumar
 - Tabla periódica, 22, 22f
 - Tablas de vida, 804, 804t
 - Tabuchi, Katsuhiko, 256
 - Tacto, receptores sensoriales, 580
 - *Taenia saginata* (Lombriz solitaria), 413, 413f

- Tahití, arrecifes, 882f
- Taigas (bosque boreal), 868f–869f, 876, 876f
- Tala, 902f, 903
 - Tala, sustentable, 902f, 903
 - Talidomida, 775
- Tallo(s)**
- adaptaciones acuáticas
 - conservadas, 500–501, 500f, 501f
 - anatomía, 462, 462f, 480–481, 480f, 481f
 - en estructuras de plantas, 476, 476f
 - formas modificadas de, 489, 489f
 - funciones, 476
- Tallo leñoso, estructura, 487f
- Talo, 374, 374f
- Tang, Yiwei, 778
- Taq polimerasa, 245, 245f
- Taquicardia, 653, 653f
- Tardigrados (Tardigrada)**, 419, 419f
- características, 404t
 - clasificación, 407f
- tARN. Véase ARN de transferencia
- Taro (*Colocasia esculenta*), 489f
- Tarsero, 452, 452f
- Tasa de crecimiento per capita, de la población, 800
- Tasa de mortalidad
- humana, 810
 - tablas de vida y, 804, 804t
 - y crecimiento de población, 800–801, 801f
- Tasa de mortandad infantil, disminución global en, 810
- Tasa total de fertilidad (TTF), 810
- Tasas de fertilidad, 810, 810f
- Tasmania, especiación en, 295f
- Tasmanipatus anophthalmus* (Onicóforos), 295f
- Tasmanipatus barretti* (Onicóforos), 295f
- Tauouia*, 323f
- Taxol, 151, 153
- Taxón (taxa), 302, 302f
- Taxonomía.** Véase Filogenia
- angiospermas, 383
 - animales, 404, 404t, 407, 407f
 - cepas, definición, 339
 - cladística, 303, 310, 310f
 - clasificación de sistemas, 303, 303f
 - definición, 302
 - especies, 8
 - evolución y, 302–303
 - plantas terrestres, 370
 - primates, 452, 452f
 - procariontes, 339, 341
 - protista, 352, 352f
 - sistema de clasificación de los seis reinos, 312, 312f
 - sistema de clasificación de los tres reinos, 312, 312f
 - sistema de Linneo, 302–303, 302f
 - sistema de los tres dominios, 8, 8f–9f, 8t, 344
- TCE. Véase Tricloroetileno
- TCRs. Véase Receptores de la célula T
- Tecnología de reproducción asistida, 753, 753f, 758. Véase Drogas conceptivas
 - Tecnología SmartFresh, 535
- Tejedores sociales, aves (*Philetairus socius*), 284–285, 284f
- Tejido adiposo**
- almacenamiento de grasas, 42, 134, 543, 543f, 711, 716
 - pardo, 735
 - y hormonas, 605, 605t, 610
- Tejido conectivo**
- en hueso, 622, 622f
 - en músculo esquelético, 626
 - especializado, 542–543, 542f, 543f
 - estructura, 542
 - función, 540
 - suave, 542, 542f
- Tejido conectivo denso
- irregular, 542, 542f
 - regular, 542, 542f
- Tejido conectivo especializado, 542–543, 542f, 543f
- Tejido conectivo laxo, 542, 542f
- Tejido conectivo suave, 542, 542f
- Tejido de músculo esquelético**, 544, 544f
- acción hormonal, 610
 - neurotransmisores, 561
 - receptores hormonales, 605
- Tejido dérmico
- animal
 - en sistema inmune, 663f
 - células pigmentadas en, 548, 549f
 - vertebrados, 548, 548f
 - planta, 476, 476f, 479, 479f
 - hoja, 482, 482f, 483, 483f
 - raíz, 484f, 485
- Tejido epitelial**, 663f
- características, 541
 - funciones, 540
 - glandular, 541
 - mucosa intestinal, 708f
 - tipos de, 541, 541f
 - transporte, 540
 - uniones celulares en, 540, 540f
- Tejido mioelido, 622
- Tejido muscular**, 544–545
- aparición, 544, 544f
 - cardíaco, 544, 544f
 - esquelético, 544, 544f
 - estructura, 544
 - funciones, 540, 544
 - hormonas y, 605, 605t
 - liso, 544f, 545
- Tejido muscular liso, 544f, 545
- Tejido nervioso
- estructura, 545, 545f
 - funciones 540, 545, 545f
- Tejido óseo compacto, 543f, 622, 622f
- Tejido óseo esponjoso, 543, 543f, 622, 622f
- Tejido vascular
- humano, 464, 465f (Véase vasos sanguíneos)
 - planta, 372, 373f, 462f, 464, 465f, 476, 476f, 478–479, 478f, 478t, 479f (Véase Floema; Xilema)
- Tejido(s)**
- animal, tipos de, 540 (Véase tipos específicos)
 - como nivel de organización, 4–5, 4f–5f, 462, 540
 - definición, 4f–5f, 462, 540
 - especialización
 - en animales, 760, 760f–761f, 761, 763
 - en humanos, 770, 770f
 - evolución de, 404
 - formación de, 235, 765
 - vertebrados, desarrollo, 546
- Tejidos de músculo cardíaco, 544, 544f
- apariencia, 647
 - contracción, 646–647, 647f
- Tejidos mosaico, cromosoma X
- inactivación y, 232, 232f
- Telencéfalo**, 568, 568f, 570f, 571
- estructura y función, 570–571, 570f
 - hemisferios, 569, 569f, 572, 572f
 - sistema límbico y, 571, 571f
- Teloósteos, 439
- Telescopio espacial Hubble, 318f
- Telofase (meiosis), 144f, 146, 147f, 164f–165f
- Telofase I (meiosis), 157, 158f–159f, 161, 164f–165f
- Telofase II (meiosis), 157, 158f–159f, 161, 164f–165f
- Telómero, función, 202
- Telson, 422, 422f
- Temnodontosaurus, 443f
- Temperatura**
- agua y, 29
 - definición, 29
- desnaturalización de las
- proteínas, 46
- homeostasis, 460, 466f, 467, 552, 640, 668
- en ectotermos, 733, 733f
 - en endotermos, 733, 733f
- mamíferos, 734–735, 734f, 734t, 735f, 735t
- temperatura basal, factores que intervienen, 733
- receptores sensoriales, 580
- y la acción de enzimas, 99, 99f, 460
- y su tasa de difusión, 83
- Temporada(s)**
- causa de, 862, 862f
 - en ecosistemas lacustres, 878–879, 879f
 - respuesta de las plantas a, 523–533, 532f, 533f
 - variación en productividad primaria, 844, 844f
- Tendón de Aquiles 626, 627f
- Tendones
- envejecimiento y, 632
 - estructura y función, 542, 626, 627f
- Tenias (céstodos)**, 412–413, 826
- ciclo de vida, 413, 413f
 - reproducción, 740
- Tensión muscular, 632
- Tensión, en el movimiento del agua a través de las plantas, 498
- Tentáculo(s)
- lombriz de arena, 414f
 - mixines, 435f
- Teoría atómica, resumen, 13t
- Teoría celular, 13t, 56
- Teoría científica, definición, 12–13
- Teoría colonial, del origen animal, 406, 406f
- Teoría de biogeografía de islas, 835
- Teoría de flujo de presión, 503
- Teoría de la cohesión-tensión, 498–499, 499f
- Teoría de Tectónica de Placas**, 272–273, 272f, 273f
- resumen, 13t
 - y dispersión geográfica, 831
 - y especiación alopatrica, 292
 - y evolución, 273, 448–449
- Teoría de la adecuación inclusiva, 792
- Teoría del uniformitarismo, 263, 272
- Teoría germinal, 13t
- Teoría. Véase Teoría Científica
- TEP (tomografía por emisión de positrones), 23, 23f
- Terapia génica, 68, 254, 675f
- Terápidos, evolución de, 273f, 442, 442f
- Teratógenos, 774–775, 774f, 775f
- Teratomas, 778
- Terminaciones nerviosas libres, en la piel, 580, 581f
- Termitas (Nasutitermes)**
- características, 426, 427f
 - comportamiento altruista en, 792, 792f
 - digestión, 352
 - reino, 792
- Termoclina, 879, 879f
- Termodinámica
- primera ley de la, 94
 - segunda ley de la, 94, 95
- Termófilos extremos, 8f, 316, 316f, 326f–327f, 342, 344–345, 345f
- Termoreceptores, 578, 734, 735
- Terápodos, 442f
- Testículo(s)**
- cáncer de, 743
 - hormonas, 599f, 602t, 605t, 612
 - humano
 - formación de, 186f, 187
 - funciones, 742, 742f, 742t, 743, 744
 - localización, 156f, 612f, 744f
 - planaria, 412f
 - regulación hormonal, 603
- Testosterona**
- acción, 38f, 39, 187, 600, 605, 605t, 612, 616, 623, 743, 745, 745f
 - como esteroide, 43, 600t
 - conversión a estrógeno, 614
 - derivaciones sintéticas, 616
 - excesiva, en mujer, 757, 757f
 - fuentes, 599f, 605t, 612, 742, 744
- Tetania, 31
 - Tétanos, 343, 346t, 632, 632f, 633, 633f, 662, 674f
- Tetrahidrocannabinol (THC), 483f, 563
- Tetralogía de Fallot (TF), 138
- Tetrápoda, evolución de, 270f, 436f, 440, 440f
- TF. Véase Tetralogía de Fallot
- THC. Véase Tetrahidrocannabinol
- Thelohania solenopsae*, 837, 837f
- Thermus aquaticus*, 245, 316, 316f, 342
- Thermus*, 313f
- Thiomargarita namibiensis*, 342, 343f
- Thompson, James, 538
- Tiamina. Véase Vitamina B₁
- Tibia, 621, 621f, 624, 624f
- Tiburón amarillo, 741f
- Tiburón ballena, 438f
- Tiburón de arrecife, Mar Rojo, 4f–5f, 5
- Tiburón de las Galápagos, 438f
- Tiburón, esqueleto, 620
- Tiburón(es), 436f, 437f, 438f, 439, 741f
- Tierra de diatomea, 360
- Tierra.** Véase impactos de asteroides; Atmósfera, campo magnético, habilidades sensoriales de los animales, 595
- condiciones tempranas, 318, 319, 319f, 322–323
- Corteza
- carbón en, 850
 - elementos en, 33, 33f
 - solidificación, 270f, 275f
 - y ciclo del fósforo, 856, 856f
 - edad de la, 262, 263
 - formación de la, 318, 319f
 - patrones de circulación del aire, 862–863, 863f
 - planetas similares a, 328
 - recursos, límites en, 890
 - rotación, y estaciones, 862, 862f
- Tierra, ventajas selectivas de la vida en el planeta, 440
- Tifo, 276, 325f, 342, 427, 803, 846
- Tigón, 291
- Tigre, 825
- Tijereta, 426, 427f
- Tilacoide(s), 111
- Tilman, David, 121
- Timbre, definición, 584
- Timina (T), 48f, 206, 206f, 216, 217f
- Timo**
- en el sistema inmune, 669
 - funciones, 654f, 655
 - hormonas, 599f, 605t, 612, 655
- Timosina, 599f, 605t, 612
- Timpano, 584, 584f–585f
- Timpano, ducto del, 584, 584f–585f
- Timpano, membrana, 584. Véase Timpano
- Tiña, 401
- Tinción Gram, 342
- Tinciones en microscopía, 58
- Timpan* gen, 234
- Tipos sanguíneos Rh, 643, 643f
- Tiritar, como respuesta (frío), 735
- Tiroideos**
- acción, 605t
 - como hormona amina, 600t
 - disruptores, 607, 607f
 - fuentes, 599f, 605t, 715
 - sintética, 607
- Tirosina, 168, 199, 562, 562t
- Tirosinasa, 99f, 179, 183

- Tirotropina (TSH)
acción, 602t, 603, 606
fuente, 599f, 602t
- Tiroxina, 606. Véase Tiroides
- **Titanic**, hundimiento del, 735f
 - Titi, 785, 785f
 - Tizón, 397, 397f
 - TNFs. Véase Factores de necrosis tumoral
 - **Tobillo esguinado**, 625
 - Tobillo, 621, 621f, 624, 625
 - Todd, John, 880, 880f
 - **Tolerancia**, en drogas psicoactivas, 563, 563t
 - Tomografía, por emisión de positrones. Véase PET
 - Tonicidad, 88, 89f
 - Tórax, insectos, 424, 424f
 - Tordo (*Molothrus ater*), 827, 827f
 - Torio, 234, 268
 - **Tormenta de polvo** (Dust Bowl), 872, 900, 900f
 - Torsión, 417
 - Torsión, en el desarrollo de los gasterópodos, 416, 416f, 417
 - Tortuga, 444, 445f
 - Tortuga de las Galápagos, 445f
 - Tortuga del desierto de Sonora, 871f
 - Tortuga Laúd (*Dermochelys coriacea*), 697, 697f
 - Tortugas marinas, 186, 444, 445f, 595, 898
 - Tortugas, 313f, 442, 442f, 443, 444, 445f
 - **Tos ferina** (pertusis), 346, 346t, 674f
 - Toyon, *Heteromeles arbutifolia*, 873f
 - **Toxoplasmosis**, 359, 367, 775
 - Trabajo, 95
 - **Tricoma**, 592
 - Tracto óptico, 587, 587f
 - Traducción**
código genético, 220, 221f, 224, 309
control de, 230f, 231
coordinación en, 222, 222f
modificaciones post-
traduccionales, 230f, 231
procesos, 222, 222f-223f
resumen, 217, 220, 221, 226f
 - Transcripción**
código genético, 220, 221f, 224, 309
contra replicación del ADN, 218
control de, 230-231, 230f, 234, 236, 236f, 237f
coordinación en, 219f, 222, 222f
modificaciones post-
transcripcionales, 220, 220f, 231
procesos, 218-219, 218f, 219f
resumen, 216, 226f
ribozimas en, 321
 - Transducción (de señal). Véase Señal de recepción
 - Transducción (proceso genético), 341
 - Transectos, 799
 - Transferencia de electrones durante la fosforilación**, 125f, 130-131, 130f, 131f, 135f, 137, 200
 - Transferencia de electrones, 39t, 101. Véase Reacciones de óxido-reducción
 - Transferencia de grupos funcionales, 39t
 - Transferencia genética horizontal, 340-341, 341f, 347
 - Transferencia genética, 340-341, 341f, 347
 - **Transferencia nuclear** en células somáticas (SCNT por sus siglas en inglés), 212, 655-656
 - Transformación, en procariontes, 341
 - **Transgenes**, escape en el medio ambiente, 251, 256, 289
 - Translocación**
de ADN, 192
en el transporte vascular de plantas, 502-503, 503f
 - Transpiración, 498-499, 499f, 848
 - Transportador de la glucosa, 80f-81f, 84, 84f
 - Transporte activo, 80f-81f, 83, 83f, 84-85, 85f, 90t, 464
 - Transporte de membrana, 86-87, 86f
 - Transporte de proteínas**, 80, 80f-81f
activo, 80f-81f, 83, 83f, 84-85, 85f, 90t
células dentadas, 709
pasivo, 80f-81f, 83, 83f, 84, 84f, 90t
por portadoras, 80f-81f
 - Transporte interno
activo, 80f-81f, 83, 83f, 84-85, 85f, 90t, 464
pasivo, 80f-81f, 83, 83f, 84, 84f, 90t, 464
y homeostasis, 464
 - Transporte pasivo, 80f-81f, 83, 83f, 84, 84f, 90t, 464
 - Tráquea, 606, 606f, 688f, 689, 689f
 - Tracheidas, 478, 478t, 498, 498f
 - **Trastornos genéticos**
aborto de embriones con, 753
albinismo, 183, 196t
daltonismo, 191, 191f, 196t, 592
definición, 197
discriminación contra personas con, 738
metahemoglobinemia, hereditaria, 196t
polidactilia, 196t, 197f, 315f
Tratamiento de aguas de desecho, 880, 880f
 - **Tratamiento de aguas residuales** por métodos solares-acuáticos, 880, 880f
 - Tratamiento fenotípico de trastornos genéticos, 199
 - Trébol (*Oxalis*), 531f
 - Trébol, 517
 - Trematoda. Véase Duelas
 - Trematodosis, 427f
 - Treonina, 713
 - Treponema pallidum*, 755, 755f
 - Triceps, 626, 626f, 627f
 - Trichinella spiralis*, 420, 420f
 - Trichophyton*, 401
 - Tricloroetileno (TCE), 492, 504, 505, 505f
 - Tricocitos, 357, 357f
 - Tricoderma, 395
 - **Tricomoniasis**, 354, 354f, 754
 - Triglicéridos**
absorción en intestino delgado, 709, 709f
almacenamiento, en el tejido adiposo, 42
como combustible para la respiración aeróbica, 134
energía almacenada en, 42
estructura, 42, 42f
niveles de sangre, factores genéticos en, 249
 - Trigo (*Triticum aestivum*), 294, 294f
 - Trigo (*Triticum monococcum*), Einkorn, 294, 294f
 - Trigo (*Triticum*), 379f, 515
 - Triiodotironina, 606. Véase Tiroides
 - Trilobites, 270f, 406f, 418f, 421, 422f, 892f
 - Trincheras marinas
a grandes profundidades, 884f
en placas tectónicas, 272f
 - Trinidad, selección natural de guppies en, 806-807, 806f, 807f
 - Trip occidental de las flores (*Frankliniella occidentalis*), 536, 536f
 - Tripsina, 99f, 706t
 - Triptófano, 220, 713
 - **Triquinelosis**, 420
 - Trisomía 21. Véase Síndrome de Down
 - Trisomía, 194
 - Tróficos, niveles, 840-843, 841f, 842f
 - Trombosis, 652
 - Trompas de Falopio. Véase Oviductos
 - Tropismo, 530-531, 530f, 531f
 - Tropomiosina, 630, 631f
 - Troponina, 630, 631f
 - Troyer, Verne, 188f
 - Trucha, 683, 826, 826f, 895, 896
 - Trufas, 394f, 395, 399
 - Trypanosoma brucei*, 354f, 355
 - Trypanosoma cruzi*, 355
 - Trypanosomatida, 313f, 352f, 354f, 355
 - TSH. Véase Tirotropina
 - Tsunami, Indonesia (2004), 803
 - TTF. Véase Tasa total de fertilidad
 - Tuátara, 313f, 442f, 443, 444, 445f
 - Tubérculos, 489, 489f
 - **Tuberculosis**
como enfermedad endémica, 346
daño en la glándula adrenal, 611
prevalencia, 347f, 694
síntomas, 694
tasa de mortalidad, 346t, 347f
tratamiento, 283, 694
 - Tubifex*, 683
 - Tubo criboso, miembros, 478t, 479
 - Tubo criboso(s), 479, 481f, 486, 497f, 502, 502f, 503, 503f
 - Tubo neural
defectos, dieta maternal y, 774
en embrión humano, 772f-773f
formación, 761, 761f, 765, 765f, 770, 770f
 - Tubo polar, 393f
 - Tubo polínico
angiospermas, 154f, 384, 384f, 512, 512f-513f, 514, 514f
gimnospermas, 381f
 - Tubulina, 187
 - Túbulo distal, 727, 727f, 729, 729f, 730, 730f
 - Túbulo proximal, 727, 727f
 - Túbulos de Malpighi, 422, 422f, 425, 723, 723f
 - Túbulos seminíferos, 744, 744f
 - Túbulos T, 630, 630f
 - **Tulipanes**, infección viral en, 334-335, 335f
 - Tumor, genes supresores, 228
 - Tupaya, 453, 453f
 - Tumor(es)**
benignos, 150, 151, 151f
cerebrales, 573
ganglio linfático, 652
glándula adrenal, 611
hipófisis, 604
maligno, 150, 151, 151f
paratiroides, 607
secretadores de insulina 609
teratomas, 778
 - Tundra alpina, 877, 877f
 - Tundra Ártica, 877, 877f
 - Tundra, 868f-869f, 877, 877f
 - Tunicados (Urochordata), 313f, 434t, 435, 435f, 436f, 437
 - Turbelarios, 412
 - Turbera, 375, 375f, 851
 - Turgencia, 88-89, 89f
 - Twain, Mark, 441
 - U**
 - **Úlcera péptica**, 540
 - **Úlceras estomacales**, 342, 343f, 540, 706
 - Ultrafiltrado, 650f, 651
 - Ulva* (lechuga marina), 363, 363f
 - Umami, como tipo de gusto, 582
 - Umbrales, 558
 - Uña(s), evolución de, 548
 - UNFAO. Véase (United Nations, Food and Agriculture Organization)
 - Unidad motriz, 632
 - Unión neuromuscular
en contracción muscular, 630, 630f
transferencia de información a, 560-561, 561f
 - Unión para la Conservación del Mundo (IUCN), 893, 896
 - Uniones adherentes, 71, 71f, 540, 540f, 647, 647f
 - Uniones celulares, tipos de, 71, 71f, 540, 540f. Véase tipos específicos
 - Uniones estrechas, 71, 71f, 540, 540f
 - Uniones Gap, 71, 71f, 540, 540f, 598, 647, 647f
 - Uniones iónicas, 26, 26f
 - Universo, origen de, 318
 - Uracilo (U), 216, 217f, 218
 - Uranio, 238, 268
 - Urea, 319, 711, 711f, 713, 724
 - Uréter
humano, 726, 726f
 - Uretra, 726, 726f, 743, 744f, 746, 746f
 - Urraca azul, 289, 289f, 820
 - USDA. Véase Departamento de Agricultura de Estados Unidos
 - USGA. Véase Inspección Geológica de Estados Unidos
 - Usnea*, 398
 - Útero**
hormonas, 602t, 605t
humano, 186f, 746, 746f, 747t, 776, 776f
implantación en, 768, 768f-769f
 - **tumores benignos**, 747
 - Utrículo, 583, 583f
 - Uvas, sin semillas, 519, 522, 522f
 - W**
 - Vaca(s)
clonación de, 211
 - **transgénicos**, 252
 - **Vacunas**
contra el tétanos, 633
contra el VIH, 677
contra el virus del papiloma humano, 678
contra la polio, 633
definición, 674
inmunización y, 674
 - Vaca barreada, 740, 740f
 - Vacuolas, 62t, 63f, 67, 355f
 - Vacuola central, 62f, 63f, 67, 69, 75t
 - Vacuolas contráctiles, 91, 91f, 355, 355f, 357, 357f, 722, 722f
 - Vagina**
arqueas en, 345
bacteria, 343
en las relaciones sexuales, 750
evolución en, 270f
humana, 186f, 746, 746f, 747t
 - **infecciones por**, 399
sistema inmune y, 663
 - Vainas, 483
 - eudicotiledóneas, 477f, 483, 483f
monocotiledóneas, 477f, 483, 483f
 - Vaina de mielina, 564, 564f, 573, 675
 - Valina, 713
 - **Valium** (Diazepam), 562
 - Válvula atrioventricular (AV), 646, 646f, 647f
 - Válvula semilunar, 646, 646f, 647f
 - Van Gogh, Vincent, 184
 - Variable, definición, 13
 - Variación continua, en caracteres, 180-181, 180f, 181f
 - Variación genética, humana, modelos de, 456
 - Variación poblacional, investigación con ADN fingerprinting en, 247
 - **Variante de la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob** (vCJD), 338, 338f
 - **Varicela** (Varicella), 335, 674, 674f
 - **Várices**, 651
 - **Vasectomía**, 752, 752f, 753t
 - Vaso, 654f, 655, 667f, 672
 - Vaso, plantas vasculares 478, 478t, 498, 498f
 - Vasos linfáticos
en el intestino grueso, 708, 708f
funciones, 654f, 655, 670, 709

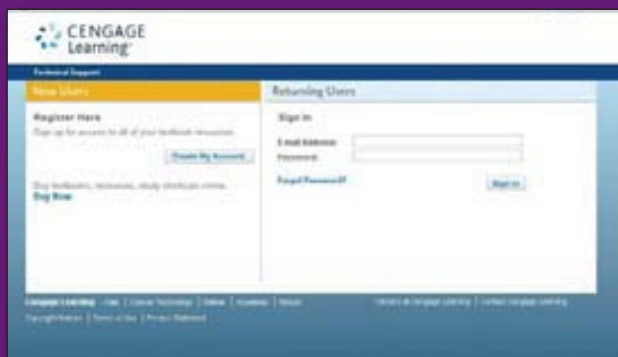
- Vasos sanguíneos. Véase Arterias; Venas
- estructura, 648, 648f
- humanas, mayores, 645f
- vCJD. Véase Variante de la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob
- Vector(es)**
- ADN, 242–243, 242f, 243f, 250, 251f, 254
- definición, 343
- dispersión, adaptación de las plantas a, 516, 516f
- enfermedades, 343, 350, 355, 359, 359f, 366, 420, 426–427, 846
- polinización, 510
- Vector de clonación, plásmidos como, 242–243, 242f, 243f
- Vegetal(es), recomendaciones en la dieta, 712, 712f, 715
- Vejiga urinaria, 695f, 726, 726f, 742f, 746f
- Vejiga. Véase vejiga urinaria
- Vellocidades coriónicas (villi), 769, 769f, 771, 771f
- Vellosidades, 708, 708f, 709
- Vena cava, 645f
- Vena cava inferior, 645f
- Vena cava superior, 645f
- Vena femoral, 645f
- Vena hepática, 645f
- Vena iliaca, 645f
- Vena del portal hepático, 644, 711
- Vena renal, 645f, 726, 726f
- Vena yugular, 645f
- Vena(s)**
- estructura, 648f
- función, 648
- humano, principales, 645f
- presión sanguínea en, 648f
- presión venosa, 651
- válvulas, 651, 651f
- Venado cola blanca de Florida 799f
- Venado de cola blanca (*Odocoileus virginianus*), 796, 814
- Venado, 297f
- cola blanca (*Odocoileus virginianus*), 796, 814
- sobrepoblación de, 796, 814
- Venado cola blanca, 799f
- y competencia explosiva, 820
- Venas pulmonares, 645f, 693f
- Venas sistémicas, presión parcial en, 693f
- Veneno**
- abeja, 780
- araña, 422, 422f
- conos (*conidae*), 402, 402f, 581
- hormigas de fuego, 816
- ornitorrinco, 450f
- raya, 438
- serpiente de cascabel, 444, 445f
- Veneno
- arsénico, 276
- como mecanismo de defensa, 402, 402f, 422, 422f, 438, 444, 445f, 450f, 549f, 581, 780, 816, 824, 832
- envenenamiento por neurotoxinas de mariscos, 358
- ricina, 214, 214f, 226
- Ventana oval, 584–585, 584f–585f
- Venter, Craig, 248, 330
- Ventilación, de la superficie respiratoria, 683
- Ventilas hidrotermales, 884, 885f
- vida adaptada a, 8f, 316, 342, 345, 345f
- y origen de la vida, 320, 320f, 322
- Ventosas, 518
- Ventral, definición, 546f
- Ventrículo del cerebro, 569
- del corazón, 646, 646f, 647f
- Vénula
- estructura, 648f
- función, 648, 651
- presión sanguínea en, 648f
- Vermix, 773
- Vernalización, 533, 533f
- Verruga, 335, 658
- Verrugas genitales, 754
- Vertebra, 436, 620, 621f
- Vertebrado(s)**
- características de, 436
- cerebro, anatomía, 555, 568, 568f, 569f
- como deuterostomados, 763
- desarrollo
- genes maestros, 306
- tejidos, 546
- embrión
- embriología comparativa, 306, 306f
- esqueleto, 622
- especies amenazadas, 896f
- esqueleto
- estructura, 620–621, 620f, 621f, 622
- evolución en, 436–437, 620
- estructura, 437
- evolución de, 323, 436–437, 436f, 437f
- extremidades
- divergencia morfológica, 304, 304f
- estructuras homólogas, 304, 304f
- hormonas, 605, 605f
- oído, 584–585, 584f–585f
- ojo, 587
- piel, estructura y función, 548, 548f
- reproducción asexual, 740
- reproducción sexual, 437
- sangre, consistencia de, 640
- sistema circulatorio
- como sistema cerrado, 638
- evolución de, 638–639
- resumen, 437
- sistema endócrino, 598
- sistema inmune, 660
- sistema nervioso, 554–573, 555, 555f
- sistema respiratorio, 437, 463, 463f, 686–687, 686f, 687f
- sistema urinario, 724–725, 724f–725f
- sistemas de órganos
- compartimentación de las funciones en, 546
- resumen, 437, 546, 547f
- Vertebrados terrestres, sistema respiratorio, 463, 463f
- Vértigo, 583
- Vesícula Biliar**
- funciones, 704–705, 704f, 707
- humana, 704f
- rana, 702, 702f
- Vesícula(s), 67**
- en división celular en plantas, 148f, 149
- endocítica, 86, 86f, 87f
- funciones, 62f, 66f–67f, 67
- tráfico de membrana, 86–87, 86f, 87f
- Vesícula natatoria, 436f, 439, 439f
- Vesícula lisosomal, 63f
- Vesículas endocíticas, 86, 86f, 87f
- Vesículas seminales, 742f, 742f, 743, 744f
- Vía lisogénica, 336, 337f
- Vía lítica, 336, 337f
- Viagra, 750–751
- Vías aeróbicas de ATP síntesis, 124
- Vías metabólicas anabólicas, 100
- Vías metabólicas de descomposición, 100
- Vibrio cholerae*, 342, 343f, 886–887, 887f
- Victoria, Reina de Inglaterra, 190f
- Vicuñas, 292, 292f
- Vida media, 268, 268f
- Vida.** Véase Moléculas orgánicas
- agua y, 28, 136
- búsqueda de, en otros planetas, 317, 328, 328f, 329
- características de la, 6–7
- definición de, 329
- definiendo características de la, 329, 330
- diversidad de la. Véase Biodiversidad
- edad de la, en la Tierra, 322
- energía y, 6, 6f
- entropía y, 95
- historia evolutiva (árbol evolutivo), 312, 313f
- niveles de organización, 4–5, 4f–5f
- origen y desarrollo, 270f, 318, 320, 320f, 322–323, 322f (Véase Evolución)
- células, 320–321, 320f, 321f
- compuestos orgánicos, 318, 319, 319f, 320
- formas tempranas, 322–323, 322f, 323f
- línea del tiempo, 326f–327f
- material genético, 321, 321f
- mundo del ARN, 321
- propiedades emergentes, 5
- unidad de la, 6–7, 136, 207
- Vieiras, 416f, 417**
- exoesqueleto, 618–619
- nadando, 619
- Viento(s)**
- brisas costeras, 867, 867f
- energía a partir de el, 863
- origen y prevalecimiento global de patrones, 862–863, 863f
- VIH (Virus de Inmunodeficiencia Humana)
- cepas resistente a drogas, 347
- como retrovirus, 335
- efectos de, 676
- estructura de, 676, 676f
- origen, 332, 347
- predominio, 332
- prueba para, 348, 677, 755
- replicación, 336–337, 337f
- transmisión de, 332, 349, 349f, 677, 755
- tratamiento, 336–337
- vacuna para, 677
- VIH-1, 332
- VIH-2, 332
- Vino
- plagas de insectos de la vid, 519
- su fermentación, 132, 133f, 395
- Virchow, Rudolf, 56
- Viroide(s), 338, 338f
- Viruela bovina, 674
- Virus**
- animal, adaptaciones a hospederos humanos, 253, 256
- benéfico, 335
- características, 334
- definición, 334
- descubrimiento, 334
- desnudo, 335
- envuelto, 334f, 335
- estructura, 334, 334f
- evolución, 335
- impacto humano, 335
- origen, 335
- proteínas de, 335
- replicación, 334, 334f, 336–337, 336f, 337f
- Virus de Epstein-Barr, 652
- Virus de Inmunodeficiencia Humana. Véase VIH
- Virus envueltos, 334f, 335
- Virus de la Influenza**
- Cepa A(H1N1), 256
- estructura, 334f, 335
- inmunización, 674f
- pandémico (1918), 256
- Virus del ébola, 347, 347f
- Virus del herpes
- estructura, 334f, 335
- replicación, 336
- tipo 1 (HSV-1), 336
- tipo 2 (HSV-2), 336
- Virus del mixoma, 833
- Virus del mosaico de la planta de tabaco, 334, 334f
- Virus del Papiloma Humano (VPH), 658, 678, 679, 679f, 754
- Virus desnudo, 335
- Visceral, dolor
- definición, 580
- dolor diferido, 581, 581f
- Visceral, sensación, 570f, 579, 580
- Visión.** Véase Ojo
- centros cerebrales de, 570f, 571, 572, 572f
- daltonismo, 191, 191f, 196f, 592
- definición, 586
- desórdenes de, 592, 592f, 593f
- percepción de profundidad, 452, 587
- requerimientos para, 586
- tipos, 586–587, 586f, 687f
- torsión de cabeza y 583
- Vitamina A y, 240
- Visual, procesamiento, 591, 591f
- Vital, capacidad, 690
- Vitamina(s)
- almacenamiento, 711, 711f, 712
- como coenzimas, 99
- definición, 714
- efectos 43, 240, 240f, 606f, 607, 623, esenciales, en nutrición humana 714, 714f
- requerimientos en la dieta, en el embarazo, 774
- soluble en agua, 714f
- soluble en grasa, 714f
- suplementos en la dieta, 715
- Vitaminas del complejo B, 774
- Vitiligo, 232, 232f
- Viuda negra (*Latrodectus*), 422f
- VLPs. Véase Partículas tipo viral
- Vocales, cuerdas, 689, 689f, 705
- Voelkel, Bernhard, 785
- Volvox*, 362–363, 363f
- Voz, caja Véase Laringe
- Vuelo, adaptaciones de los pájaros para, 446–447, 447f
- W**
- Wallace, Alfred, 260–261, 266, 266f
- Warfarina, 276, 283, 299, 299f
- Watson, James, 206–207, 207f, 211, 248, 253
- Weinberg, Wilhelm, 280
- Welwitschia* (gnetophyta), 380, 380f
- Wexler, Nancy, 197f
- Wiesel, Torsten, 591f
- Wikelsky, Martin, 815
- Wilkins, Maurice, 211
- Wilkinson, Gerald, 286
- Williams, Ernest, 882
- Wilmot, Ian, 202
- Wilson, Edward O., 835
- Woodwardia*, ciclo de vida, 377f
- Woese, Carl, 344
- Woods, Tiger, 464, 464f
- Woodwell, George, 846f
- Woolf, Virginia, 184f
- Worm, Boris, 894
- Wuchereria bancrofti* (gusano redondo), 420, 420f
- Wurster, Charles, 846f
- X**
- X cromosoma**
- cuerpos de Barr, 232, 232f
- en la investigación evolutiva, 457
- genes, 187, 190
- mutaciones, 190–191
- su desactivación, 232–233, 232f, 238
- su evolución, 193, 193f
- y determinación del sexo, 186–187, 186f
- Xanax (Alprazolam), 562
- Xantófilas, 109f
- Xenotransplantes, 253

- Xerodermia pigmentosa, 213
- Xerofitas y suculentas, clasificación de, 260f, 261
- Xilema, 372, 373f, 376, 462, 483, 483f, 498, 498f, 499f, 502, 503f
- primario, 480–481, 480f, 481f, 484f, 485, 486f, 497f
- secundario, 486–487, 486f, 487
- Y**
- Yema, 741, 762, 762f, 763, 763f
- Yema apical, 476f, 480, 515f
- Yogurt, 8f, 133, 343, 343f
- Yu, Junying, 538, 538f
- Yuca (*Yucca*), 509f, 819, 819f
- Z**
- Z, bandas, 628–629, 628f, 629f
- Zanahoria (*Daucus carota*), 302f, 509f, 786, 786f
- Zapatos, de tacón, efectos en la salud, 625, 625f
- Zarcillo, de una planta, 531, 531f
- Zarigüeya, 162, 450, 450f, 825
- Zarzamoras, 519
- Zeaxantina, 109f, 715
- Zhao, Yan, 338f
- Ziconotide, 402, 581
- Zigena (*Zygaena filipendulae*), 511f
- Zigomicetos. *Ver* Hongos zigóticos
- Zigomicetos, 313f, 390, 390t, 392–393, 392f, 393f
- Zigomicosis, 392
- Zimbabwe, el SIDA en, 332, 332f
- Zinc
- como nutriente para las plantas, 494t
- en la dieta
- efecto de la deficiencia/exceso, 699, 715t
- fuentes, 715t
- funciones, 715t
- Zona batial, 884f
- Zona de activación, de neurona, 556, 556f, 557, 558, 561
- Zona de conducción, de una neurona, 556, 556f, 557
- Zona de conexión sináptica, 556, 556f, 558, 561
- Zona H, 628f
- Zona intralitoral, 881
- Zona intramareas, 881
- Zona limnética, de lagos, 878, 878f
- Zona supralitoral, 881
- Zona oceánica, 884, 884f
- Zona pelúcida, 748, 748f, 749, 751, 751f, 768
- Zona profunda, de un lago, 878, 878f
- Zona nerítica, 884, 884f
- Zonas costeras, 880–881, 881f
- Zonas litorales
- de lago, 878, 878f
- de líneas costeras, 881
- Zonas riparianas, preservación de, 903, 903f
- Zooplankton, en lagos, 878
- Zorro, 451f, 842f
- Zorro ártico, 842f
- Zorro rojo, 451f
- Zurco embrionario, 148, 148f

<http://booksmedicos.org>



**Ten en la mira tu éxito
en biología con esta
herramienta de evaluación
interactiva y personal**

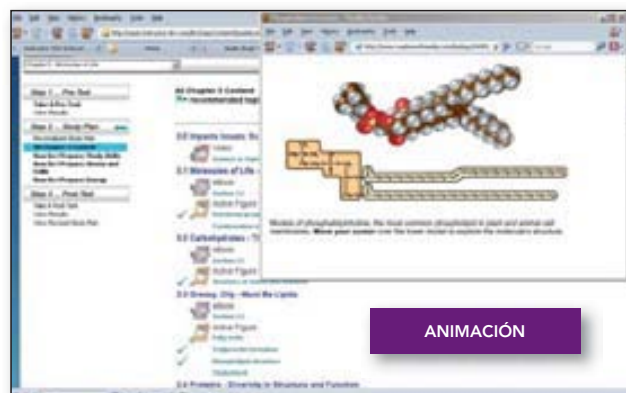
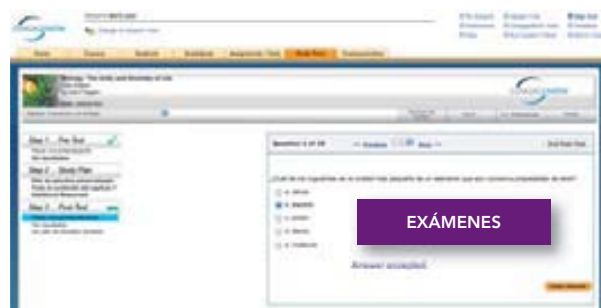
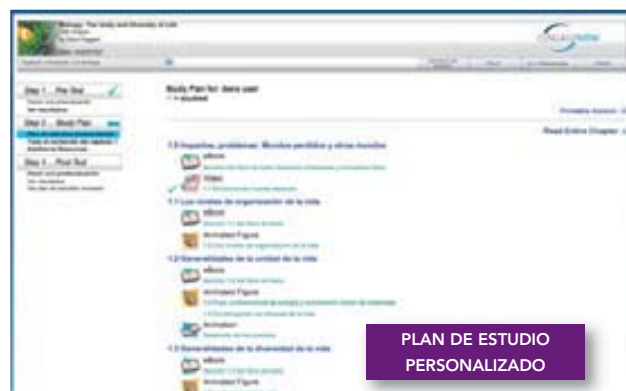


**¡CengageNOW™ es un desarrollo basado en la web, poderoso
e interactivo!**

Este recurso dinámico te ayudará a medir tus propias necesidades de estudio. Después el programa genera un *Plan de estudio personalizado* que te ayudará a enfocarte en los conceptos de biología que requieres para dominar el tema. Pronto comenzarás a optimizar tu aprendizaje y acercarte paso a paso hacia el éxito.

CengageNOW™ te ayudará a:

- Crear un *Plan de estudio* personalizado para cada capítulo del libro.
- Comprender los conceptos clave.
- Preparar los exámenes e incrementar tus oportunidades de éxito.
- Acceder fácilmente a páginas específicas del libro a través de las secciones eBook.
- Estudiar a través de videos, animaciones y tutoriales interactivos.



¿Cómo puedes tener acceso a CengageNOW?

El código de acceso aparece en la tarjeta que se incluye en este ejemplar.

 **chapters.com**







